

ІНСТИТУТ ЗАХИСТУ РОСЛИН
НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ АГРАРНИХ НАУК УКРАЇНИ

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

Кириченко Святослав Олексійович

УДК: 635,21:632.38А/2

ДИСЕРТАЦІЯ

**ІДЕНТИФІКАЦІЯ ГЕНІВ СТІЙКОСТІ ДО *POTYVIRUS YITUBEROSI*
ТА *GLOBODERA ROSTOCHIENSIS* У СОРТІВ І ЛІНІЙ КАРТОПЛІ**

Спеціальність – 202 Захист і карантин рослин
Галузь знань – 20 Аграрні науки та продовольство

Подається на здобуття наукового ступеня доктора філософії

Дисертація містить результати власних наукових досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело. Всі частини тексту дисертації, під час написання яких використовувалися технології штучного інтелекту, перевірені та відредаговані особисто.



Кириченко С.О.

Науковий керівник: Козуб Наталія Олександрівна, доктор біологічних наук,
старший науковий співробітник

Науковий керівник: Бондар Тетяна Іванівна, кандидат біологічних наук

Київ-2026

АНОТАЦІЯ

Кириченко С.О. "Ідентифікація генів стійкості до *Potyvirus yituberosi* та *Globodera rostochiensis* у сортів і ліній картоплі" – Кваліфікаційна робота на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора філософії за спеціальністю 202 Захист і карантин рослин (20 Аграрні науки та продовольство) – Інститут захисту рослин, Національної академії аграрних наук України, Київ, 2026.

Дисертація присвячена дослідженню наявності молекулярних маркерів генів стійкості до вірусу *Potyvirus yituberosi* та нематоди *Globodera rostochiensis* в сортах та лініях картоплі.

Обґрунтування вибору теми дослідження. Картопля (*Solanum tuberosum* L.) може уражуватися низкою небезпечних хвороб (Kreuze et al., 2020), які значно знижують врожайність та якість зібраного врожаю. Оцінки втрат врожаю бульб картоплі внаслідок ураження хворобами показували, що середні втрати у виробництві картоплі, спричинені, наприклад, вірусною інфекцією, становлять 20-30%, а в період сильних епіфітотій неконтрольований розвиток хвороб може призвести до скорочення виробництва на понад 80% (Lacomme & Jacquot, 2017; Liu et al., 2023). Через те, що картопля розмножується в більшості випадків вегетативно, збудники хвороб можуть передаватися через інфіковані насінневі бульби наступним поколінням, що призводить до зниження продуктивності та появи бульб низької якості, нагромадження великої кількості шкідників і хвороб у насадженнях. Тому виродження насінневої картоплі є актуальною проблемою у виробництві цієї культури (Thomas-Sharma et al., 2016). Серед небезпечних хвороб картоплі особливо слід виділити вірусні хвороби та

нематодози, через те, що вони вимагають комплексного підходу для контролю. Патогенні віруси спричиняють значну частину економічно важливих захворювань основних сільськогосподарських культур (Rivarez et al., 2021).

В останні роки Y-вірус картоплі (*Potyvirus yituberosi*, PVY) став найбільш економічно важливим серед вірусних хвороб картоплі, особливо його нові некрогенні штами, що викликають симптоми на листковій пластинці, які часто важко помітити під час польових перевірок, і які, як правило, більш ефективно передаються попелицями (Fuentes et al, 2019; Hadzalo et al., 2024; Kreuze et al., 2020). Контроль даного захворювання картоплі ще більше ускладнюються генетичним різноманіттям PVY з великою кількістю нових рекомбінантних штамів, а також впровадженням сортів, що мають схильність до слабких проявів симптомів на листках (Davidson et al., 2013; Gray & Power, 2018). Важливість і шкідливість таких штамів полягає в некрозі бульб (некротична кільцева плямистість бульб картоплі), який вони викликають при зберіганні (Kreuze et al., 2020).

Іншим важливим захворюванням картоплі в Україні і світі є глободероз, який викликається золотистою картопляною цистоутворюючою нематодою *Globodera rostochiensis* Wollenweber (ЗКЦН).

Використання стійких сортів допомагає зменшити ураженість насаджень хворобами та заселеність шкідниками та знизити екологічне навантаження на полях. Завдяки молекулярній ідентифікації генів стійкості можна у декілька разів пришвидшити добір сортів рослин за широким спектром якісних ознак. Слід зазначити, що колекції українських зразків картоплі практично не вивчені на стійкість до вірусів за допомогою молекулярних методів.

Мета роботи: молекулярна ідентифікація генів стійкості сортів та ліній картоплі української та закордонної селекції до золотистої картопляної цистоутворюючої нематоди та Y-вірусу картоплі.

Основними завданнями роботи були:

1. Ідентифікація гена стійкості *HI* до ЗКЦН у ліній і сортів картоплі за допомогою молекулярних маркерів.
2. Порівняння даних молекулярної ідентифікації гена *HI* селекційних ліній і наданих даних біотесту на стійкість до *G. rostochiensis*.
3. Ідентифікація генів екстремальної стійкості *Ry_{chc}*, *Ry_{adg}*, *Ry_{sto}* до PVY за допомогою молекулярних маркерів у вибірках ліній і сортів картоплі.
4. Аналіз частот носіїв генів стійкості *HI*, *Ry_{chc}*, *Ry_{adg}*, *Ry_{sto}* у вибірках зразків картоплі.
5. Виявлення Y-вірусу картоплі у колекційних зразках сортів картоплі методом імуноферментного аналізу (ІФА)
6. Порівняння даних молекулярної ідентифікації генів стійкості до PVY з даними ІФА з визначення Y-вірусу картоплі для вибірки колекційних зразків картоплі.

Об'єкт досліджень: гени стійкості картоплі *Solanum tuberosum* до PVY, золотистої картопляної нематоди *G. rostochiensis* (*Ro-1*, *Ro-4*), а також власне Y-вірус картоплі.

Предмет досліджень: молекулярно-генетичні маркери генів стійкості до *P. yituberosi* та *G. rostochiensis* у сортах та селекційних лініях картоплі та їх частоти серед досліджуваних вибірок, ідентифікація Y-вірусу картоплі за допомогою ІФА, порівняння наявності генів стійкості до *G. rostochiensis*, що були ідентифіковані за допомогою молекулярних методів, та результатів оцінки стійкості методом біотестування.

Методи дослідження: молекулярно-генетичні методи (ПЛР-аналіз, електрофорез ДНК), метод ІФА, методи статистичної обробки даних.

Було протестовано методом ПЛР вибірку сортів та секційних ліній картоплі щодо наявності маркера гена стійкості *HI* до глободерозу. Серед 70 зразків селекційних ліній Поліської дослідної станції імені О. М. Засухіна Інституту картоплярства НААН України було ідентифіковано 67 зразків картоплі (95,7%) з молекулярним маркером *TG 689*.

Проведено порівняння результатів ПЛР селекційних ліній на ген *H1* з даними, одержаними методом біотесту. При порівнянні даних ПЛР аналізу на маркер гена *H1* та біотесту виявлено збіг у 60 з 70 ліній, що склало 85,7%. Хоча більшість ліній виявили стійкість до нематоди *G. rostochiensis*, було виявлено 10 неспівпадінь з методом ПЛР (14,3%). Три лінії були стійкими згідно біотесту, але не ампліфікували маркерний фрагмент, а 7 ліній були не стійкими згідно біотесту, але мали алель гена стійкості.

Серед досліджених нами 56 сортів українського походження маркер гена стійкості до ЗКЦН *H1* визначили у 48 сортів картоплі, що склало 86%. Серед досліджених нами 44 сортів картоплі іноземного походження ми визначили маркер гена стійкості *H1* до ЗКЦН у 37 сортів, що склало 84%. Частоти носіїв гена стійкості *H1* істотно не відрізняються в досліджених вибірках українських та закордонних сортів та селекційних ліній.

Було досліджено 110 селекційних ліній Поліської дослідної станції імені О. М. Засухіна Інституту картоплярства НААН України на наявність маркера гена *Ry_{adg}* та *Ry_{chc}*. Наявність маркерного амплікона гена екстремальної стійкості *Ry_{adg}* визначено у 16 ліній картоплі. Частота трапляння маркерного фрагмента склала 14,5%. Наявність маркерного амплікона гена екстремальної стійкості *Ry_{chc}* визначено у 73 ліній картоплі. Частота трапляння маркерного фрагмента гена інтересу склала 66,4%.

Підібрано умови проведення ПЛР та вперше апробовано на широкій вибірці сортів прямий молекулярний маркер *RY1648F24/R22* на наявність гена стійкості *Ry_{chc}*.

Серед досліджених 170 сортів з колекції Устимівської дослідної станції рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України за маркером *RY1648F24/R22* виявлено 19 носіїв гена *Ry_{chc}* (11%).

За маркером *RYSC3* гена стійкості *Ry_{adg}* досліджено 163 сорти та виявлено 4 носії гена (2,5%). Це сорти української селекції Ліщина, Обрій, Ресурс, та нідерландської – Sante.

Серед 84 проаналізованих сортів за молекулярним маркером *YES3-A* виявлено 11 зразків (13%) з геном екстремальної стійкості *Ry_{sto}*. Ген *Ry_{sto}* мали такі сорти: Овас'я, Червона рута, Завія, Гурман, Західний, Явір, Повінь, Вернісаж, Скарбниця, Ресурс, Серпанок.

Серед дослідженої вибірки зразків сорти Червона рута, Західний мали поєднання генів стійкості *Ry_{chc}* та *Ry_{sto}*, водночас сорт Ресурс мав поєднання *Ry_{sto}* та *Ry_{adg}*.

Вибірка ліній мала істотно вищу частоту трапляння гена стійкості *Ry_{adg}* ніж вибірка сортів. Вибірки сортів українського та закордонного походження суттєво не відрізнялись за частотою гена *Ry_{adg}*. Вибірка ліній статистично істотно відрізнялася за частотою трапляння гена стійкості *Ry_{chc}* від вибірки українських сортів. Вибірки сортів українського та іноземного походження суттєво відрізнялись за частотою трапляння маркера гена *Ry_{chc}*. Вибірки сортів українського та іноземного походження також суттєво відрізнялись за частотою трапляння маркера гену *Ry_{sto}*. Загалом, вибірка ліній мала вищу частоту трапляння маркерів генів стійкості до PVY ніж вибірки сортів.

У 119 зразках, переважно з симптомами ураження вірусними хворобами, з колекції Устимівської дослідної станції рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України, методом ІФА (DAS-ELISA) було визначено вірусне навантаження. Y-вірус картоплі визначено у 34 зразках (28,6%). Найбільше накопичення вірусу показали сорти Kondor та Hermes. Підтверджено наявність вірусу PVY у досліджених зразках методом ЗТ-ПЛР.

Порівняння результатів ІФА та молекулярної ідентифікації генів стійкості показало відповідність у 90% випадків, за винятком сорту Rosamunda, який накопичував вірус вище порогового значення.

Структура та обсяг дисертації: Загальний обсяг дисертації складає 226 сторінок, основну частину роботи викладено на 125 сторінках. Робота

ілюстрована 18 таблицями та 18 рисунками. Перелік використаних джерел літератури налічує 254 джерела, з них 230 латиницею.

Наукова новизна полягає в наступному:

Вперше проведено молекулярну ідентифікацію генів стійкості до PVY *Ry_{chc}*, *Ry_{adg}*, *Ry_{sto}* в українських зразках картоплі (сорти та селекційні лінії). Ідентифіковано українські сорти картоплі з поєднанням двох генів стійкості до PVY.

Виявлено, що збіг даних ПЛР аналізу на маркер *TG-689* гена *HI* стійкості до ЗКЦН та біотесту серед українських селекційних ліній картоплі склав 85,7%.

Апробовано на широкій вибірці сортів картоплі прямий молекулярний маркер *RY1648F24/R22* на наявність гена стійкості *Ry_{chc}* до *P. yituberosi*.

Показано високу відповідність (90%) при порівнянні результатів ІФА з виявленням PVY та молекулярної ідентифікації генів екстремальної стійкості до Y-вірусу картоплі для колекції сортів картоплі.

Практичне значення отриманих результатів:

Створено базу даних сортів і ліній картоплі за маркерами гена стійкості *HI* до ЗКЦН та маркерами генів екстремальної стійкості *Ry_{chc}*, *Ry_{adg}*, *Ry_{sto}* до PVY. Це дозволить селекціонерам використовувати добірку сортів і ліній картоплі з високою стійкістю до ЗКЦН та PVY для підвищення ефективності селекції на стійкість до цих збудників хвороб. Базу даних стійкості сортів картоплі до PVY впроваджено в роботу Устимівської дослідної станції рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України (Акт впровадження від 22.09.2025). Результати дослідження використано при розробці методичних рекомендацій з формування колекцій зразків генофонду «Науково-методичні рекомендації з формування навчальних колекцій генетичного різноманіття картоплі секції Tuberarium (Dun.) Buk. роду *Solanum* L.» та реєстрації 4 колекційних зразків картоплі (номери Національного каталогу: UM0101055, номер свідоцтва 2573;

UM0100449, номер свідоцтва 2572; UM0100458, номер свідоцтва 2683; UM0100115 номер свідоцтва 2684).

Ключові слова: гени стійкості, *Solanum tuberosum*, картопля, сорти, селекційні лінії, Y-вірус картоплі, молекулярні маркери, віруси, хвороби, патогени, імуноферментний аналіз, діагностика вірусів, нематоди, золотиста картопляна цистоутворююча нематода, стійкість, ПЛР-маркери, біоконтроль, шкідливість.

SUMMARY

Kyrychenko S.O. "Identification of genes conferring resistance to *Potyvirus yituberosi* and *Globodera rostochiensis* in potato varieties and lines" – Qualifying scientific work as a manuscript.

Thesis to fulfill requirements for Doctor of Philosophy degree in the specialty in the specialty 202 "Plant Protection and Quarantine" (20 "Agricultural Sciences and Food Technologies") – State Institution "Institute of Plant Protection of the National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine," Kyiv, 2026.

The dissertation is devoted to the study of the presence of molecular markers of genes resistant to *Potyvirus yituberosi* and *Globodera rostochiensis* nematodes in potato varieties and lines.

Background and rationale: Potatoes (*Solanum tuberosum*, L.) can be affected by a number of dangerous diseases (Kreuze et al., 2020), which significantly reduce the yield and quality of the harvested crop. Estimates of potato tuber yield losses due to disease have shown that average losses in potato production caused, for example, by viral infection, amount to 20-30%, and during periods of severe epiphytotics, uncontrolled disease development can lead to a reduction in production of more than 80% (Lacomme & Jacquot, 2017; Liu et al., 2023). Since potatoes reproduce vegetatively in most cases pathogens can be transmitted through infected seed tubers to subsequent generations, leading to reduced productivity and the appearance of low-quality tubers, as well as the accumulation of large numbers of pests and diseases in plantings. Therefore, seed potato degeneration is a pressing problem in the production of this crop (Thomas-Sharma et al., 2016). Among the dangerous potato diseases, viral diseases and nematodes should be highlighted, as they require a comprehensive approach to

control. Pathogenic viruses cause a significant proportion of economically important diseases in major agricultural crops (Rivarez et al., 2021).

In recent years, Potato virus Y (PVY; *Potyvirus yituberosi*) has become the most economically important viral pathogen of potato. This is especially true for its new necrogenic strains, which cause mild or poorly visible leaf symptoms that are difficult to detect during field inspections. These strains are generally transmitted more efficiently by aphids (Fuentes et al., 2019; Hadzalo et al., 2024; Kreuze et al., 2020).

Control of this disease is further complicated by the high genetic diversity of PVY, including the emergence of numerous recombinant strains. In addition, the introduction of cultivars that show weak or latent foliar symptoms makes visual diagnosis less reliable (Davidson et al., 2013; Gray & Power, 2018). The major economic impact of these strains is associated with tuber necrosis, known as potato tuber necrotic ringspot disease (PTNRD), which develops during storage (Kreuze et al., 2020).

Another important potato disease in Ukraine and worldwide is globoderosis, caused by the golden potato cyst nematode, *Globodera rostochiensis* Wollenweber.

The use of resistant varieties helps to reduce the incidence of disease and pest infestation in crops and to lower the environmental impact on fields. Thanks to molecular identification of resistance genes, the selection of plant varieties based on a wide range of quality traits can be accelerated several times over. It should be noted that collections of Ukrainian potato samples have hardly been studied for virus resistance using molecular methods.

Goal of the work: molecular identification of resistance genes in Ukrainian and foreign potato varieties and lines to the golden potato cyst nematode and potato Y virus.

The main objectives of the work were:

1. Identification of the *H1* resistance gene to GPCN in potato lines and varieties using molecular markers.

2. Comparison of data, molecular identification of the *H1* gene in breeding lines and biotest data on resistance to *G. rostochiensis*.
3. Identification of the *Ry_{chc}*, *Ry_{adg}*, and *Ry_{sto}* genes for extreme resistance to PVY using molecular markers in samples of potato lines and varieties.
4. Analysis of the frequency of carriers of the *H1*, *Ry_{chc}*, *Ry_{adg}*, and *Ry_{sto}* resistance genes in samples of potato specimens.
5. Detection of potato Y virus in collection samples of varieties using enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA).
6. Comparison of molecular identification data for PVY resistance genes with ELISA data for potato Y virus detection in a sample of potato collection samples.

Object of the research: genes of resistance of *S. tuberosum* to PVY, golden potato cyst nematode *G. rostochiensis* (*Ro-1*, *Ro-4*), as well as potato Y virus itself.

Subject of the research: molecular genetic markers of resistance genes to *P. yituberosi* and *G. rostochiensis* in potato varieties and breeding lines and their frequency among the studied samples, identification of potato Y virus using ELISA, comparison of the presence of resistance genes to *G. rostochiensis* identified by molecular methods and the results of resistance assessment by biotesting.

Research methods: molecular genetic methods (PCR analysis, DNA electrophoresis), ELISA method, statistical data processing methods.

A sample of potato varieties and sectional lines was tested by PCR for the presence of the *H1* resistance gene marker to globoderosis. Among 70 samples of breeding lines from the Potato Institute of the National Academy of Agrarian Sciences, 67 potato samples (95,7%) were identified with the *TG 689* molecular marker.

The PCR results of breeding lines for the *H1* gene were compared with the data obtained by the biotest method. When comparing the PCR analysis data for the *H1* gene marker and the biotest, a coincidence was found in 60 out of 70 lines, which amounted to 85,7%.

Although most varieties were found to be resistant to *G. rostochiensis*, 10 discrepancies with the PCR method (14,3%) were detected. Three lines were resistant according to the bioassay but did not amplify the marker fragment, and seven lines were not resistant according to the bioassay but had the resistance gene allele. Among the 56 varieties of Ukrainian origin we studied, the marker for resistance to GPCN *H1* was identified in 48 potato varieties, accounting for 86%. Among the 44 potato varieties of foreign origin studied by us, we identified the *H1* resistance gene marker to GPCN in 37 varieties, which accounted for 84%. The frequencies of samples carrying the *H1* resistance gene do not differ significantly in the studied samples of Ukrainian and foreign varieties and breeding lines.

110 breeding lines of the Polissya Research Department of the Institute for Potato Research of the National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine. were examined for the presence of the *Ry_{adg}* and *Ry_{chc}* gene markers. The presence of the *Ry_{adg}* extreme resistance gene marker amplicon was determined in 16 potato lines. The frequency of occurrence of the marker fragment was 14,5%. The presence of the marker amplicon of the extreme resistance gene *Ry_{chc}* was determined in 73 potato lines. The frequency of occurrence of the marker fragment of the gene of interest was 66,4%.

The conditions for PCR were selected and the direct molecular marker *RY1648F24/R22* for the presence of the *Ry_{chc}* resistance gene was tested for the first time on a large sample of varieties.

Among the 170 varieties studied from the collection of the Ustymivka Experimental Station of Plant Production of the PPI NAAS of Ukraine, 19 carriers of the *Ry_{chc}* gene (11%) were identified using the *RY1648F24/R22* marker. Based on the *RYSC3* marker of the *Ry_{adg}* resistance gene, 163 varieties were studied and 4 carriers of the gene (2,5%) were identified. These are the Ukrainian varieties Lishchyna, Obriy, Resurs, and the Dutch variety Sante.

Overall, 84 varieties analyzed using the *YES3-A* molecular marker, 11 samples (13%) were found to have the *Ry_{sto}* extreme resistance gene. The

following varieties had the *Ry_{sto}* gene: Owacja, Chervona Ruta, Zaviia, Gurman, Zakhidny, Yavir, Povin, Vernissage, Skarbnytsia, Resurs, and Serpanok.

The following varieties Chervona Ruta and Zakhidny had a combination of the resistance genes *Ry_{chc}* and *Ry_{sto}*, while the variety Resurs had a combination of *Ry_{sto}* and *Ry_{adg}*.

The sample of lines had a significantly higher frequency of occurrence of the *Ry_{adg}* resistance gene. Samples of varieties of Ukrainian and foreign origin did not differ significantly in the frequency of the *Ry_{adg}* gene. The sample of lines differed statistically significantly in the frequency of occurrence of the *Ry_{chc}* resistance gene from the sample of Ukrainian varieties. The samples of varieties of Ukrainian and foreign origin differed significantly in the frequency of occurrence of the *Ry_{chc}* gene marker. The samples of varieties of Ukrainian and foreign origin also differed significantly in the frequency of occurrence of the *Ry_{sto}* gene marker. The sample of lines had a higher frequency of occurrence of PVY resistance gene markers than the samples of varieties.

In 119 samples, mainly with symptoms of viral disease, from the collection of the Ustymivka Experimental Station of Plant Production of the PPI NAAS of Ukraine, the viral load was determined by the ELISA (DAS-ELISA) method. Potato Y virus was detected in 34 samples (28,6%). The highest accumulation of the virus was found in the varieties Kondor and Hermes. The presence of the virus in the tested samples was confirmed by RT-PCR.

A comparison of the results of ELISA and molecular identification of resistance genes showed a 90% match, with the exception of the Rosamunda variety, which accumulated the virus above the threshold value.

Scientific novelty of the results obtained:

Molecular identification of PVY resistance genes *Ry_{chc}*, *Ry_{adg}*, and *Ry_{sto}* in Ukrainian potato samples (varieties and breeding lines) was performed. Ukrainian varieties with a combination of two PVY resistance genes were identified for the first time.

For the first time, molecular identification of PVY resistance genes *Ry_{chc}*, *Ry_{adg}*, and *Ry_{sto}* was performed in Ukrainian potato samples (varieties and breeding lines). Ukrainian potato varieties with a combination of two PVY resistance genes were identified.

It was found that the coincidence of GPCN analysis data for the *TG-689* marker of the *H1* gene for resistance to GPCN and the biotest among Ukrainian potato breeding lines was 85,7%.

The direct molecular marker *RY1648F24/R22* for the presence of the *Ry_{chc}* resistance gene to *P. yituberosi* was tested on a large sample of potato varieties. High correspondence (90%) was shown when comparing the results of ELISA for PVY detection and molecular identification of genes of extreme resistance to potato Y virus for a collection of potato varieties.

Structure and scope of the dissertation: The total volume of the dissertation is 226 pages, with the main part of the work presented on 125 pages. The work is illustrated with 18 tables and 18 figures. The list of references includes 254 sources, 230 of which are in Latin script. Practical significance of the results obtained:

A database of varieties and lines with markers of the *H1* resistance gene to GPCN and genes of extreme resistance to PVY *Ry_{chc}*, *Ry_{adg}*, *Ry_{sto}* has been compiled.

This will allow breeders to use a sample of potato varieties and lines with high resistance to GPCN and PVY to improve the efficiency of breeding for resistance to these pathogens. The database PVY resistance of potato varieties has been implemented at the Ustymivka Experimental Station of Plant Production of the PPI NAAS of Ukraine (Implementation Act dated 22 September 2025). The research results were used in the development of methodological recommendations for the formation of gene pool sample collections, «Scientific and methodological recommendations for the formation of educational collections of genetic diversity of potatoes of the Tuberarium (Dun.) Buk. section of the *Solanum* L.» and the registration of 4 potato accessions (National Catalogue

numbers: UM0101055, certificate number 2573; UM0100449, certificate number 2572; UM0100458, certificate number 2683; UM0100115, certificate number 2684)

Key words: resistance genes, *Solanum tuberosum*, potatoes, varieties, breeding lines, potato virus Y, molecular markers, viruses, diseases, pathogens, enzyme-linked immunosorbent assay, virus diagnostics, nematodes, golden potato cyst nematode, resistance, PCR-markers, biocontrol, harmfulness.

СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА

Праці, в яких опубліковані основні наукові результати дисертації

Статті у фахових виданнях України

1. **Кириченко, С.О.**, Созінова, О.І., Бондар Т.І., Созінов І.О., Козуб Н.О., Борзих О.І. (2022). Дослідження українських сортозразків картоплі з використанням ДНК-маркера гена стійкості *HI* проти золотистої цистоутворюючої нематоди. *Фітосанітарна безпека*, 68, 114-125. <https://doi.org/10.36495/1606-9773.2022.68.114-125>

(Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, аналіз отриманих результатів, підготовка статті до друку)

2. **Кириченко С.О.**, Козуб Н.О. (2023). Ідентифікація зразків картоплі за генами стійкості *Ry_{chc}* та *Ry_{adg}* проти вірусу у картоплі. *Карантин і захист рослин*, 2(273), 9-13. <https://doi.org/10.36495/2312-0614.2023.2.9-13>

(Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, аналіз отриманих результатів, підготовка статті до друку)

3. Дуніч, А., **Кириченко, С.**, Міщенко, І., Молодченкова, О., Бондус, Р., Дашченко, А., & Міщенко, Л. (2024). Діагностика найнебезпечніших вірусів картоплі та сої у 2024 р. – як перший етап пошуку донорів генів стійкості до вірусів. *Карантин і захист рослин*, (4), 12-17. <https://doi.org/10.36495/2312-0614.2024.4.12-17>

(Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, аналіз отриманих результатів, підготовка статті до друку)

4. **Кириченко, С.**, Борзих, О., Бондус, Р., Созінов, І., Міщенко, Л., Козуб, Н. (2025). Молекулярна ідентифікація генів стійкості *Ry_{adg}*, *Ry_{chc}* і *Ry_{sto}* до Y-вірусу картоплі у колекційних зразках картоплі. *Карантин і захист рослин*, 4, 3-7. <https://doi.org/10.36495/2312-0614.2025.4.3-7>.

(Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, аналіз отриманих результатів, підготовка статті до друку)

5. Дуніч А.А., Міщенко Л.Т., **Кириченко С.О.**, Бондус Р.О., Козуб Н.О., Міщенко І.А., Пожилов І.М. (2025). Діагностика вірусів у насадженнях картоплі та їх вплив на урожай. *Фітосанітарна безпека*, 71, 45-61. <https://doi.org/10.36495/PHSS.2025.71.45-60>

(Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, аналіз літературних джерел)

Стаття в журналі, включеному до міжнародної наукометричної бази Web of Science

6. Hadzalo, Y. M., **Kyrychenko, S. O.**, Bondus, R. O., & Kozub, N. O. (2024). Molecular identification of extreme resistance genes to PVY among breeding lines and potato varieties of Ukrainian origin. *Agricultural Science and Practice*, 11(1), 3-13. <https://doi.org/10.15407/agrisp11.01.003>. (WoS)

(Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, аналіз отриманих результатів, підготовка статті до друку)

Тези наукових конференцій

7. **Кириченко С.О.**, Созінова О.І., Бондар Т.І., Созінов І.О., Козуб Н.О., Борзих О.І. (2022). Визначення наявності генів стійкості *H1* та *Ryhc* серед зразків картоплі української селекції *Селекція, генетика та біотехнологія сільськогосподарських рослин: досягнення, інновації та перспективи* (с. 94-95). СГІ – НЦНС. https://sgi.in.ua/data/documents/vidannya-institutu/materiali-konferencii/materiali_konferencii_6.pdf

(Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, аналіз отриманих результатів, підготовка тез до друку)

8. **Кириченко С.О.**, Созінова О.І., Бондар Т.І., Кучерявий І.І., Созінов І.О., Козуб Н.О., Борзих О.І. (2022). Визначення наявності гена стійкості *H1* серед українського селекційного матеріалу картоплі. У О.І. Борзих та ін. (Ред). *Захист рослин: наукові здобутки та перспективи досліджень: матеріали Міжнародної науково-практичної конференції, присвяченої 75-річчю заснування Інституту захисту рослин НААН*, 150-

річчю від дня народження Поспєлова Володимира Петровича, 100-річчю від дня народження Арєшнікова Бориса Андрійовича, 90-річчю від дня народження Доліна Володимира Гдаліча (с. 107-108). ІЗР НААН. https://ipp.gov.ua/wp-content/uploads/tezi_konferentsiya-do-75-richchya-izr_07_06_2022.pdf

(Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, аналіз отриманих результатів, підготовка тез до друку)

9. **Кириченко С.О.**, Созінова О.І., Кучерявий І.І., Созінов І.О., Козуб Н.О., Борзих О.І. (2022). Застосування молекулярних маркерів для ідентифікації зразків картоплі за генами стійкості до вірусу у картоплі. У О.І. Борзих та ін. (Ред). *Захист рослин: наукові здобутки та перспективи досліджень: матеріали Міжнародної науково-практичної конференції, присвяченої 75-річчю заснування Інституту захисту рослин НААН, 150-річчю від дня народження Поспєлова Володимира Петровича, 100-річчю від дня народження Арєшнікова Бориса Андрійовича, 90-річчю від дня народження Доліна Володимира Гдаліча.* (с. 108-109). ІЗР НААН. https://ipp.gov.ua/wp-content/uploads/tezi_konferentsiya-do-75-richchya-izr_07_06_2022.pdf

(Особистий внесок здобувача – проведення дослідю, аналіз даних, підготовка тез)

10. **Кириченко С.О.**, Созінова О.І., Созінов І.І., Козуб Н.О., Бондар Т.І. (2023). Ідентифікація у зразків картоплі вітчизняної селекції генів стійкості до вірусу Y за маркерами RY_o-186 ТА RYSC-3. У Вожегова, Р., Заришняк, А., Ковальова І. та ін. (ред). *Селекція агрокультур в умовах змін клімату: напрями та пріоритети: збірник матеріалів II Міжнародної науково-практичної конференції.* (с.195-196). Одеса: Олді+, <https://icsanaas.com.ua/wp-content/uploads/2023/04/%D0%97%D0%B1%D1%96%D1%80%D0%BD%D0%B8%D0%BA.pdf>.

(Особистий внесок здобувача – проведення дослідю, аналіз даних, підготовка тез)

11. **Kyrychenko, S.O.**, Kozyb, N.O., Bondar, T.I., Bondus, R.O. (2023). Identification of potato samples with the potato virus Y resistance genes *Ry_{chc}* and *Ry_{adg}*. *X International Conference. Bioresources and Viruses*, Kyiv, Ukraine. (p. 72).

https://www.researchgate.net/publication/374547394_ICBV_2023_Book_abstracts

(Особистий внесок здобувача – проведення дослідю, аналіз даних, підготовка тез)

12. **Кириченко С.О.**, Козуб Н.О., Созінов І.О., Бондар Т.І., Бондус Р.О., Міщенко Л.Т. (2024). Скринінг сортів картоплі української і закордонної селекції на гени стійкості до вірусу у за допомогою молекулярних маркерів. Шуст О.А., Варченко О.М., Димань Т.М. та ін. (Ред). *Аграрна освіта і наука: досягнення та перспективи розвитку: матеріали V Міжнародної науково-практичної конференції*. (с. 45-48). Біла Церква: БНАУ

https://science.btsau.edu.ua/sites/default/files/tezy/tezy_agrar_osvit_nauk_28.03.2024.pdf

(Особистий внесок здобувача – проведення дослідю, аналіз даних, підготовка тез)

13. Bondus R., Mishchenko L., Furdyha M., Hordiienko V., Hordiienko O. **Kyrychenko S.** (2024). Use of potato genetic resources in Ukraine. *6 th International Scientific Conference Agrobiodiversity for Improving the Nutrition, Health, Quality of People Life and Nature* (p. 21). <https://doi.org/10.15414/2024.9788055227702>

(Особистий внесок здобувача – підготовка тез)

14. Bondus R., Mishchenko L., Shevchenko T., Furdyha M., Zakharchuk N., Hordiienko V., Hordiienko O., **Kyrychenko S.** (2024). Formation and composition of a trait collection of potatoes by starch content and

technological properties. *Material of the national scientific conference with international participation.* (p.370-374). Institute of crop science "PORUMBENI" <https://cncps.maia.gov.md/wp-content/uploads/2024/09/Realizari-stiintifice-in-ameliorarea-porumbului-si-altor-culturi-cerealieri-3.pdf>

(Особистий внесок здобувача – підготовка тез)

15. **Кириченко С.О.,** Козуб Н.О., Созінов І.О., Бондар Т.І., Бондус Р. О., Міщенко Л.Т. (2024). Скринінг сортів картоплі української та закордонної селекції за генами стійкості Ry_{chc} та Ry_{adg} до Y-вірусу картоплі (PVY) за допомогою молекулярних маркерів. *Аграрна наука: стан та перспективи розвитку: збірник матеріалів IV Міжнародної науково-практичної конференції* (с. 185-187). Одеський державний аграрний університет. <https://osau.edu.ua/wp-content/uploads/2025/04/ZBIrnyk-ABT-28-29.11.2024.pdf>

(Особистий внесок здобувача – проведення дослідю, аналіз даних, підготовка тез)

16. Міщенко Л.Т., Бондус Р.О., Дуніч А.А., Міщенко І.А., Дашченко А.В., Козуб Н.О., **Кириченко С.О.** (2025). Лікувальна цінність картоплі та пошук джерел її вірусостійкості. *Лікарські рослини: традиції та перспективи досліджень: матеріали VII Міжнародної наукової конференції. Київ: ТОВ «Центр поліграфії «КОМПРИНТ». с. 133-137.*

Дослідна станція лікарських рослин Інституту агроєкології і природокористування.

https://www.researchgate.net/publication/370221842_Likarski_roslini_tradicii_t_a_perspektivi_dosliden

(Особистий внесок здобувача – проведення дослідю, аналіз даних, підготовка тез)

17. **Кириченко С.О.,** Козуб Н.О., Бондар Т.І., Бондус Р. О., Міщенко Л. Т. (2025). Оцінка українського генетичного матеріалу картоплі на стійкість до Y-вірусу картоплі (PVY). Котвіцька А. А., Владимірова І.

М., Хохленкова Н.В., та ін. (Ред). *Проблеми та досягнення сучасної біотехнології: матеріали V міжнародної наук.-практ. конф.* 208-209с. Національний фармацевтичний університет.
https://biotech.nuph.edu.ua/wpcontent/uploads/2025/04/tezy_v_mizhnarodnoi_naukovo_praktychnoi_konferentsii_problemy_ta_dosiahnennia.pdf

(Особистий внесок здобувача – проведення дослідю, аналіз даних, підготовка тез)

18. **Kyrychenko S.**, Sozinov I., Bondar T., Bondus R., Mishchenko L., Kozub N. (2025). Analysis of Ukrainian potato varieties using the molecular marker *YES-3A* of the *Ry_{sto}* gene for the extreme resistance to Potato Virus Y. Andronic Larisa [et al.]. *Advanced Biotechnologies – Achievements and Prospects", scientific international symposium* (p. 36-37). Moldova State University Institute of Genetics, Physiology and Plant Protection
https://igfpp.usm.md/sites/default/files/inline-files/Symposiun_culegereea2025%201.pdf

(Особистий внесок здобувача – проведення дослідю, аналіз даних, підготовка тез)

19. **Кириченко С.О.**, Бондус Р.О., Созінов І.О., Міщенко Л.Т., Козуб Н.О. (2025). Молекулярна ідентифікація носіїв гена стійкості *Ry_{adg}* та *Ry_{chc}* як перший етап пошуку донорів стійкості до вірусу у картоплі (pvy) серед сортів картоплі українського та закордонного походження. *Біотехнологія, генетика та біохімія сільськогосподарських рослин: тези доповідей Всеукраїнської наукової конференції* (с. 21-22). Одеса: СГІ–НЦНС. https://sgi.in.ua/data/documents/vidannya-institutu/materiali-konferencii/materiali_konferencii_30-09-2025.pdf

(Особистий внесок здобувача – проведення дослідю, аналіз даних, підготовка тез, апробація результатів)

Методичні рекомендації

20. Бондус Р.О., Харченко Ю.В., Рябчун, В.К., Богуславський Р.Л., Задорожна О.А., Докукіна К.І., Міщенко Л.Т., Подгаєцький А.А., Кравченко

Н.В., Фурдига М.М., Захарчук Н.А, Гордієнко В.В., Гордієнко О.В., **Кириченко С.О.** (2024). Науково-методичні рекомендації з формування навчальних колекцій генетичного різноманіття картоплі секції *Tuberarium* (Dun.) Buk. роду *Solanum* L. Друкарня СП ТОВ «Християнська Зоря». С- 68.

(Особистий внесок здобувача – участь у написанні методичних рекомендацій)

ЗМІСТ

АНОТАЦІЯ.....	2
SUMMARY.....	9
СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА.....	16
ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ	25
ВСТУП.....	27
РОЗДІЛ 1	34
1.1. Картопля – загальні відомості.....	34
1.2. Біологічні особливості бульб картоплі як насіннєвого матеріалу.....	35
1.3. Картопля як об’єкт захисту рослин	35
1.3.1. Основні хвороби картоплі.....	36
1.3.2. Основні шкідники картоплі та їх роль в перенесенні хвороб	40
1.3.3. Віруси і нематодози картоплі як небезпечний фактор зниження врожаю	41
1.4. Золотиста картопляна цистоутворююча нематода, та гени стійкості до неї	43
1.4.1 Морфологія ЗКЦН	45
1.4.2 Біологія та екологія ЗКЦН.....	47
1.4.3. Глободероз як хвороба картоплі.....	51
1.4.4. Методи виявлення нематод	56
1.4.5. Гени і джерела стійкості до ЗКЦН.....	59
1.5. Y-вірус картоплі та інші економічно важливі віруси картоплі.....	61
1.5.1. Поширення і різноманіття штамів Y-вірусу картоплі ..	65
1.5.2. Інші віруси картоплі	71
1.5.3. Розповсюдження вірусних хвороб	76
1.5.4. Методи вивчення вірусних хвороб.....	79
1.5.5. Контроль вірусів	79
1.6. Маркерний добір генів стійкості	82
1.6.1. Типи стійкості картоплі та взаємодія рослин з вірусами	84

1.6.2. Гени стійкості картоплі до PVY	87
РОЗДІЛ 2	91
МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ	91
2.1. Рослинний матеріал.....	91
2.2. Виділення ДНК.....	93
2.3. Проведення ПЛР	95
2.4. Послідовності використаних у роботі праймерів	95
2.5. Умови ПЛР	96
2.6. Протокол імуноферментного аналізу	97
2.7. Метод біотесту	98
2.8. Візуальна оцінка ступеня стійкості рослин картоплі до вірусних хвороб	99
2.9. Погодно-кліматичні умови Устимівської дослідної станції рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України	100
2.10. Методика ЗТ-ПЛР	102
2.11. Статистична обробка даних.....	103
РОЗДІЛ 3	104
РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕННЯ	104
3.1. Оцінка селекційних ліній та сортів картоплі за молекулярними маркерами генів стійкості до ЗКЦН.....	105
3.2. Оцінка селекційного матеріалу та сортів картоплі за молекулярними маркерами генів стійкості до PVY	120
3.3. Результати ІФА вибірки сортів картоплі	144
РОЗДІЛ 4	144
ОБГОВОРЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ	160
ВИСНОВКИ:	172
РЕКОМЕНДАЦІЇ ВИРОБНИЦТВУ	174
СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ	176
ДОДАТКИ.....	209

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ

CRISPR – Clustered Regularly Interspaced Short Palindromic Repeats

DAS-ELISA – double antibody sandwich

ER – extreme resistance

HR – hypertensive response

GPCN – golden potato cyst nematode

GWAS – Genome-wide association studies

LAMP – Loop-mediated isothermal amplification, петльово-опосередкована ізотермічна ампліфікація

LFA – Lateral Flow Assay Method (імунохроматографічний аналіз)

PCN – potato cyst nematode

PLRV – potato leafroll virus, (укр. вірус скручування листя картоплі)

PVA – Potivirus A (potato virus A)

PVX – Potivirus X (potato virus X)

PVM – Potivirus M (potato virus M)

PVS – Potato virus S

PVY – Potivirus Y (potato virus Y)

QTL – quantitative trait loci (укр. Локуси кількісних ознак)

RNAi – RNA interference

RPA – Recombinase Polymerase Amplification Combination (укр-Рекомбінантна полімеразна ампліфікація)

RT-PCR – reverse transcription polymerase chain reaction (ЗТ-ПЛР)

SEA – Соланоеклепін А

SEB – Соланоеклепін В

SSR – simple sequence repeat

TAS-ELISA – triple antibody sandwich – enzyme-linked immunosorbent assay

Tris – трис (гідроксиметил) амінометан

ВСЛК – Вірус скручування листя картоплі

ЗКЦН – Золотиста картопляна цистоутворююча нематода

ІК – Інститут картоплярства

ІФА – Імуноферментний аналіз

ПЛР – полімеразно-ланцюгова реакція

ВСТУП

Картопля є однією з основних харчових культур у світі (Price et al., 2021). За даними FAO (<https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL>) в 2023 році Україна зібрала 21,4 млн. тон картоплі з середньою урожайністю 17,6 тон з гектара. У регіонах, що постійно знаходяться під загрозою голоду, як от Африка та деякі азійські регіони, дана культура з роками займає все більші площі (Campos & Ortiz, 2020).

Обґрунтування вибору теми дослідження. Картопля (*Solanum tuberosum* L.) може уражуватися рядом небезпечних хвороб (Kreuze et al., 2020), які значно знижують врожайність та якість зібраного врожаю. Оцінки втрат врожаю бульб картоплі внаслідок ураження хворобами показували, що середні втрати у виробництві картоплі, спричинені, наприклад, вірусною інфекцією, становлять 20-30%, а в період сильних епіфітотій неконтрольований розвиток хвороб може призвести до скорочення виробництва на понад 80 % (Lacomme & Jacquot, 2017; Liu et al., 2023). Через те, що картопля розмножується в більшості випадків вегетативно, збудники хвороб можуть передаватися через інфіковані насінневі бульби наступним поколінням, що призводить до зниження продуктивності та появи бульб низької якості, нагромадження великої кількості шкідників і хвороб у насадженнях. Тому виродження насінневої картоплі є актуальною проблемою у виробництві цієї культури (Thomas-Sharma et al., 2016). Серед небезпечних хвороб картоплі особливо слід виділити вірусні хвороби та нематодози, через те, що вони вимагають комплексного підходу для контролю. Патогенні віруси спричиняють значну частину економічно важливих захворювань основних сільськогосподарських культур (Rivarez et al., 2021).

В останні роки Y-вірус картоплі (*Potyvirus yituberosi*, PVY) став найбільш економічно важливим серед вірусних хвороб картоплі, особливо його нові некрогенні штами, що викликають симптоми на листовій

пластинці, які часто важко помітити під час польових перевірок, і які, як правило, більш ефективно передаються попелицями (Fuentes et al., 2019; Hadzalo et al., 2024; Kreuze et al., 2020). Контроль даного захворювання картоплі ще більше ускладнюються генетичним різноманіттям PVY з великою кількістю нових рекомбінантних штамів, а також впровадженням сортів, що мають схильність до слабких проявів симптомів на листках (Davidson et al., 2013; Gray & Power, 2018). Важливість і шкідливість таких штамів полягає в некрозі бульб (некротична кільцева плямистість бульб картоплі), який вони викликають при зберіганні (Kreuze et al., 2020).

Іншим важливим захворюванням картоплі в Україні і світі є глободероз, який викликається золотистою картопляною цистоутворюючою нематодою *Globodera rostochiensis* Wollenweber (ЗКЦН).

Для підвищення ефективності селекції одним з початкових етапів добору на стійкість може бути тестування сортів та ліній картоплі на наявність стійкості до того чи іншого збудника хвороб. Генетичний захист рослин є частиною інтегрованого захисту рослин та, зокрема, біоконтролю. ПЛР тест дозволяє отримати дані про наявність у геномі сорту гена стійкості до певної хвороби. Ці дані, в свою чергу, дають можливість будувати подальші стратегії добору сортів для схрещування, включення в селекційні програми тощо. Використання стійких сортів допомагає зменшити ураженість насаджень хворобами та заселеність шкідниками і знизити екологічне навантаження на полях. Завдяки молекулярній ідентифікації генів стійкості можна у декілька разів пришвидшити добір сортів рослин за широким спектром якісних ознак. Слід зазначити, що колекції українських зразків картоплі практично не вивчені на стійкість до вірусів за допомогою молекулярних методів.

Мета роботи: молекулярна ідентифікація генів стійкості сортів та ліній картоплі української та закордонної селекції до золотистої картопляної цистоутворюючої нематоди та Y-вірусу картоплі.

Основними завданнями роботи були:

1. Ідентифікація гена стійкості *HI* до ЗКЦН у ліній і сортів картоплі за допомогою молекулярних маркерів.
2. Порівняння даних молекулярної ідентифікації гена *HI* селекційних ліній і наданих даних біотесту на стійкість до *G. rostochiensis*.
3. Ідентифікація генів екстремальної стійкості *Ry_{chc}*, *Ry_{adg}*, *Ry_{sto}* до PVY за допомогою молекулярних маркерів у вибірках ліній і сортів картоплі.
4. Аналіз частот носіїв генів стійкості *HI*, *Ry_{chc}*, *Ry_{adg}*, *Ry_{sto}* у вибірках зразків картоплі.
5. Виявлення Y-вірусу картоплі у колекційних зразках сортів методом імуноферментного аналізу (ІФА)
6. Порівняння даних молекулярної ідентифікації генів стійкості до PVY з даними ІФА з визначення Y-вірусу картоплі для вибірки колекційних зразків картоплі.

Об'єкт досліджень: гени стійкості картоплі *Solanum tuberosum* до PVY, золотистої картопляної нематоди *G. rostochiensis* (*Ro-1*, *Ro-4*), а також власне, Y-вірус картоплі.

Предмет досліджень: молекулярно-генетичні маркери генів стійкості до *P. yituberosi* та *G. rostochiensis* у сортах та селекційних лініях картоплі та їх частоти серед досліджуваних вибірок, ідентифікація Y-вірусу картоплі за допомогою ІФА, порівняння наявності генів стійкості до *G. rostochiensis*, що були ідентифіковані за допомогою молекулярних методів, та результатів оцінки стійкості методом біотестування.

Методи дослідження: молекулярно-генетичні методи (ПЛР-аналіз, електрофорез ДНК), метод ІФА, методи статистичної обробки даних.

Наукова новизна:

Вперше проведено молекулярну ідентифікацію генів стійкості до PVY *Ry_{chc}*, *Ry_{adg}*, *Ry_{sto}* в українських зразках картоплі (сорта та селекційні лінії). Ідентифіковано українські сорти картоплі з поєднанням двох генів стійкості до PVY.

Виявлено, що збіг даних ПЛР аналізу на маркер *TG-689* гена *HI* стійкості до ЗКЦН та біотесту серед українських селекційних ліній картоплі склав 85,7%.

Апробовано на широкій вибірці сортів картоплі прямий молекулярний маркер *RY1648F24/R22* на наявність гена стійкості *Ry_{chc}* до *P. yituberosi*.

Показано високу відповідність (90%) при порівнянні результатів ІФА з виявлення PVY та молекулярної ідентифікації генів екстремальної стійкості до Y-вірусу картоплі для колекції сортів картоплі.

Практичне значення отриманих результатів:

Створено базу даних зі сортів і ліній картоплі з маркерами гена стійкості *HI* до ЗКЦН та генів екстремальної стійкості до PVY *Ry_{chc}*, *Ry_{adg}*, *Ry_{sto}*. Це дозволить селекціонерам використовувати добірку сортів і ліній картоплі з високою стійкістю до ЗКЦН та PVY для підвищення ефективності селекції на стійкість до цих збудників хвороб. База даних стійкості сортів картоплі до PVY використовується в науковій роботі Устимівської дослідної станції рослинництва інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України (Акт впровадження від 22.09.2025). Результати дослідження використано при розробці методичних рекомендацій з формування колекцій зразків генофонду «Науково-методичні рекомендації з формування навчальних колекцій генетичного різноманіття картоплі секції Tuberarium (Dun.) Buk. роду *Solanum* L.» та реєстрації колекційних зразків картоплі (номери Національного каталогу: UM0101055, номер свідоцтва 2573; UM0100449, номер свідоцтва 2572; UM0100458, номер свідоцтва 2683; UM0100115 номер свідоцтва 2684).

Ключові слова: гени стійкості, *Solanum tuberosum*, картопля, сорти, селекційні лінії, Y-вірус картоплі, молекулярні маркери, віруси, хвороби, патогени, імуноферментний аналіз, діагностика вірусів, нематоди, золотиста картопляна цистоутворююча нематода, стійкість, ПЛР-маркери, біоконтроль, шкідливість.

Зв'язок з науковими програмами, планами, темами. Дослідження проводили за ПНД 24. «Фітосанітарна безпека, захист і карантин рослин (Захист рослин)» Підпрограма 01. «Формування фітопатогенного комплексу та створення стійких сортів рослин проти хвороб» («Фітопатологія») в рамках бюджетних тем: 24.01.02.02Ф. «Розроблення еколого-біологічних основ управління популяціями паразитичних нематод в агроценозах картоплі» № ДР 0121U000093, 24.01.01.01Ф. «Генотипування сортів і ліній пшениці за маркерами генів стійкості до збудників хвороб і шкідників та інших важливих генів і пошук не випадкових асоціацій алелів» № ДР 0121U000082, та за фінансової підтримки НФДУ, № 2023.03/0244 «Механізми стійкості економічно-важливих культур до вірусних хвороб за умов воєнного стану і глобального потепління», № ДР 0125U001910.

Особистий внесок здобувача. Дисертаційна робота є самостійною роботою автора. Автором одержано основну частину експериментального матеріалу, викладеного в даній роботі. Сформульовано проблематику, мету, і завдання роботи спільно з науковими керівниками Козуб Н.О. та Бондар Т.І. Автором проаналізовано літературні джерела, відібрано частину зразків, досліджено наявність маркерних послідовностей генів інтересу, проаналізовано вибірку зразків методом ІФА, написано публікації. Внесок інших авторів у роботу: Бондар Т.І., Нікішичева К.С. – надання власних результатів досліду біотестування селекційних ліній картоплі на стійкість до ЗКЦН; Бондус Р.О. – збір і надання зразків листя для проведення ІФА, надання біологічного матеріалу сортів генетичної колекції картоплі з Устимівської дослідної станції рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН, дані польової оцінки сортів картоплі на стійкість до вірусу, написання та редагування рукописів публікацій. Міщенко Л.Т., (д.б.н., професор, провідний науковий співробітник ННЦ «Інститут біології та медицини» КНУ ім. Тараса Шевченка), Дуніч А.А. (к.б.н. ННЦ «Інститут біології та медицини» КНУ ім. Тараса Шевченка) – внесок полягав у сприянні і допомозі під час проведення ІФА, ЗТ-ПЛР, обговоренні

отриманих даних, написанні та редагуванні рукописів публікацій. Пожилов І.М. (д-р філософії біол.наук. ННЦ «Інститут біології та медицини» КНУ ім. Тараса Шевченка) – виконання частини роботи, пов'язаної з ЗТ-ПЛР.

Апробація роботи: Основні положення та результати дисертаційної роботи були оприлюднені й обговорені на засіданнях лабораторії екологічної генетики рослин та біотехнології, Вченої ради Інституту захисту рослин НААН України, опубліковані в виданнях Web of Science, та фахових виданнях категорії Б. Також представлено результати на міжнародних і всеукраїнських науково-практичних конференціях: Селекція, генетика та біотехнологія сільськогосподарських рослин: досягнення, інновації та перспективи. (Одеса, 26 жовтня, 2022 року); Міжнародна науково-практична конференції, присвячена 75-річчю заснування Інституту захисту рослин НААН, 150-річчю від дня народження Поспєлова Володимира Петровича, 100-річчю від дня народження Арешнікова Бориса Андрійовича, 90-річчю від дня народження Доліна Володимира Гдаліча, (Київ, 24—25 травня, 2022 року); II Міжнародна науково-практична конференція, «Селекція агрокультур в умовах змін клімату: напрями та пріоритети», (Одеса, 24 березня, 2023 року); X International Conference. Bioresources and Viruses“, (Київ 11-13 вересня, 2023 року); 6 th International Scientific Conference Agrobiodiversity for Improving the Nutrition, Health, Quality of People Life and Nature (Nitra, Словаччина, 8 вересня, 2024); National scientific conference with international participation. Institute of crop science "PORUMBENI" (Pașcani, Молдова 11-12 вересня, 2024); IV Міжнародна науково-практична конференція (Одеса, 28-29 листопада, 2024); Лікарські рослини: традиції та перспективи досліджень: матеріали VII Міжнародної наукової конференції. (Березоточа, 25 березня, 2025), V міжнародна науково-практична конференція (Харків, 28 березня, 2025) Advanced Biotechnologies – Achievements and Prospects", scientific international symposium (Chisinau, 17-19 вересня, 2025); Біотехнологія,

генетика та біохімія сільськогосподарських рослин: тези доповідей Всеукраїнської наукової конференції. (Одеса, 30 вересня, 2025);

Публікації. За матеріалами дисертації опубліковано 20 наукових праць, з них 5 статей у фахових наукових виданнях України та 1 стаття у науковому періодичному виданні, включеному до міжнародної наукометричної бази Web of Science, 1 методичні рекомендації, 13 тез доповідей на наукових конференціях.

Структура та обсяг дисертації: Загальний обсяг дисертації складає 226 сторінок, основну частину роботи викладено на 125 сторінках. Робота ілюстрована 18 таблицями та 18 рисунками. Перелік використаних джерел літератури налічує 254 джерела, з них 230 латиницею.

Подяки. За допомогу під час проведення ІФА та ЗТ-ПЛР для дисертації автор висловлює щирі подяки Міщенко Лідії Трохимівні, Дуніч Аліні Анатоліївні та Пожилову Іллі Миколайовичу (ННЦ «Інститут біології та медицини» КНУ ім. Тараса Шевченка). За надання даних біотесту для порівняння з власними результатами дослідження та науковий супровід розділів, що присвячені ЗКЦН, автор висловлює подяку Бондар Т.І. та Нікішичевій К.С. (Інститут захисту рослин НААН України). За надання даних польової оцінки стійкості сортів картоплі до вірусних хвороб та відбір листя і бульб картоплі для ІФА та ПЛР автор висловлює щирі подяки Бондус Р.О, (Устимівська дослідна станція рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України). Подяку за науковий супровід, допомогу і консультації впродовж усього терміну навчання автор висловлює Созінову І.О. та Козуб Н.О. (Інститут захисту рослин НААН України).

РОЗДІЛ 1

ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1. Картопля – загальні відомості

Картопля, *Solanum tuberosum* L., є, згідно з даними ФАО за 2023 рік (<https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL>), четвертою за площею продовольчою культурою, яку вирощують і споживають у всьому світі. За даними ФАО Україна посідає п'яте місце у світі за обсягом вирощування картоплі, який становив 19 616,678 млн. т. (дані за період 1994-2023 рік). Вона також є цінною культурою з точки зору поживних речовин. За обсягом споживання вона посідає третє місце у світі після рису та пшениці (Soare&Chiurciu, 2021). Серед країн ЄС найбільшими виробниками картоплі є Франція, Німеччина, Нідерланди, Бельгія та Велика Британія. Це зумовлено врожайністю картоплі в регіоні Північно-Західної Європи, що перевищує 40 т/га, а також тісними зв'язками між виробництвом та розвиненою європейською картопляною переробною промисловістю. Крім того, картопля є домінуючою харчовою культурою в країнах Східної Європи, зокрема в Україні та Польщі, де споживання на душу населення традиційно перевищує 100 кг/рік (Ahmadu et al., 2021).

Актуальна на сьогодні класифікація картоплі була запропонована Spooner et al. (2005). Ними проведено генотипування 742 ландраси всіх культурних видів і диких предків за допомогою SSR і хлоропластних маркерів і запропонували перекласифікацію культивованої картоплі на наступні чотири види: *S. tuberosum*, з двома групами сортів (група *Andigenum* група високогірних андських генотипів, що містять диплоїди, триплоїди та тетраплоїди, та група *Chilotanum* група низинних тетраплоїдних чилійських ландрасів); *S. ajanhuiri* (диплоїдний вид); *S. juzepczukii* (триплоїдний вид); і *S. curtilobum* (пентаплоїдний вид) (Spooner et al., 2005). Дика картопля походить з Америки, де вона розповсюджена

починаючи з Аргентини і закінчуючи США. Більшість з диких видів картоплі є диплоїдними, облігатними перехресниками через багатоалельний гаметофітний локус самонесумісності (S), який перешкоджає самозаплідненню і схрещуванню між особинами, що несуть ідентичні S-алелі (Camadro et al., 2012).

1.2. Біологічні особливості бульб картоплі як насіннєвого матеріалу

Вегетативне розмноження бульбами є основним типом розмноження картоплі, що походить від тетраплоїдного підвиду *Solanum* ssp. Картопля може формувати бульби за короткі (12-13 годин) та довгі (15-18 годин) дні (Тимко, 2019). Після ембріональної та ювенільної стадії онтогенезу вузлики виникають через вікові зміни в рослині. Основними факторами, що визначають зовнішнє середовище для переходу бульб, є тривалість доби та середньодобова температура.

Ріст картоплі проходить у дві фази: 1) виникнення та зростання столонів; 2) формування бульб. Рецепторним органом фотоперіодичного впливу і зовнішніх умов є лист. У листі виникає стимул гормональної природи, який пересувається вниз стеблом, до нижніх стеблових бруньок, здатних до бульбоутворення (Тимко, 2019). Від росту і розвитку надземної частини залежить і формування достатньої кількості бульб товарної якості. Формування крони куща залежить від умов зберігання бульб, та навіть від типу пророщування. Також сіянці менш схильні до формування густої крони (Caliskan et al., 2022).

1.3. Картопля як об'єкт захисту рослин

Потенціал врожайності картоплі часто знижується через високу сприйнятливість до численних захворювань, включаючи різноманітні ґрунтові патогени та віруси (Chakrabarti et al., 2022).

Картопля уражується грибними, бактеріальними вірусними хворобами, ооміцетами, нематодами та іншими шкідливими організмами.

Одним із факторів, що призводить до зниження врожайності та якості бульб картоплі, є ураження вегетативної маси плямистостями, найбільш поширеними серед яких є фітофтороз (*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary) та альтернаріоз (*Alternaria solani* Sorauer., *Alternaria alternata* Keis). Крім того, розвиток даних патогенів продовжується і під час зберігання урожаю бульб (Плотницька та ін., 2024). В 2012 році Дмитрук та ін. (2012) вказує на те, що мікроміцети становлять 42,9%, вірусні хвороби 31%, нематоди 15,1%, бактерії 8,7%. Abel-Fernández et al. (2023) повідомляє що гриби роду *Alternaria* є найрозповсюдженішими і одними з найважливіших алергенів серед фітопатогенних грибів.

Встановлено, що впродовж вегетаційного періоду на рослинах картоплі домінують фітофтороз, альтернаріоз, ризоктоніоз, бактеріози. Спостерігається також посилення шкодочинності вірусних хвороб в агроценозі картоплі, які завдають значного економічного збитку – їх частка становить 31,0% (Бородай та Парфенюк, 2018)

1.3.1. Основні хвороби картоплі

Phytophthora infestans є постійною загрозою для виробництва картоплі та томатів у всьому світі, викликаючи захворювання, відоме як фітофтороз. Цей патоген виявився надзвичайно ефективним у подоланні резистентності рослини-господаря. *P. infestans* має специфічні пристосування для уникнення захисних механізмів рослин, такі як ефекторні білки, що пригнічують захист господаря і сприяють подоланню рослинного імунітету, рясне спороутворення з коротким латентним періодом, що забезпечує швидке поширення, та структура геному, яка сприяє адаптивній еволюції *P. infestans* (Leesutthiphonchai et al., 2018). У роботі Berindean et al. (2024) розглянуто застосування генетичних методів, розроблених для пошуку генів

стійкості, такі як ефекторна геноміка та GWAS. Дані методи дають дослідникам можливість більш ефективно ідентифікувати гени, що представляють інтерес. Після ідентифікації ці гени клонуються за допомогою молекулярних маркерів і потім можуть бути введені в різні сорти за допомогою соматичної гібридизації або технології рекомбінантної ДНК. Останнім часом було розроблено більш інноваційні технології, такі як редагування генів за допомогою системи CRISPR або ген-сайленсинг, використовуючи стратегії iRNA, які стали перспективними інструментами для боротьби з *P. infestans* (Berindean et al., 2024).

Доволі поширеною хворобою картоплі є й альтернаріоз (збудники: *Alternaria solani* Sorauer, *A. alternata* Keis). Переважно збудники альтернаріозу належать до некротрофних листових патогенів, уражуючи вегетативну масу і тим самим пригнічуючи процес фотосинтезу. Хвороба поширена в основних регіонах вирощування картоплі по всьому світу. Гриб переживає несприятливі умови на насінні та на пожнивних рештках і може поширюватися конідіями в повітрі. Він часто характеризується утворенням виразок на стеблі, що є основним симптомом інфекції. У важких випадках виразки збільшуються та зливаються, викликаючи опіки листових пластинок. Симптоми починаються з пожовтіння та побуріння нижнього листа, а потім на кінчиках листа та вздовж країв черешків листа. Це продовжується, доки вся поверхня листка уразиться, та не опадє. *A. alternata* є вірулентною хворобою, і може легко поширюватися, завдаючи значних економічних збитків фермерам. Повністю стійкі сорти картоплі до даного патогену відсутні. Масштабне використання фунгіцидів обмежене через можливість підвищення стійкості патогенів та вимоги екологічного землеробства (Panthee et al., 2024; Li et al., 2024).

A. solani є поліциклічним патогеном, оскільки протягом вегетаційного періоду можливі численні цикли інфікування. Первинне зараження починається весною із зимуючих конідій. Патоген зимує у вигляді міцелію або конідій у рослинних рештках, ґрунті та заражених бульбах або на інших

рослинах-господарях. Хламідоспори також вважаються джерелом зимуючого інфекційного матеріалу для раннього ураження альтернаріозом, в наступному році. Інфекційний матеріал залишається здатним до ураження картоплі у залишках на необробленому ґрунті протягом 5-8 місяців. Після первинного зараження на уражених ділянках відбувається спороутворення, і спори виносяться назовні за наявності сприятливих умов навколишнього середовища. Чергування вологих і сухих періодів або сильні дощі є найбільш сприятливими для спороутворення та розповсюдження. Спори, що потрапляють на листя сприйнятливих рослин, проростають і можуть проникати в тканини безпосередньо через епідерміс, через продиhi та/або через пошкодження, такі як подряпини від піску, механічні пошкодження або пошкодження від комах (Chaudhary et al., 2021; Adeeba et al., 2025). Bellé & Hausladen (2021) пропонують в якості основного екологічного способу контролю патогену гриб *Trichoderma spp.* За недостатньої ефективності біометоду, гриб *A. solani* контролюється постійним внесенням хімічних засобів захисту рослин (Stridh et al., 2022).

Основні збудники бактеріальних гнилей картоплі – грамнегативні бактерії родів *Pectobacterium* та *Dickeya*. Значної шкоди завдають також збудники кільцевої гнилі картоплі грампозитивні бактерії *Clavibacter michiganensis subsp. sepedonicum*. Особливої уваги заслуговує збудник бурої гнилі картоплі *Ralstonia solanacearum* (Oztruk et al., 2018).

Рак картоплі, (*Synchytrium endobioticum* Percival) патоген грибного походження, що має карантинний статус на території України. Карантинний статус збудника обумовлений його здатністю знижувати врожайність заражених рослин навіть до 100 %, що особливо помітно при вирощуванні картоплі в дрібних господарствах. Пояснюється це як високою шкідливістю збудника, так і його здатністю пристосовуватися до несприятливих умов навколишнього середовища, включаючи утворення нових і більш агресивних патотипів (Zelya et.al., 2018).

Як і інші хитридиєві гриби, *S. endobioticum* не утворює гіфи чи мицелій, що часто вважають характерними для грибів, а радше спорангії з рухомими зооспорами. Після зараження клітини-хазяїна починають неконтрольовано рости, що призводить до утворення бородавчастих тканин, роблячи бульби непридатними для продажу і вживання. У інфікованій тканині картоплі утворюються тонкостінні, літні спорангії, в яких розвиваються зооспори, здатні заражати епідермальні клітини картоплі у зростаючих тканинах пагонів або столонів. Зооспори коньюгують, в результаті чого формуються товстостінні спорангії, які зимують у ґрунті. Зооспори, що вивільняються з цих спорангіїв, можуть розпочати новий цикл зараження бульб картоплі. Відсутність ефективних хімічних обробок та довговічність зимуючих спор ще більше посилюють руйнівний вплив цього гриба на продовольчу безпеку. Відтак, рак картоплі є одним із найважливіших карантинних захворювань картоплі (van de Vossen et al., 2019).

До важливих фітопатогенів картоплі також відносять нематод. Стеблова нематода картоплі *Ditylenchus destructor* Thorne – дуже дрібна ниткоподібна нематода світлого кольору, довжиною близько 0,7-1,4 мм. *D. destructor* – мігруюча паразитична нематода, яка вражає понад 120 видів рослин (Yang et al., 2025). В період вегетації зараження нематодою може бути непомітним. Одна з перших ознак ураження бульб стебловою нематодою при прихованій формі – утворення підшкірних дрібних білуватих м'яких вкраплень. Потім на бульбах з'являються темно-коричневі плями з характерним металевим блиском. Вони збільшуються, шкірка під ними тріскається, відкриваючи пухку коричневу тканину. Уражені бульби містять шкідника на межі здорової та ураженої тканини. Зазвичай нематода ушкоджує тканину поверхнево, що відрізняє її від ураження фітофторозом. Серцевина бульби залишається порівняно здоровою. Під час зберігання за підвищеної вологості можлива міграція нематод до сусідніх здорових бульб.

Нематоди харчуються, проходять повний цикл розвитку і розмножуються виключно у тканинах рослини-господаря. У мертвих клітинах рослин заселяються інші шкідливі супутні мікроорганізми та в клітинах рослини починається процес гниття, тоді як личинки нематод мігрують на здорові ділянки тієї ж рослини або в ґрунт, інфікуючи все нові та нові рослини. Нематоди можуть перейти в криптобіоз, під час якого залишаються живими 3–5 років. (Неїлик та ін., 2023).

Об'єктом цього дослідження є такі небезпечні хвороби як глободероз та Y-вірус картоплі, які будуть розглянуті в окремих підрозділах (1.3.3-1.6.2).

1.3.2. Основні шкідники картоплі та їх роль в перенесенні хвороб

Картопля є об'єктом для харчування для багатьох комах та їх личинок. Найбільш розповсюдженим представником сімейства *Coleoptera* є *Leptinotarsa decemlineata* Say., колорадський жук. Є однією з найбільш шкідливих комах на картоплі в усьому світі. Жук уражує картоплю, поїдаючи листову пластинку і зменшуючи площу листа, доступного для фотосинтезу. Колорадський жук є одним із найстійкіших (з точки зору хімічного захисту) шкідників сільськогосподарських культур завдяки високій адаптивності та швидкому розвитку резистентності до інсектицидів. На сучасному етапі відомо, що колорадський жук став стійким до понад 54 різних інсектицидів. Через відсутність альтернатив виробники часто збільшують частоту обробок пестицидами або застосовують хімічні речовини з різними механізмами дії. Така стратегія підвищує ризик отруєння нецільових організмів, призводить до забруднення навколишнього середовища. Оскільки як дорослі особини, так і личинки живляться листям картоплі й часто призводять до повного оголення рослин, втрати врожаю можуть сягати значних масштабів до 60 %. Внаслідок широкого використання інсектицидів формуються резистентні популяції

колорадського жука та спостерігається негативний вплив на навколишнє середовище (Zemek et al., 2021; Molnar & Rakosy-Tican, 2021).

Картопля також піддається численним захворюванням, спричиненим патогенами, що переносяться комахами. Зелена персикова попелиця, *Myzus persicae* Sulzer (*Aphididae*) – є найефективнішим переносником як персистентних (наприклад, Вірус скручування листя картоплі (ВСЛК)), так і неперситентних (наприклад, Y-вірус картоплі) вірусів (Radcliffe & Ragsdale, 2002). *Aphis fabae* Scopoli, *Acyrtosiphon pisum* Harris, *M. persicae* є найбільш важливими видами попелиць з точки зору перенесення збудника PVY^o (Lorenzen et al., 2006). Детальніший огляд впливу попелиць на передачу Y-вірусу картоплі – у підрозділі 1.5.3.

Останнім часом інші патогени, що переносяться комахами, стали викликом для боротьби зі шкідниками. Особливе значення має картопляна листоблішка, *Bactericera cockerelli* Sulc (*Triozidae*), яка нещодавно була ідентифікована як переносник бактерії *Candidatus Liberibacter solanacearum*, що викликає захворювання бульб «зебра чіп» (Buchman et al., 2011; Rashidi et al., 2017).

1.3.3. Віруси і нематодози картоплі як небезпечний фактор зниження врожаю

Серед найскладніших для контролю хвороб картоплі є нематодози і вірусні хвороби, що за умов високого розвитку, або в комбінації з декількох збудників, або збудників декількох патотипів, завдають величезної шкоди врожаю, аж до повного його знищення. (Сігарьова та ін., 2017; Valkonen, 2017; Lacomme & Jacquot, 2017). ЗКЦН завдає економічної шкоди насадженням картоплі по всьому світу (Holguin et.al., 2023). Важливою проблемою у виробництві картоплі є виродження насінневої картоплі, спричинена, зокрема, вірусами картоплі (Zuheer & Ali, 2023). Це, в свою чергу, призводить до зниження врожайності та отримання бульб низької

якості (Liu et al., 2023). Серед більше ніж 50 вірусів, які можуть інфікувати картоплю, лише кілька є найбільш шкідливими і поширеними (Lacomme & Jacquot, 2017; Kreuze et al., 2020). На даний час найбільш економічно важливим вірусом, що впливає на виробництво картоплі по всьому світі (Gao et al., 2020), знижуючи урожай та його якість, є Y-вірус картоплі або *Potyvirus yituberosi* (PVY) (Weber et al., 2021; Dupuis et al., 2024). Y-вірус картоплі негативно впливає на виробництво здорового насіннєвого матеріалу та спричиняє втрату врожайності та якості бульб у всьому світі (Jones et al., 2021). Зазвичай, втрати виробництва картоплі, що спричиняються вірусною інфекцією, можуть сягати 20-30%, а серйозні епіфітотії PVY можуть призводити до скорочення виробництва на понад 80% (Liu et al., 2023). Це, значною мірою, викликано появою його рекомбінантних штамів *P. yituberosi* у 1980-х роках (Fuentes et al., 2019). Для Європейського Союзу щорічні втрати від PVY оцінюються у 187 млн. євро, з них – 96 мільйонів – втрати при виробництві насіннєвої картоплі. Ці втрати зумовлені, головним чином, витратами на хімічну обробку що застосовуються при виробництві насіннєвої картоплі, та падінням врожайності при виробництві продовольчої картоплі (Dupuis et al., 2024).

Картопляна цистоутворююча нематода *G. rostochiensis* Wollenweber походить з Андського гірського регіону Південної Америки та була інтродукована людиною на всі населені континенти (Esquibet et al., 2024). *G. rostochiensis* вперше виявлена в Україні в 1963 році, розповсюдження становить 4720,64 га, а можливо і більше (Сігарьова та ін., 2017). Історичне та сучасне поширення ЗКЦН по всьому світу, ймовірно, відображає поширення, зумовлене людською діяльністю (Mwangi et al., 2021). Шкідливість ЗКЦН дуже залежить від заселеності насаджень картоплі шкідником, а на заселеність, в свою чергу, має вплив широкий спектр факторів. І все ж таки ЗКЦН має ряд особливостей, що ускладнюють боротьбу з нею (Сігарьова та ін., 2017), які будуть описані далі в роботі. Збудники хвороб картоплі внаслідок вегетативного розмноження рослини

можуть зберігатися у наступних репродукціях, призводити до збільшення втрат і зниження якості продукції (Kreuze et al., 2020; Kumar et al., 2020).

В даному дослідженні головним завданням було ідентифікувати гени екстремальної стійкості картоплі до *G. rostochiensis* та Y-вірусу картоплі. Рослини та рослинні патогени перебувають у постійній еволюційній «гонці озброєнь», в якій рослини розвивають захисні механізми, а патогени контррозвивають стратегії нападу (Ngou et al., 2022). З іншого боку, патогени виробляють так звані ефекторні молекули, які мають на меті уникнути імунної відповіді рослин. Коли (R) білки розпізнають ефектори, що походять від патогенів, вони активують імунні відповіді, обмежуючи ріст патогенів та мінімізуючи пошкодження тканин. Гени стійкості (R), що використовуються для контролю патогенів, зазвичай інтрогресують з дикого матеріалу в комерційні сорти. (Ngou et al., 2022; Schaveling et al., 2026).

1.4. Золотиста картопляна цистоутворююча нематода, та гени стійкості до неї

Золотиста картопляна цистоутворююча нематода, *G. rostochiensis*, і бліда картопляна цистоутворююча нематода, *G. pallida*, походять з регіону Анд на півдні Перу і в результаті антропогенної діяльності поширилися в багатьох регіонах світу (Grenier et al., 2010; Gartner et al., 2021). Картопляні цистоутворюючі нематоди (ЗКІЦН або PCN) *G. rostochiensis* та *G. pallida* є основними шкідниками, що спричиняють значні втрати врожаю культур *S. tuberosum* (Romero et al., 2025; Wainer&Dinh, 2021), а *G. rostochiensis* за інформацією Berger et al. (2023) уражує цукрові буряки. За науковою класифікацією *G. rostochiensis* відноситься до: Тип Nematoda; клас Chromadorea; порядок Rhabditida; підряд Tylenchina; інфраряд Tylenchomorpha; надродина Tylenchoidea; родина Heteroderidae; підродина

Heteroderinae; під *Globodera* (Сігарьова та ін., 2017). Цей вид відноситься до обмежено поширених (список А-2) на території України.

Вважається, що *G. rostochiensis* та *G. pallida* були завезені до Європи в 16-17 столітті з бульбами картоплі, які переносили заражений ґрунт, і сьогодні мають глобальне поширення. Повідомлялося про поширення ЗКЦН по всій Європі, Південній Америці та частинах Азії, Північної Америки, Океанії та Африки, де вирощується картопля (ЄОКЗР, 2020). Носіями ЗКЦН є виключно рослини родини пасльонових (*Solanaceae*). Найважливішим носієм є *S. tuberosum*, хоча також уражаються й інші сільськогосподарські культури, такі як *S. lycopersicum* та *S. melongena*. До 90 видів *Solanum spp.* та їх гібриди можуть бути хазяїнами ЗКЦН, включаючи деякі види бур'янів (Wainer & Dinh, 2021). ЗКЦН має досить розповсюджений ареал. Про *G. rostochiensis* повідомлялося в провінціях Сичуань, Юньнань та Гуйчжоу в Китаї у 2022 році (Jiang et al., 2022b; Peng et al., 2023). ЗКЦН згадується у статті (Handayani et al., 2022) як один з основних факторів, що впливає на урожайність картоплі в Індонезії. *G. rostochiensis* Ro1-4 та *G. pallida* Pa2-3 були єдиними цистоутворюючими фітопаразитичними нематодами, які було зареєстровано в Африці (Onditi & Whitworth, 2025).

ЗКЦН є однією з найбільш економічно важливих ендopаразитичних нематод і також – карантинним організмом у багатьох країнах. До складу групи картопляних цистоутворюючих нематод входять, як вказано вище, два види (*G. rostochiensis* і *G. pallida*) і вісім патотипів (Ro1 – Ro5 для *G. rostochiensis* і Pa1 – Pa3 для *G. pallida*). Як *G. rostochiensis*, так і *G. pallida* були і залишаються світовою проблемою у виробництві картоплі, спричиняючи значні втрати до 70% (Сігарьова та ін., 2017). За іншими даними (Неїлик та ін., 2023) середні втрати врожаю картоплі від ураження рослин золотистою картопляною цистоутворюючою нематодою складають 30%, але, за високого рівня чисельності нематод у ґрунті, можлива й повна загибель рослин. Захист картоплі від ЗКЦН ускладнюється тим, що яйця

картопляної цистоутворюючої нематоди можуть залишатися в стані спокою і життєздатними в цисті протягом 30 років (Сігарьова та ін., 2017).

ЗКЦН є основним паразитом картоплі в умовах помірного клімату. Особливо великої шкоди *G. rostochiensis* завдає на присадибних ділянках та на полях, де картопля вирощується з порушенням сівозмін і повертається на попереднє місце вже на другий-третій рік. Вважається, що за присутності в 1 грамі ґрунту лише 20 яєць втрачається до 2 тон картоплі з гектара. Крім зазначених прямих втрат є й опосередковані, обумовлені забороною або обмеженням перевезення продукції із зон зараження (Неїлик та ін., 2023). Було створено сорти картоплі, з інтрогресованими генами стійкості до ЗКЦН від таких видів, як *S. vernei* (гени *Gpa1* та *Gpa5*), *S. tuberosum* spp. *andigena* (*H1* та *Gpa2*) та *S. spegazzinii* (*Gpa*) (Bakker et al., 2006). Ці гени надають патотип-специфічну стійкість рослинам картоплі.

1.4.1 Морфологія ЗКЦН

Молоді особини ЗКЦН другої стадії мають червоподібну форму і довжину близько 470 мкм, з міцним стилетом у роті для проколювання клітинних стінок і загостреним хвостом. Самці схожі за зовнішнім виглядом, близько 1200 мкм завдовжки, з копулятивними шипиками біля хвоста, який є коротким і тупим. Самки мають практично кулясту форму з виступаючою шийкою, що містить стравохід і пов'язані з ним залози; діаметр приблизно 450 мкм. Цисти схожі за формою, але з більш темним кольором і дегенерацією внутрішніх органів (Сігарьова та ін., 2017) . Морфологія ЗКЦН продемонстрована на рис.1.1.

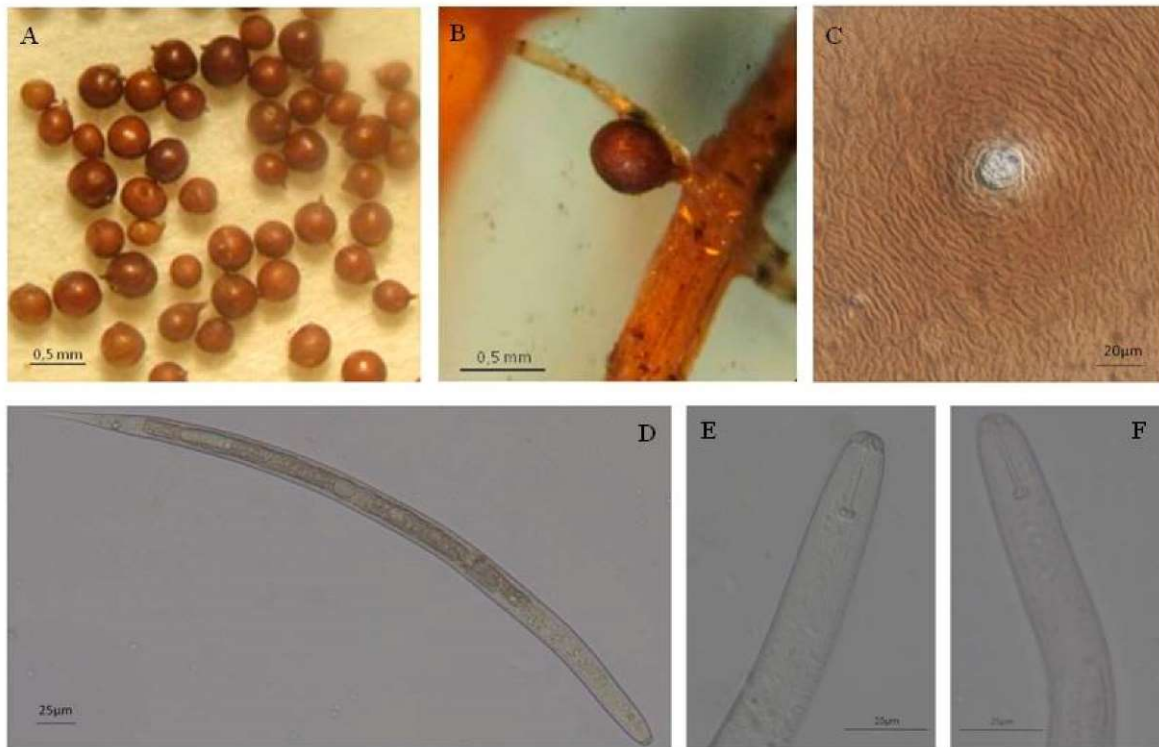


Рис.1.1 А-F – Морфологія ЗКЦН. (Взято з Djebroune et al., 2021).

Кісти мали округлу або кулясту форму з випуклою шийкою і світло-коричневий до темно-коричневий колір (рис. 1.1.A). За своєю формою шийка сприяла прикріпленню кіст до кореня свого хазяїна (рис. 1.1.B). У переніальних ділянках були два віддалених один від одного отвори різного розміру; більший з них представляв собою вульву з отвором, а другий – зменшений анус з V-подібною міткою. Між фенестрою і анусом розташовувалися характерні круглі гребені (рис. 1.1.C). Молодь другого віку (L2): червоподібні, з гіаліновою частиною на хвості; вентролатеральне перекриття стравохідних залоз над кишечником (рис. 1.1.D). Голова округла і злегка зміщеною з виразною скеротизацією. Рот мав стилет, розвинений з загостреними базальними горбками у *G. pallida* (рис. 1.1.E) і округлий у *G. rostochiensis* (рис. 1.1.F) (Djebroune et al., 2021).

Самка перлинно-біла, від субсферичної до яйцеподібної форми, з видовженою, виступаючою шийкою. Колір змінюється від білого до жовтого та світло-золотистого, коли самка дозріває до стадії цисти (Wainer&Dinh, 2021). Кутикула товста, з поверхневим, зморшкуватим,

мереживним візерунком, пунктації зникають біля поверхні або під нею. Лабіальна область трохи зміщена, з двома кільцями. Каркас губ розвинений слабо. Стилєт досить міцний, прямий або злегка вигнутий, з добре розвиненими округлими базальними горбками, нахиленими назад. Інвазійна личинка другого віку рухома, відрізняється овальним контуром ротового диску та губ (проти прямокутного в *G. pallida*). Стилєт менший за розмірами, із заокругленими базальними буграми. У хвостовій частині тіла бокові лінії не перетинаються поперековими гребенями кутикули (перетинаються – у блідої глободери) (Wainer & Dinh, 2021; Неїлик та ін., 2023; Сігарьова та ін., 2017).

1.4.2 Біологія та екологія ЗКЦН

Біологічний цикл розвитку ЗКЦН триває 60 днів, але за умов помірного клімату України вона здатна давати лише одне покоління. Тому вирощування ранніх сортів із збиранням врожаю через 50–55 днів після посадки не дозволяє нематоді пройти весь цикл розвитку. Поширюється нематода з бульбами, ґрунтом, інструментом, тарою, транспортними засобами та водою. Цисти зимують у ґрунті, що містять яйця та личинки; їх кількість може коливатися в значних межах. Розвиток першої личинкової стадії відбувається в яйці. Весною, за сприятливих умов та під впливом стимулюючої дії корневих виділень рослини-живителя, з яйця відроджується інвазійна личинка L2, яка виходить із цисти й живиться на коренях рослини-хазяїна. Личинки ще двічі линяють та перетворюються на дорослих особин (Неїлик та ін., 2023). Життєвий цикл ЗКЦН зображено на рис. 1.2.

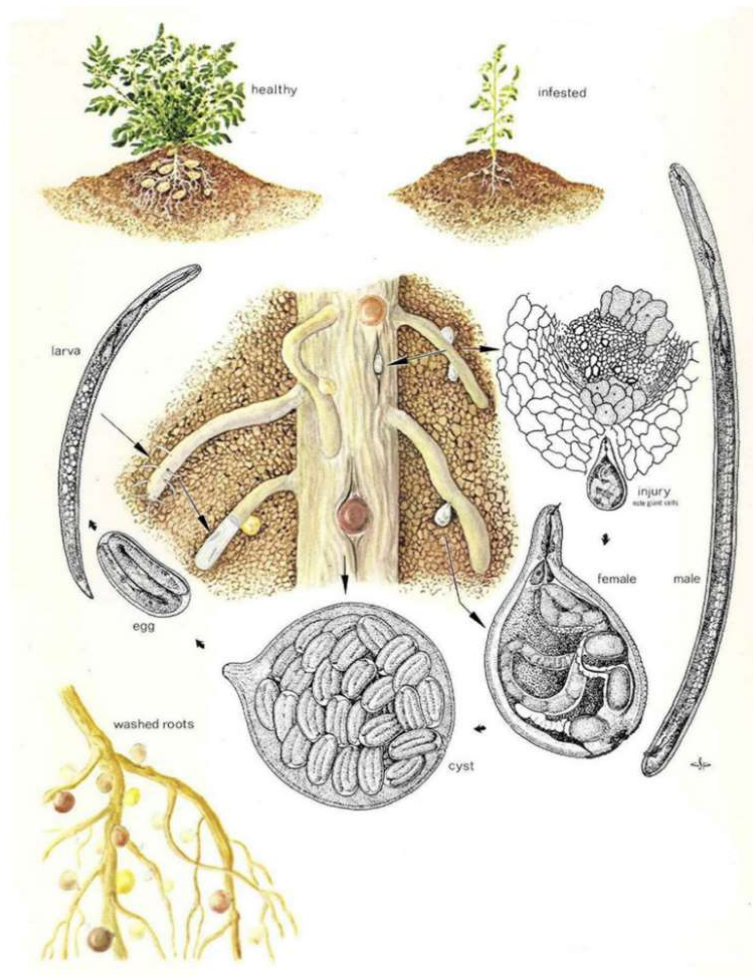


Рис. 1.2 Ілюстрація життєвого циклу *G. rostochiensis* (змінено за працею Чарльза С. Паппа «Виключення та виявлення», Посібник з виявлення шкідників рослин 5:1, Департамент продовольства та сільського господарства Каліфорнії, Відділ рослинницької промисловості, США. (Взято з Wainer & Dinh, 2021).

Картопляна цистоутворююча нематода має довготривалі біотрофні взаємодії зі своїми господарями. Цисти знаходяться в ґрунті після відриву від коріння хазяїна. Кожна циста містить кілька сотень яєць. Линька від L1 до L2 відбувається всередині яйця після завершення ембріогенезу. L2, яка ще не вилупилася, захищена хітиною шкаралупою, яка є непроникним бар'єром і забезпечує фізичний захист від потенційних бактеріальних або грибних патогенів. Крім того, L2, що не вилупився, впадає в період спокою в зневодненому стані в перивітеліновій рідині, яка містить високу

концентрацію трегалози, яка забезпечує захист від низьких зимових температур (Perry, 2002).

Нематоди індукують утворення великого, багатоядерного синцитію в коренях хазяїна, що утворюється шляхом злиття до 300 протопластів кореневих клітин. Синцитій забезпечує нематоду поживними речовинами. Самки збільшуються в розмірах розривають тканини корені рослини-хазяїна, але залишаються прикріпленими. Вони запліднюються червоподібними, активно рухомими самцями. Після спарювання самці гинуть, а самки залишаються на коренях, поки в них розвиваються яйця. Самки мають білий колір, коли вони виступають з поверхні кореня, і самки *G. pallida* залишаються такими, але самки *G. rostochiensis* пізніше проходять через золотисто-жовту фазу, яка триває 4-6 тижнів. Коли самки повністю дозрівають, вони гинуть, а їхня шкіра твердне і стає коричневою, перетворюючись на захисну оболонку (цисту) навколо яєць, що знаходяться всередині. У цей момент вони зазвичай потрапляють з поверхні кореня в ґрунт, де яйця можуть негайно вилупитися, щоб уразити рослину-хазяїна, або залишатися в стані спокою, щоб слугувати джерелом зараження. Цисти можуть залишатися інфекційними протягом багатьох років за відсутності рослин з родини пасльонових (Price et al., 2021). Вихід личинок ЗКЦН викликається впливом хімічних речовин, що вивільняються з коренів рослини-хазяїна, які називаються факторами вилуплення. Синхронізацію життєвого циклу рослини та ЗКЦН забезпечують фактори вилуплення, що потрапляють в довколишнє середовище з корневих ексудатів. (Masler & Perry, 2018). На сьогоднішній день з ексудатів коренів картоплі було ідентифіковано три основні стимулятори вилуплення: соланоеклепін А Соланоеклепін А (SEA) і В (SEB). SEB біосинтезується в коренях, вивільняється в ризосферу і перетворюється на SEA під дією ґрунтових мікроорганізмів (Akiyama et al., 2025). Також стероїдні алкалоїди (аглікони) соланідин і соласодин, які містяться в ексудатах коренів картоплі, також стимулюють вилуплення, але з меншим ефектом (Ochola et al., 2020). В той

час як триптофан, тирозин та зеатин знижував вихід личинок нематод. У дослідженні стероїдних глікоалкалоїдів (SGA) оцінювали нематоцидні властивості декількох SGA, що містяться в пасльонових рослинах, включаючи α -соламаргін, α -соламарин, α -соласонін та аглікони соласодин проти *G. pallida*. У дослідженні оцінювали вплив цих сполук на вилуплення, інфікування та розмноження *G. pallida*. Вплив α -соламаргину та α -соламарину зменшив вилуплення *G. pallida* на 65 та 87% відповідно. Природним джерелом даних речовин є *Solanum sisymbriifolium*, що може становити інтерес для подальших досліджень. Аналіз взаємозв'язку структури та активності показав, що стимулююча активність SGA залежить від їх глікону та аглікону (Sivasankara & Dandurand, 2021).

Хоча ЗКЦН в основному є шкідниками регіонів з помірним кліматом, вони зустрічаються і в тропічних регіонах, де температура знижується до прийнятної зі збільшенням висоти над рівнем моря. ЗКЦН виживають у ґрунті у вигляді 100-500 яєць всередині цисти. Циста утворюється з тіла мертвої самки після запліднення самцем. Яйця розвиваються всередині самки протягом 20 днів при температурі 20°C. Нематоди, як правило, не знищують рослину-хазяїна, оскільки, коли щільність нематод стає високою, з цист виходять переважно самці. Самці не завдають рослинам такої шкоди, оскільки після запліднення залишаються харчуватися тільки самки. Одна з серйозних небезпек ЗКЦН полягає в тому, що на ранній стадії зараження симптоми можуть проявлятися у вигляді ознак дефіциту мінеральних речовин, пожовтіння рослин, в'янення рослин у сонячні години, а також у низькорослості рослин зі слабкою кореневою системою. Існують різні варіанти контролю та обмеження шкоди, яку завдають ЗКЦН, включаючи використання нематоцидів, дотримання сівозміни, пересівання з культурами-антагоністами, вирощування стійких сортів та літня оранка. Однак, завдяки утворенню цист, дана нематода виживає в ґрунті навіть за відсутності господаря, що робить багато стратегій захисту малоефективними. Хімічний контроль ЗКЦН передбачає використання

високонебезпечних для довкілля пестицидів, але через зростаюче занепокоєння з приводу екологічних проблем, він не може бути застосований масово на практиці (Bairwa et al., 2021). Ефективність сівозміни може бути обмеженою, оскільки вилуплення яєць цистоутворюючих нематод стимулюється лише факторами вилуплення, що виділяються корінням хазяїна (Guerrieri et al., 2021; Shimizu, 2023; Tankam Shedjou et al., 2024), а також тому, що яйця можуть виживати в цистах протягом багатьох років за відсутності хазяїна.

1.4.3. Глободероз як хвороба картоплі

Основною рослиною-живителем золотистої картопляної нематоди є картопля. Також уражуються томати, баклажани, інші види та гібриди родини пасльонових (*Solanaceae*). Стійкість до ЗКЦН є патотип-специфічною. Виділяють п'ять патотипів *G. rostochiensis* (*Ro1* – *Ro5*) (Bairwa et al., 2021). ЗКЦН – основний паразит картоплі в умовах помірного клімату. Вважається, що за присутності в 1 грамі ґрунту лише 20 яєць втрачається до 2 тон картоплі з гектара. Крім зазначених прямих втрат є й опосередковані, обумовлені заборонаю або обмеженням перевезення продукції із зон зараження (Неїлик та ін., 2023). Наразі ця ситуація в багатьох країнах Європи є більш серйозною у випадку вимог до *G. pallida* через відсутність комерційно доступних сортів картоплі, стійких до цього виду. Розмір шкоди, особливо щодо ваги отриманих бульб, тісно пов'язаний з кількістю яєць нематоди на одиницю об'ємної маси ґрунту. До 80% врожаю може бути втрачено, коли популяція нематод зростає до дуже високого рівня при повторному вирощуванні картоплі (Сігарьова та ін., 2017). За інформацією (Pulavarty et al., 2022) картопляні цистоутворюючі нематоди (ЗКЦН) спричиняють загальну втрату 9% врожаю картоплі у всьому світі.

В Україні втрати урожаю сприйнятливих сортів картоплі на високо інвазійних фонах (понад 121 личинок і яєць *G. rostochiensis*/см³ ґрунту) становлять 60–70 %, подекуди зростаючи і до 90 % (Калатур & Янсе, 2021). Більшість країн, які займаються картоплярством, зазнають значних фінансових збитків через паразитування *G. rostochiensis* та *G. pallida* в посівах картоплі (Калатур & Янсе, 2021).

Шкідливість ЗКЦН проявляється лише за умов певного рівня ураження. Зниження врожаю картоплі починається на рівні зараження 1-5 тис. личинок/100 см³ ґрунту. Така зараженість може спостерігатися уже через декілька років після занесення на поле поодиноких цист. Якщо нематода досягає рівня ураження 15-25 тис. личинок/100 см³ ґрунту (Сігарьова та ін., 2017). Рослини, заражені ЗКЦН, зазвичай мають знижену концентрацію азоту, фосфору і калію в надземній вегетативній частині. Заражені рослини також більш сприйнятливі до паразитів, погано всотують вологу. Втрата врожаю після зараження нематодами пов'язана зі зменшенням поглинання світла рослинами через зменшення площі листової поверхні. Існує твердження, що ЗКЦН в першу чергу впливає на гормональний баланс рослини, але дефіцит поживних речовин може також впливати на швидкість фотосинтезу (Moxnes & Hausken, 2007). Хворі рослини утворюють слабкі і ламкі стебла, що передчасно жовтіють. Бульби утворюються рідко, вони дрібні, в їхньому складі значно менше поживних речовин ніж у здорових рослин. Головною візуальною ознакою присутності цистоутворюючих нематод є утворення яскраво-жовтих цист на кореневій системі ураженої рослини. Золотисту нематоду виявляли в усіх зонах вирощування картоплі, і загалом її наявність встановлена у переважній більшості областей України (Сігарьова та ін., 2017; Пінчук, 2020).

Пошкоджує вона перш за все картоплю, погіршуючи смакові властивості бульб, знижуючи вміст сухої речовини, крохмалю, білка та вітаміну С. Особливо шкодять цистоутворюючі нематоди на присадибних ділянках, де картоплю вирощують як монокультуру (Сігарьова та ін., 2017).

Розвиток картопляних нематод відбувається у коренях рослини – господаря. Хворі рослини утворюють слабкі стебла, що передчасно жовтіють (рис. 1.3). Бульби утворюються нечасто, вони дрібні, а іноді й зовсім відсутні. Картопляні нематоди завдають особливо серйозної шкоди полям на приватних ділянках, де скорочені спеціалізовані сівозміни, а картоплю висаджують кожного року або повертають на початкове місце на другий – третій рік (Dandurand et al., 2019).



Рис. 1.3 Симптоматика ураженої ЗКЦН рослин картоплі.(Взято з Elkobrosy et al., 2022).

Метою роботи He et al. (2022) стало створення надійної прогностичної моделі, яка б дозволила визначити території, екологічно сприятливі для існування та розмноження видів *G. rostochiensis* та *G. pallida*, а також оцінити ризики їх появи на інших землях сільськогосподарського призначення. У модель включили як кліматичні показники, так і параметри якості ґрунтів. На основі даних із міжнародних баз спостережень були змодельовані зони потенційного поширення обох видів у межах усіх континентів, крім Антарктиди.

Результати показали, що більша частина світової суші має сприятливі умови для існування принаймні одного з цих видів, ареали ризику охоплюють більшість регіонів з розвиненим землеробством – Європу, Північну й Південну Америку, частину Азії та Австралії. Визначено, що *G. rostochiensis* має ширший потенційний ареал, але *G. pallida* демонструє кращу адаптацію до коливань температури, що може пояснювати поступове витіснення ЗКЦН в ряді країн (He et al., 2022).

Проводяться популяційні дослідження з метою виявити шлях розповсюдження ЗКЦН у світі. У межах популяцій найвища генетична різноманітність спостерігалася у південноамериканських популяціях, європейські популяції демонстрували середній рівень генетичної різноманітності, а решта популяцій були найменш різноманітними. Це підтвердило існуючі знання, про те, що перше завезення відбулося з Південної Америки до Європи, але менш різноманітні популяції могли походити як з Південної Америки, так і з Європи. У континентальному масштабі результати генетичної кластеризації STRUCTURE показали, що Північна Америка та Азія зазнали щонайменше двох випадків завезення (Esquibet et al., 2024).

Ізоляти грибів-антогоністів значно покращили ріст картоплі з точки зору висоти пагонів, довжини коренів, сухого пагона та маси коренів порівняно з контролем застосування *Trichoderma atroviride* та *T. tomentosum* посилили ріст та врожайність картоплі, а також зменшили популяцію картопляних цистоутворюючих нематод (Musango et al., 2021).

Також у статті Elkobrosy et al. (2022) отримані різні нематоцидні вторинні метаболіти: гадолеїнова кислота, діетаноламід олеїнової кислоти, олеїнова кислота і пальмітинова кислота. Крім того, були виділені біохімічні сполуки, такі як галова кислота, катехін, протокатехінова кислота, ескулін, ванілінова кислота, пірокатехол, кумарин, корична кислота, 4, 3-індоїлбутилуксусна кислота і нафтилуксусна кислота (Elkobrosy et al., 2022).

Також характеристика ізолятів ЗКЦН була проведена в їх біотопі на всій території картопляних насаджень Алжиру. Для ідентифікації було проведено морфологічний аналіз, підтверджений обома молекулярними методами: традиційною мультиплексною ПЛР із використанням видоспецифічних праймерів та ПЛР у реальному часі із використанням зондів TaqMan. Була отримана біогеографія на прикладі популяції нематод, що зустрічаються в Алжирі (Djebroune et al., 2021).

В Україні регулярно проводиться дослідження зараженості полів ЗКЦН (Borzykh et al., 2021). Зокрема, було виявлено середню зараженість вище середнього в Київській області, 8730 (91-21486) яєць+личинок/100 см³. У Чернігівській області рівень зараженості був нижче середнього – 1829,6 (15-23237) яєць+личинок/100 см³. Загалом в ході цього дослідження було виявлено ЗКЦН у 7 областях України. Загалом ЗКЦН зустрічаються в більшості районів та присадибних ділянок, а саме у Вінницькій, Волинській, Житомирській, Закарпатській, Івано-Франківській, Київській, Львівській, Одеській, Рівненській, Сумській, Тернопільській, Хмельницькій, Черкаській (Сігарьова та ін., 2017, 2024).

Основними джерелами передачі ЗКЦН є забруднений ґрунт, посадковий матеріал, сільськогосподарські інструменти, транспортні засоби з частинками ґрунту та людське взуття. Можуть переноситися цисти з контейнерами, вітром, дощем та машинами для тварин (Трибель та ін., 2013).

Цікавим є досвід Португалії щодо дослідження розповсюдженості певних видів цистоутворюючих нематод. Протягом періоду дослідження (2013–2019 рр.) офіційними службами по всій країні було зібрано 748 зразків ґрунту, які було перевірено в національній референс-лабораторії з фітосанітарного контролю (INIAV). Картопляні цистоутворюючі нематоди було виявлено в 168 зразках, що становить 22,5 % від усіх перевірених зразків. Сорок вісім зразків дали позитивний результат лише на популяції *G. rostochiensis* (28,6 %), а 83 – лише на популяції *G. pallida* (49,4 %).

Змішані популяції були виявлені в 37 зразках (22 %). Використання сортів картоплі, стійких до *G. rostochiensis*, ефективних лише проти певних рас *G. rostochiensis* і нестійких до *G. pallida*, призводить до переважання в Португалії більш важкоконтрольованого виду *G. pallida* (Camacho et al., 2020).

Контроль ЗКЦН є складним завданням через їх високий рівень адаптації до навколишнього середовища, тривалу життєздатність цист за відсутності рослини-господаря понад 20 років у стані спокою або діпаузи у вигляді інцистованих яєць (Christoforou et al., 2014), а також ризик появи агресивних патотипів у монокультурі картоплі. Боротьба з рослинними паразитичними нематодами здійснювалася переважно за допомогою синтетичних нематоцидів. Однак вони пов'язані з такими ризиками, як забруднення навколишнього середовища та загроза здоров'ю людини (Sarkar et al., 2021). Застосування синтетичних хімічних нематицидів є дорогим і, спричиняє екологічні проблеми та має довгостроковий негативний вплив на здоров'я людини та екологію в цілому (Douda et al., 2021). Тому в недалекому минулому багато хімічних нематицидів було заборонено (Pulavarty et al., 2021).

1.4.4. Методи виявлення нематод

Симптоми, описані для *Globodera* spp. можуть мати багато інших причин і не можуть розглядатися як доказ наявності нематод. Для позитивного виявлення необхідно знайти цисти в зразках ґрунту або самок чи цисти на коренях рослин-господарів. Статевозрілі самки та цисти помітні неозброєним оком і мають вигляд дрібних білих або жовтих кульок на поверхні кореня. Специфічна ідентифікація можлива лише шляхом спостереження за кольором самок на відповідній стадії розвитку: зміна кольору з білого на жовтий у *G. rostochiensis* або тривала біла (злегка кремова, але без жовтої фази) фаза у *G. pallida*. Існує кілька методів

вилучення молодих особин або личинок з ґрунту після чого для точної ідентифікації необхідне спеціальне мікроскопічне дослідження молодих особин, самок або цист. Види також можна відрізнити за морфологічними ознаками та розмірами молодих особин і цист 2-ї стадії. Було запропоновано використання біохімічних методів, таких як ДНК-зонди, оскільки морфологічна ідентифікація може бути складною (Southey, 1986).

Методи виявлення включають в себе молекулярні маркери патогенів, що додатково дозволяє розрізняти штами в межах певного виду, зокрема і нематод (Lahlali et al., 2023). Було розроблено метод діагностики та виявлення *G. rostochiensis* за допомогою RPA-LFA (метод виявлення з використанням рекомбінантної полімеразної ампліфікації (RPA) та імунохроматографічного аналізу (LFA) (Wang et al., 2022). Метод має високу специфічність та чутливість. Він дозволяє швидко, та безпосередньо виявляти *G. rostochiensis* у зараженому ґрунті. Застосування аналізу RPA-LFA має великий потенціал для діагностики заражень *G. rostochiensis* у лабораторії або польових умовах з мінімальним лабораторним обладнанням та рудиментарними експериментальними умовами (Wang et al., 2022). Специфічні праймери були розроблені в області ITS1 для ідентифікації *G. rostochiensis* (PCN280f 5'-GCGTCGTTGAGCGGTTGTT-3' PCN398r 5'-CCACGGACGTAGCACACAAG-3') (Toyota et al., 2008).

Звичайну ПЛР було використано, як описано Van de Vossenberg et al. (2014), з використанням ДНК-полімерази FastStart Taq (Roche, Basil, Швейцарія) з прямим праймером ITS5_Glob (5'-GCAAAAGTCGTAACAAGGTAGCTGTA-3') та видоспецифічними зворотними праймерами Gpalli_R (5'-ACAACAGCAATCGTCGAGTCAC-3') та PITSr3 (5'-AGCGCAGACATGCCGCAA-3') для *G. pallida* та *G. rostochiensis* відповідно (Lombard et al., 2024).

Тим не менш, на сьогодні більш актуальними вважаються методи виявлення цистоутворюючих нематод, що охоплюють комплекс лабораторних та польових досліджень, спрямованих на ідентифікацію та

локалізацію паразитичних нематод в уражених рослинах або зразках ґрунту. Основними підходами є мікроскопічне дослідження біологічних матеріалів та молекулярні методи, що забезпечують високий рівень точності у виявленні специфічних таксонів.

Загалом, застосовуються наступні методи:

1. Візуальний огляд корневих систем, бульб або цибулин для виявлення характерних структур цист або стінок нематод.
2. Відбір зразків ґрунту з подальшою сепарацією та дослідженням під мікроскопом для визначення наявності нематод.
3. Лабораторні методи, такі як висівання зразків на селективних середовищах або використання серологічних тестів, що підсилюють діагностичну чутливість.
4. Молекулярні підходи, зокрема полімеразна ланцюгова реакція (ПЛР) із специфічними праймерами, що дозволяє точно ідентифікувати види нематод навіть у мізерних кількостях (Seesao et al., 2016, Kantor et al., 2022).

Для виділення цист нематоди із ґрунтових зразків застосовують різні способи: Фенуїка, Кірхнера, Вільке-Бойнаке, флотаційно-лійковий метод. В Україні розроблено стандартні методики (ДСТУ 3355-96 та ДСТУ 3344-96) відбору зразків ґрунту та бульб картоплі (Бабич та ін., 2020).

Через спорідненість цистоутворюючих нематод розроблено ряд способів для розрізнення *G. rostochiensis* та *G. pallida*. Найбільш типовими ознаками *G. rostochiensis* є – округла форма, менший (в порівнянні з *G. pallida*) розмір фенестри у зрілої самки, чисельність складок кутикули між анусом та фенестрою зазвичай, більше 14, індекс Гранека більше 3 (Неїлик та ін., 2023).

van Steenbrugge et al. (2021) показує в роботі новий тип розрізнення ЗКЦН, спираючись на старі знання про патотипи. Нові еталонні геноми дозволяють майже повністю інвентаризувати диверсифікацію ефекторів та фізичну організацію всередині та між патотипами.

Для визначення видового та расового складу нематодних популяцій використовують також біохімічні та генетичні методи (Сігарьова та ін., 2017).

1.4.5. Гени і джерела стійкості до ЗКЦН

Відкриття генів стійкості до золотистої картопляної цистоутворюючої нематоди (*G. rostochiensis*), та, білої цистоутворюючої нематоди (*G. pallida*) у *S. tuberosum* ssp. *andigena*, *S. spagazzinii* та *S. vernei* та їх подальше включення селекціонерами до багатьох сортів картоплі є одним з найважливіших досягнень в європейській селекції картоплі. З 2006 року стійкість до *G. rostochiensis* є обов'язковою для нових сортів картоплі в Польщі (Finkers-Tomczak et al., 2011). Генетичне картування локусів стійкості картоплі зазвичай проводиться на диплоїдному рівні, але значного прогресу було досягнуто і в тетраплоїдних генотипах. На сьогоднішній день 14 локусів генів стійкості до картопляної цистоутворюючої нематоди було картовано у восьми групах картоплі. Чотири гени стійкості (*H1*, *Gro4*, *Gro1* і *Gpa2*) відповідають за майже абсолютну стійкість до одного або декількох патотипів нематод, тоді як інші гени забезпечують лише часткову стійкість (Finkers-Tomczak et al., 2011). Успадкування стійкості до нематод варіює від домінантних моногенних до полігенних алелів – це залежить від патогену та джерела стійкості. Гени *H1* і *Gro1*, що забезпечують стійкість до картопляної цистоутворюючої нематоди *G. rostochiensis*, локалізовані на V і VII хромосомах картоплі відповідно (Gebhardt et al., 1993). Milczarek et al. (2021) зазначають, що широка стійкість до картопляних цистоутворюючих нематод забезпечується генами *H1*, *Gro1-4* та *GpaV_{vrn}*. Але для *G. pallida* було знайдено ряд агресивних популяцій, що можуть долати резистентність (Schaveling et al., 2026). Втім, ці гени стійкості ефективні проти всіх основних патотипів *G. rostochiensis*. *Gro1* успадковується як єдиний домінантний алель, що забезпечує стійкість до патотипів *G. rostochiensis*

Ro1 і *Ro5*. Моногенний локус *H1* від *S. tuberosum* ssp. *andigena* асоційований зі стійкістю до патотипів *G. rostochiensis* *Ro1* і *Ro4*. Успадкування стійкості до *Ro1* від *S. spgazzinii* та *S. vernei* є складним і базується на декількох локусах (Jacobs et al., 1996). У підвиді картоплі *S. tuberosum* subsp. *andigenum* було ідентифіковано домінантний ген *H1*, який надає стійкість за надчутливим типом, що зумовлює некроз та загибель клітин навколо синцитія нематод і поступове відмирання їх у четвертій личинковій стадії. Ген *H1*, розміщений на V хромосомі, контролює стійкість до патотипів *Ro1* та *Ro4* і зберігає свою ефективність тривалий період часу (Пінчук та ін., 2020).

Коли в рослині присутні домінантні гени, такі як *H1*, при зараженні виникає гіперчутлива реакція, яка не дозволяє подальший розвиток личинок нематод. Для генів з меншим або накопичувальним ефектом ми спостерігаємо так звану «самцево-орієнтовану стійкість» (англ. male-based resistance). У цьому випадку личинки не отримують достатньо їжі, щоб розвинути в зрілих самок, і всі вони розвиваються як самці. Ця стійкість базується на генах, відповідальних за перетворення клітин, таких як гени, що кодують експансини, білки, що беруть участь у реконструкції клітинних стінок (Milczarek et al., 2025).

Стійкість до нематод є важливою рисою для картоплі, особливо для тієї, яку вирощують на крохмаль. Це пов'язано з неактивною сівозміною, яку застосовують в районах інтенсивного виробництва крохмальної картоплі. Тому вирощування стійких сортів є найефективнішим і екологічно найбезпечнішим методом захисту. Стійкість до нематод не було виявлено у *Solanum tuberosum* ssp. *tuberosum*. Молекулярні маркери різних генів можуть бути використані для покращення селекції картоплі, головним чином, за допомогою маркерної селекції (MAS) (Gebhardt, 2013).

Експерименти, проведені за допомогою системи картування молекулярних маркерів (Kreike et al., 1993), показали, що стійкість до патотипу *Ro1* не визначається одним локусом, локалізованим в хромосомах

V або VII; це скоріше кількісний полігенний спосіб успадкування. Оскільки тетраплоїдна картопля може нести гени стійкості з багатьох джерел, може бути важко використовувати маркери, які не можуть надійно розрізняти стійкі та сприйнятливі генотипи. Наприклад, генотип картоплі може бути стійким до патотипу *Ro1*, навіть якщо він не містить гену *H1*, наприклад, завдяки стійкості, отриманій від *S. spgazzinii* (Kreike et al., 1993). Крім того, маркери, подібні до описаного 0,14 kb, можуть відокремлюватися від алеля резистентності шляхом рекомбінації.

QTL стійкості до ЗКЦН спостерігалися на хромосомах 3 та 10. Стійкість до ЗКЦН (*G. pallida* та *G. rostochiensis*) була пов'язаною з міжгенною ділянкою, гіпотетичним білком та регулятором відповіді (Sood et al., 2023).

1.5. Y-вірус картоплі та інші економічно важливі віруси картоплі

Віруси можуть уражувати всі види рослин, що призводить до багатомільярдної шкоди. Вони є важливими шкідливими патогенами, що викликають як нові, так і рецидивні хвороби рослин у всьому світі. Віруси завдають шкоди як природній рослинності, так і культурним рослинам (Ghorbani et al., 2023).

Y-вірус картоплі, *Potyvirus Y*, *Potyvirus yituberosi* (PVY), або смугаста мозаїка картоплі був вперше описаний на початку 1930-х років як збудник небезпечного захворювання картоплі. PVY — це звивистий, паличкоподібний, одноланцюговий РНК-вірус, який належить до роду *Potyvirus* (родина Potyviridae) (Mostafa & Hossain, 2024; Belabess et al., 2024; Rivarez et al., 2021). Перелік рослин-господарів охоплює понад 60 видів, включаючи представників родин пасльонових, складноцвітих і бобових (Solanaceae, Chenopodiaceae і Leguminosae). PVY в основному передається багатьма видами попелиць, але також може поширюватися через контакт з рослинами при потраплянні на зріз, через щеплення або інокуляцію соків

зараженої рослини (Lacomme et al., 2017), і є широко розповсюдженим патогеном рослин картоплі (EFSA, 2020; Kroschel et al., 2020; Elsharkawy et al., 2022). На рисунку 1.4. зображена електронна мікрофотографія віріонів Y-вірусу картоплі

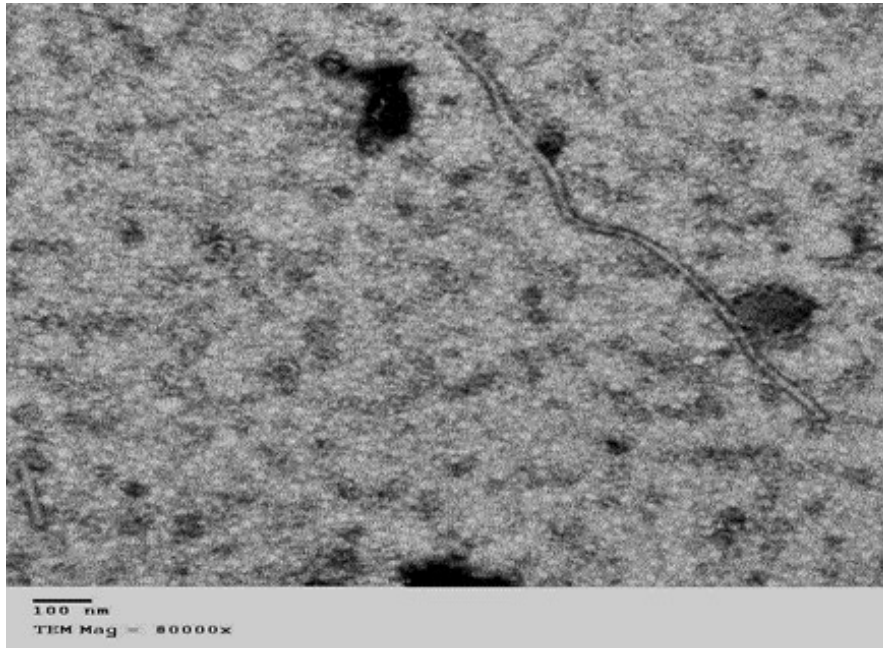


Рис. 1.4 Електронна мікрофотографія віріонів Y-вірусу картоплі (PVY), негативно контрастованих 2% (мас./об.) ураніловим ацетатом. Збільшення $\times 100000$. (Взято з Othman et al., 2019).

Під час інфікування *P. yituberosi* клітини рослини-хазяїна зазнають цитопатологічних змін, які можна спостерігати за допомогою електронної мікроскопії. Віріони PVY було виявлено в асоціації з плазмодесмами, ендоплазматичним ретикулумом та апаратом Гольджі. PVY формує типові клітинні включення, відомі як циліндричні включення та структури "шпильки". Як облігатні біотрофи, віруси повинні захоплювати компоненти клітини хазяїна, щоб виконувати базові вірусні функції, такі як реплікація, локально-системний рух, транспортування та інгібування механізмів захисту господаря. Це залучає складні молекулярні механізми, регульовані білками рослини та вірусу, що призводить до значних репрограмувань експресії генів ураженої рослини (Revers & García 2015; Lacomme et al., 2017). Звичайні симптоми PVY, такі як хлороз та зниження фотосинтетичної активності, пов'язують із взаємодією білок-білок, що включають білки, пов'язані з хлоропластами. Наприклад, взаємодія між білком PsbO1, що виділяє кисень, та 6K2 необхідна для ефективного розмноження вірусу

(Pollari et. al., 2024). Потівіруси використовують систему інфікованих клітин для своєї реплікації та для внутрішньоклітинного та міжклітинного переміщення до та через плазмодесми. Головну роль в транспортуванні вірусів, зокрема і PVY відіграють так звані МР білки (movement proteins, або транспортні білки) (Kumar & Dasgupta, 2021; Xue et al., 2023).

Пожовтіння або некроз листя, опадання листя, зморщуватість листової пластини, а іноді й передчасне відмирання є основними симптомами PVY (Aseel et al., 2022). Симптоматика Y-вірусу картоплі зображена на рисунку 1.5.



Рис. 1.5 Симптоматика Y-вірусу картоплі на рослині картоплі сорту Мрія. (фото Бондус Р.О., с. Устимівка, Полтавська обл. 2024 рік)

Вірусні хвороби є вагомими біотичними факторами, що спричиняють зниження врожайності картоплі. За літературними даними картопля уражується різними вірусними патогенами, причому Y-вірус картоплі визнаний найбільш небезпечним і поширеним у світі (Baebler et al., 2020).

Серед понад 50-ти вірусів, що уражують картоплю, перші два місця за своєю шкідливістю займають Y-вірус картоплі (potato virus Y, PVY) і вірус скручування листків картоплі (potato leafroll virus, PLRV). Y-вірус картоплі спричиняє значне зниження якості бульб та значні втрати врожаю, що сягають до 80% (Lacomme & Jacquot, 2017). PLRV, друге найбільш шкодочинне захворювання, що може збільшити втрати до 20 мільйонів тон на рік (Kreuze et al., 2020). Також симптоми хвороби посилюються залежно від певних комбінацій вірусів, наприклад, комбінацій між PVY, PVS, PVX, PVM і PVA (Kreuze et al., 2020). У поєднанні з іншими вірусами, наприклад з X-вірусом картоплі (PVX), для якого доведений синергізм з потівірусами PVY та PVA загроза більш виражених симптомів, спричиняють більш суттєві втрати врожаю (Pacheco et al., 2012). Більш докладно інші віруси картоплі буде розглянуто підрозділі 1.5.2.

1.5.1. Поширення і різноманіття штамів Y-вірусу картоплі

Як і більшість РНК-вірусів, Y-вірус картоплі має високий рівень генетичного різноманіття. Основними штамами є PVY^O, PVY^N та PVY^C, і на сьогоднішній день ідентифіковано щонайменше дев'ять рекомбінантних варіантів, що утворилися в результаті генетичного обміну між штамами PVY^N та PVY^O (Ahirwar & Pachaya, 2024; Manasseh et al., 2024). PVY^C, спочатку відомий як *Potato virus C*, був уперше ідентифікований у 1930-х роках. PVY^C викликає гіперчутливі реакції у багатьох сортів картоплі (Lorenzen et al., 2006). На відміну від інших PVY штамів, деякі PVY^C штами не передаються попелицями. Другий штам PVY – PVY^N. Цей штам був описаний у *Nicotiana tabacum*, які росли близько до насаджень картоплі. PVY^N призводить до некрозу листя і легкого пошкодження бульб або навіть їх відсутності. Звичайний штам PVY позначається як PVY^O (Crosslin, 2005).

Поширеність Y-вірусу картоплі у світі створює постійну загрозу для ефективного виробництва картоплі. Точна діагностика таких вірусів, як

PVY, є складним завданням через широке біологічне та генетичне різноманіття штамів вірусу, які викликають цілий ряд симптомів і захворювань у різних сортів картоплі та споріднених видів пасльонових (Glais et al., 2017). Вірус викликає мозаїку, пошкодження листя, крапчастість, некрози, зморшкуватість або згортання країв листя, деформацію листя, хлороз з некротичними плямами, опадання листя, відставання рослин у рості, раннє старіння, а також некротичну кільцеву плямистість бульб, які проявляються в залежності від інфікування, штамів та генотипу рослини (MacKenzie et al., 2019).

Рівень пошкодження врожаю визначається штамом PVY, що інфікує рослини, вірусним навантаженням, часом, коли відбувається зараження, а також толерантністю, яку господар має до вірусу. Стійкість до PVY-інфекції з боку господарів у багатьох випадках низька. Інфікування картопляного поля PVY може призвести до втрати врожаю на 10-100%. Більше 40 видів попелиць можуть бути переносниками цієї групи вірусів (Lorenzen et al., 2006). Було показано, що PVY має різні ізоляти відповідно до симптомів, які вони викликають у різних видів рослин картоплі. Велика біологічна, серологічна та молекулярна мінливість ізолятів PVY ускладнює класифікацію ізолятів як окремих штамів. Поява різних симптомів та некротичного PVY^{NTN} призвели до пошуку більш надійних засобів класифікації, ніж проста серологічна ідентифікація.

Ефективність передачі Y-вірусу картоплі попелицями відрізнялася приблизно вдвічі між PVY^O і PVY^{NTN} принаймні для однієї колонізуючої попелиці. Одним з факторів, що впливають на ефективність передачі, виявилася реакція сорту на інфекцію PVY^O. У сорту, що демонструє стійкість до PVY^O, передача вірусу попелицями була значно знижена (Carroll et al., 2016). Рекомбінантний штам PVY^{NTN}, був вперше описаний в Угорщині (Beczner et al., 1984), а невдовзі цей штам став переважаючим штамом PVY у багатьох країнах, включаючи і країни європейського континенту (Bellstedt et al., 2017). Секвенування фрагментів геному деяких

ізолятів PVY показало наявність рекомбінантних штамів також в Україні (Budzanivska et al., 2014; Dunich et al., 2020).

Протягом останніх 30 років спостерігалася стійка тенденція, коли рекомбінантні штами, такі як PVY^{NTN} і PVY^{N-Wi}, витіснили нерекомбінантні ізоляти PVY^C, PVY^O і PVY^N як найпоширеніші у виробництві картоплі. (Kreuze et.al 2020). Однак рекомбінантні штами були виявлені і в Сполучених Штатах (Chikh-Ali et al., 2016). Було виявлено, що PVY^{N-Wi} пригнічує PVY^O у бульбах картоплі, але діє синергічно в листі (Niraula et al., 2024).

Моніторинг серотипів PVY^N і PVY^O виявив нещодавній зсув у популяціях вірусу у бік PVY^N, на який зараз припадає понад 90% усіх випадків PVY. Дослідження молекулярного різноманіття ізолятів PVY^N показало, що 80%-90% належать до рекомбінантної європейської (EU)-NTN групи, а решта – північноамериканські (NA)-NTN та нерекомбінантні варіанти EU-N. Перехід від нерекомбінантних до рекомбінантних ізолятів PVY є тенденцією, що спостерігається у всьому світі. Ізоляти PVY, що досліджувалися серед основних штамових та філогенетичних групи, свідчать про те, що PVY має здатність долати резистентність по гіперчутливому типу. І навпаки, гени, що кодують екстремальну стійкість (*Ry^{adg}*, *Ry^{sto}*, *Ry^{chc}*), забезпечують ефективну стійкість до передачі PVY бульбам нащадків (Davie et al., 2017).

В останні роки в картопляній галузі США відбулася зміна превалюючого штаму: рекомбінантні штами вірусу Y картоплі (PVY) (наприклад, PVY^{NTN}) стали домінуючими штамами, витіснивши звичайний штам (PVY^O). Проте обидва штами часто зустрічаються як окремі інфекції на одному полі та як змішані інфекції на окремих рослинах (Mondal et al., 2023). У східній Канаді у 2014 році переважав PVY^O (49% усіх протестованих PVY), але майже дорівнював пропорційно PVY^{NTN} (42%), причому лише 9% PVY^{N:O/N-Wi} становило PVY^N. Протягом наступних років, до 2017 року, PVY^O поступово знизився до 11% відібраного PVY, майже

виключно замінений PVY^{NTN} (який зріс до 75%); PVY^{N:O/N-Wi} коливався від 9 до 23% протягом цих 4 років (MacKenzie et al., 2018). Згідно Jain et al. (2024) виробництво картоплі, яка є глобальною продовольчою культурою, скоротилося на 60–75% через поширення агресивних штамів вірусів.

PVY передається також і вертикально – від заражених рослин до нащадків статевим шляхом через насіння або вегетативно через бульби, а також горизонтально – від заражених рослин до інших рослин того ж покоління, або попелицями, або через механічні контакти сусідніх частин рослин (Da Silva et al., 2020). Крім того, рослини, вирощені з бульб, інфікованих PVY, мають повільний темп росту, що призводить до дегенерації насіння, а отже, до якісного та кількісного зниження врожаю картоплі (Hegde et al., 2021). Gelles et al. (2025), аналізували як розміри бульб впливають на передачу Y-вірусу картоплі. У перший рік спостерігався високий рівень PVY, що передається насінням: у сорту Umatilla Russet частота зараження PVY, що передається насінням, становила приблизно 26 %, а у сорту Russet Norkotah – 60 %. Ці високі рівні PVY, можливо, «перевантажили» рослини, що призвело до збільшення накопичення вірусу в усіх дочірніх бульбах, використаних у цих випробуваннях. Надзвичайно високий рівень PVY міг збільшити ймовірність того, що більша частка бульб буде інфікована PVY. Однак у другому році було висаджено партію Russet Norkotah з 11% інфікуванням PVY, і результати залишилися незмінними, без значних відмінностей у спостережуваному PVY між категоріями розмірів материнських бульб (в середньому 5,8%) (Gelles et al., 2025).

Частинки вірусу переносяться на бульби нащадків, а насіннева картопля, зібрана з заражених рослин, дає початок інфікованим рослинам. Контроль даного захворювання картоплі ще більше ускладнюються генетичним різноманіттям PVY з великою кількістю нових штамів і рекомбінантів, а також впровадженням сортів, що мають схильність до слабких проявів симптомів на листках (Davidson et al., 2013; Gray & Power,

2018). Інфекція знижує врожайність і якість бульб, причому кожен 1% зараженості PVY знижує врожайність на 1,6 ц/га (Nolte et al., 2004). Зараження PVY є причиною більшості відхилень партій насінневої картоплі для сертифікації (Chikh-Ali et al., 2020). Враховуючи, що PVY важко контролюваний, та практично невиліковний, якщо він уже присутній на полі, стандартні практики включають профілактичні заходи, такі як покращення генетичної стійкості, перешкоджання передачі вірусу, використання сертифікованих насінневих бульб та видалення заражених рослин. Успіх цих фітосанітарних заходів залежить від ранніх, точних і специфічних методів виявлення. В дослідженні Mondal et al. (2023) показано залежність фази зараження та зниження урожайності та бульбоутворення загалом. Усі сорти картоплі, інокульовані після цвітіння, дали більшу кількість бульб картоплі, ніж сорти, інокульовані до цвітіння, причому картопля сорту «Pike», інокульована після цвітіння, дала найбільшу кількість бульб на рослину. Було показано що кущі певних сортів взагалі не утворювали бульби в перший рік зараження (від 20 до 80%) (Mondal et al., 2023).

Згідно з дослідженням Ahirwar & Pachaya (2024), у червні та серпні спостерігалася найвища кількість попелиць. Найбільша кількість комах була зафіксована в пастках для комах протягом третього тижня серпня і найвища ймовірність передачі вірусу протягом цього місяця (Ahirwar & Pachaya, 2024).

De Santiago-Meza et al. (2025) досліджували залежність втрат врожаю від часу зараження. Рослини, інокульовані через 20, 40, 60 та 80 днів після появи сходів, дали врожайність 0,81, 0,97, 1,06 та 1,16 кг/рослину відповідно. Відповідно, розрахована врожайність з гектара для цих термінів інокуляції становила 44,88, 53,65, 58,68 та 64,44 т. Втрати врожаю, спричинені PVY на посівах картоплі сорту Фіанна на дослідній ділянці, коливалися від 9,4% до 53%.

Tamisier et al. (2024) дослідили, як шість генотипів перцю, що несуть один і той самий ген стійкості до PVY, спричиняють різну інтенсивність генетичного дрейфу популяцій, впливаючи на поширення вірусу. Група дослідників провела експеримент шляхом послідовних пасажів шістдесяти чотирьох популяцій PVY щомісяця на шести контрастних лініях перцю протягом семи місяців. Результати даного дослідження показали, що поєднання здатності до сильного генетичного дрейфу та низької початкової схильності до ураження PVY може запобігти адаптації вірусу, шляхом зменшення ризику адаптації патогенів шляхом випадкової фіксації шкідливих мутацій або елімінації сприятливих мутацій у їх популяції (Tamisier et al., 2024).

Візуальна оцінка вірусної інфекції у різних комбінаціях штамів та сортів показала, що зараження PVY^O часто асоціювалося з системними некротичними симптомами, типовими для HR у Alturas, Umatilla Russet та Ranger Russet. Вони склалися з безлічі зелених кілець, некротичних уражень та некрозу жилок на зараженому листі (Mori et al., 2011).

Програми сертифікації насіннєвої картоплі у Колорадо (2017–2022 роки), виявили постійну проблему із захворюваністю на PVY у сертифікованих партіях насіння, яка коливалася від 2,6% (2017 рік) до 6,5% (2022 рік). PVY^{N-Wi} був домінуючим штамом, також були виявлені інші, такі як PVY^O. У додатковому польовому дослідженні (2021–2022 роки) досліджували поширеність та різноманітність PVY у 600 зразках, зібраних з 30 полів PVY^{N-Wi} був ідентифікований як основний штам, за ним йдуть PVY^O та PVY^{NTN} (Rushton et al., 2024).

У статті (Ding et al., 2022) було показано тестування зразків картоплі методом BioChip. Виявлено кілька вірусів картоплі, серед яких найпоширенішим був Y-вірусу картоплі, присутній у 87,8% всіх зразків із симптомами. Також в даній статті за допомогою мультиплексної RT-PCR ідентифікувала штами PVY для всіх 280 PVY-позитивних зразків, виявивши, що 242 зразки містили один штам PVY (86,4%), а 38 зразків

(13,6%) показали змішані інфекції. Серед одноштаммових інфекцій найпоширенішим був PVY-SYR-II (102 зразки, 42,1%), за ним йшли PVY^{N⁻Wi} (33 зразки, 13,6%), PVY-SYR-I (28 зразків, 11,6%), 261-4 (22 зразки, 9,1X %), PVY^{NTNa} (20 зразків, 8,3 %), PVY^{NTNb} (19 зразків, 7,9 %) та PVY-SYR-III (18 зразків, 7,4 %). В даній роботі були показані штами, що характерні для китайського регіону (Ding et al., 2022). Сім ізолятів, що представляють різні рекомбінанти, були обрані для секвенування всього геному. Філогенетичний та рекомбінаційний аналізи підтвердили типізацію штамів на основі RT-PCR для всіх семи штамів PVY, виявлених у Шаньсі. SXKL-12 є першим штамом SYR-III PVY, ізольованим з картоплі в Китаї (Ding et al., 2022).

Boulard et al. (2022) оцінили, чи впливає раннє або пізнє інфекування картоплі вірусом PVY на рівень зараження дочірніх бульб. Хоча сприйнятливість рослини до інфекції PVY зменшувалася в міру її дозрівання, накопичення вірусу в дочірніх бульбах інфікованих рослин було незмінним. Титр вірусу вимірювали між датами інфікування, і різниці в рівнях PVY не було виявлено.

Далі буде розглянуто інші шкідливі віруси, що уражують саме картоплю.

1.5.2. Інші віруси картоплі

До основних вірусних патогенів які переносяться попелицями належать PLRV, PVY, PVA, PVM і PVS. Оскільки картопля є культурою вегетативного розмноження, як тільки вона заражається вірусами, вони можуть легко поширюватися в бульбах. Ці віруси зустрічаються в насадженнях картоплі поодинокі або здебільшого у вигляді змішаної інфекції (Kreuze et al., 2020).

В таблиці 1.1 наведено основні віруси, що становлять небезпеку для врожаю картоплі, та є особливо небезпечними для насаджень картоплі в монокультурі та на насіннєвих ділянках.

Таблиця 1.1

Основні всесвітньо поширені вірусні хвороби картоплі (Kumar et al., 2019)

Скоро чена назва вірусу	Назва вірусу	Рід	Родина	Перенос ники	Спосіб перенесення
<i>PLRV</i>	Potato leafroll virus	<i>Polerovirus</i>	Luteovirid ae	попелиця	Насіннєва картопля, прямий контакт
<i>PVX</i>	Potato virus X	<i>Potexvirus</i>	Flexivirid ae	Не визначен о	Насіннєва картопля
<i>PVY</i>	Potato virus Y	<i>Potyvirus</i>	Potyvirida e	попелиця	Механічно, молоді бульби
<i>PVA</i>	Potato virus A	<i>Potyvirus</i>	Potyvirida e	попелиця	Механічно,
<i>PVM</i>	Potato virus M	<i>Carlavirus</i>	Flexivirid ae	попелиця	Контактно
<i>PVS</i>	Potato virus S	<i>Carlavirus</i>	Flexivirid ae	попелиця	Контактно
<i>CMV</i>	Cucumber mosaic virus	<i>Cucumovirus</i>	Bromovirida e	попелиця	Рослинний сік, посадковий матеріал

<i>TRV</i>	Tobacco rattle virus	<i>Tobravirus</i>	Virgavirid ae	Нематоди	Механічно, молоді бульби
<i>TMV</i>	Tobacco mosaic virus	<i>Tobamovirus</i>	Virgavirid ae	Гриби	Контактно, заражений ґрунт

Раніше PLRV був найважливішим вірусом картоплі, але протягом багатьох десятиліть його поширеність зменшувалася (Kreuze et al., 2020). Вірус скручування листя картоплі (ВСЛК або PLRV), що належить до роду *Potyvirus* та родини *Luteoviridae*, є широко розповсюдженим вірусом картоплі (Kreuze et al., 2020). Зараз ВСЛК посідає друге місце за значенням. Втрати оцінюються приблизно в 33%-50% (Loebenstein, 2009), а рівень інфекції може досягати 90%. PLRV поширений по всьому світу, однак, на відміну від PVY, який зустрічається у всіх регіонах виробництва картоплі в Європі, ВСЛК рідко ідентифікують в Північній Європі. Розповсюджується вірус персистентно. Це означає, що після поглинання попелицею вірус повинен циркулювати в її кишечнику, переміститися в гемоцель, а потім повернутися в слинну залозу, перш ніж він може бути переданий під час наступного живлення на новій рослині. У тілі комахи вірус не реплікується. Цей процес відомий як латентний період і триває щонайменше годину, протягом якої попелиця не може передавати PLRV (Loebenstein, 2009).

Виявлено, що попелиці *M. persicae* переважно колонізують картопляні рослини, інфіковані вірусом скручування листя картоплі (*Potato leafroll virus*, PLRV). На їх поведінку впливають летючі речовини, що виділяються зараженими рослинами. Така переважна колонізація відбувається як через збільшення імміграції попелиць і зменшення еміграції з заражених рослин, так і через пряме скупчення на заражених PLRV листках і листках, оброблених летючими речовинами з заражених рослин. Дослідження також підкреслюють, що попелиці віддають перевагу рослинам, інфікованим

PLRV, порівняно з рослинами, зараженими іншими вірусами картоплі, зокрема вірусом PVX (*potato virus X*) та PVY (*potato virus Y*). Таке спостереження свідчить про специфічну реакцію попелиць на PLRV, що не еквівалентна поведінці щодо PVX або PVY, та свідчить про можливу роль PLRV як фактору, що модулює пригнічення або стимуляцію поведінкових патернів попелиць (Eigenbrode et al., 2002).

Взаємодію PVY та PLRV та її вплив на урожайність рослин картоплі досліджували (Byarugaba et al., 2020). Більший вплив на врожайність, кількість товарних бульб на рослину, висоту росту рослин та енергію росту рослин виявлено для коінфекції PLRV + PVY. Високі втрати врожаю, що спостерігаються внаслідок дії вірусів PVY, PLRV та коінфекції PVY + PLRV, свідчать про необхідність використання насінневої картоплі без вірусів, або стійких до них сортів (Дуніч та ін., 2025).

A-вірус картоплі (PVA), що належить до роду *Potyvirus*, є важливим з точки зору потенційної шкідливості патогеном картоплі, який спричиняє зниження врожайності на 30%-40% у світовому виробництві картоплі. (Zhang et al., 2021). Загалом, інфікування PVA в польових умовах обмежується невеликою кількістю сортів картоплі, у яких відсутні гени гіперчутливості до PVA *Na* і *Na_{KE}* (Valkonen et al., 1995). Через те, що вірус вважають сьогодні малонебезпечним його часто не включають його в тести на звичайні картопляні віруси при сертифікації здорової насінневої картоплі. Нещодавнє дослідження показало, що ізоляти PVA можна об'єднати в три монофілетичні групи: A, W і T (Fuentes et al., 2021). В роботі Pollari et al. (2023) вивчалася коінфекція PVA та X-вірусу картоплі. Було визначено значне підвищення рівнів захисних метаболітів в тест-рослинах тютюну, також такі рослини показали меншу енергію росту та наявність стресс-факторів.

X-вірус картоплі – типовий представник роду *Potexvirus* родини Alphaflexiviridae. X-вірус картоплі (PVX) викликає легку мозаїчну хворобу картоплі, томатів, тютюну та інших пасльонових рослин. PVX є одним з

найбільш широко розповсюджених вірусів, і це значною мірою пов'язано з глобальною торгівлею. PVX зазвичай передається через пилок або насіння, через заражене сільськогосподарське обладнання або від рослини до рослини при контакті між здоровим і зараженим листям або корінням (Kreuze et al., 2020a; Jones, 2021). За даними Verchot et al. (2022), основним хазяїном є картопля, але він вражає широкий спектр дводольних рослин. PVX передається в природі шляхом механічного контакту.

PVX не має відомого переносника серед комах або ж інших безхребетних. Повідомлялося про передачу вірусу комахами з гризучим ротовим апаратом, але жоден з них не вважається специфічним переносником PVX. PVX колись вивчався як критична проблема у виробництві насіннєвої картоплі; однак програми сертифікації насіння картоплі та включення генів стійкості до хвороб у програми селекції картоплі успішно пом'якшили економічний вплив PVX (Bragard et al., 2020).

Змішані вірусні інфекції, що включають PVX, призводять до підвищення титрів PVY, PVS або PLRV, а також до більш серйозних симптомів на листках. Ко-інфекції PVX і PVY є добре вивченим синергізмом, який спричиняє некроз у деяких сортів рослин і затримку росту. Синергічні взаємодії за участю PVX, головним чином з потівірусами, включаючи PVY, А-вірус картоплі (PVA), проявляються у вигляді тяжких симптомів, включаючи системний некроз та підвищені титри вірусу (Syller, 2012). У картоплі змішані інфекції PVX з А-вірусом картоплі (PVA) або Y-вірусом картоплі (PVY), обидва з яких є потівірусами (родина Potyviridae), викликають класичні важкі захворювання листя «зморшкуватість» (PVX + PVA) і «ругозна мозаїка» (PVX + PVY), а також набагато більші потенційні втрати врожаю (Kreuze et al., 2020b; Jones, 2021).

Штам групи 1 вірусу PVX викликає гіперчутливу реакцію (HR) у рослин з генами *Nx* та *Nb*; штам групи 2 має здатність долати гіперчутливість до *Nx*, але не до *Nb*; штам групи 3 долає стійкість до *Nb*, але

не до *Nx*; а штам групи 4 здатен долати резистентність обидвох генів, але обмежений геном *Rx* (Feiglstock et al., 1995).

PVX зазвичай знижує врожайність бульб картоплі на 5–20 %, але при зараженні сильними штамми PVX – до 40 %.

М-вірус картоплі або ж PVM, вважається одним з найпоширеніших вірусів картоплі і економічно важливим патогеном картоплі. PVM може спричинити зниження врожаю картоплі від 15% до 45%, а в деяких регіонах сорти картоплі можуть бути інфіковані на 100% (Ruiz et al., 1998). Вірус передається попелицями неперсистентним способом і шляхом механічної інокуляції соком з молодих листків. PVM викликає плямистість, мозаїчність, зморшкуватість і скручування листя та затримку росту пагонів. Симптоми рослин картоплі, спричинені інфекцією PVM, подібні до симптомів, спричинених кількома іншими поширеними вірусами картоплі, включаючи S-вірус картоплі (PVS, *Carlavirus*), X-вірус картоплі (PVX, *Potexvirus*) та поширений штам Y-вірусу картоплі (PVY^O, *Potyvirus*). Тяжкість симптомів сильно варіює залежно від комбінації сортів картоплі та ізолятів PVM (Ruiz et al., 1998).

1.5.3. Розповсюдження вірусних хвороб

Повідомлялося, що різні види попелиць передають PVY нециркуляторним і неперсистентним способом з різною ефективністю передачі (Lacomme et al., 2017).

Передача рослинних вірусів (персистентних і неперсистентних) *M. persicae* в основному здійснюється крилатими особинами завдяки їхній здатності літати, що дозволяє переносити віруси між рослинами-господарями. Це забезпечує передачу як на короткі, так і на великі відстані, причому остання грає значну роль у поширенні вірусних захворювань між різними географічними регіонами. Здатність попелиць переносити віруси на великі відстані є серйозною проблемою, оскільки стимулює швидке

розповсюдження та встановлення вірусних інфекцій у сприйнятливих популяціях рослин. (Qi et al., 2021). З метою визначення видового складу попелиць, що заселяють посіви картоплі, та визначення їх вірулентності, зразки попелиць зазвичай відбирають з усіх зон вирощування картоплі. Чотирнадцять різних видів попелиць були ідентифіковані з 541 зразка за допомогою морфологічних та молекулярних характеристик в роботі (Sridhar et al., 2022). Серед ідентифікованих видів було виявлено *Aphis craccivora*, *A. gossypii*, *A. fabae*, *A. spiraecola*, *Aulacorthum solani*, *Macrosiphum euphorbiae*, *Rhopalosiphum rufiabdominale* та *Myzus persicae* серед колонізуючих видів. Персиково-картопляна попелиця, *M. persicae*, є одним з найнебезпечніших шкідників сільськогосподарських культур. Вона завдає шкоди рослинам безпосередньо, споживаючи поживні речовини та воду, а також опосередковано, переносячи віруси рослин. Цей шкідник має репутацію найстійкішого до інсектицидів серед усіх інших комах-шкідників (Ali et al., 2023). Під час харчування вони виділяють у слині ефекторні білки, що пригнічують захисні реакції рослини-господаря (Ali et al., 2021). Екологічний успіх *M. persicae* як поліфагового шкідника можна пояснити завдяки короткому періоду розмноження, високій плодючості, наявності як літних (самок із потомством), так і нестатевих популяцій, поліфеномізму (біотипізації), здатності переходити на нові рослини, передачі вірусів та розвитку резистентності (Ali, 2022). Дослідження (Jiang et al., 2022c) харчова поведінка *M. persicae* значно відрізнялася залежно від хазяїна. *M. persicae* виявили знижену активність у проходженні та підвищене споживання флоєми на редьці, тоді як на китайській капусті спостерігалось протилежне.

Механізм передачі PVY до кінця не з'ясований. Загальноприйнятою є гіпотеза запропонована (Martín et al., 1997), згідно з якою віріони прикріплюються до передніх відділів травного тракту комах-переносників (передшлунків) і передача відбувається лише для вірусних частинок, що знаходяться поблизу кінчика стилета на його внутрішній поверхні, де

харчовий і слинний канал зливаються. Гіпотеза стверджує, що передача вірусу відбувається під час виділення травних соків комахою. Показовою є стаття Johansen et al. (2025), де серед 2218 особин попелиць ідентифікованих за допомогою ДНК баркодингу, *Aphis coronilla*, *A. fabae*, *A. gossypii*, *A. idaei* та *A. rumicis* були виявлені на всіх ділянках, а *A. fabae* – у всі роки, крім 2016 року в Оверхаллі. Деякі види були специфічними для певних місцевостей: *A. confusa*, *A. cytisorum*, *A. grossulariae*, *A. punicae*, *A. ruborum*, *A. serpylli*, *A. taraxicola* та *A. ulmariae* були зареєстровані лише в Грімстаді, *Aphis pomi* була виявлена лише в Гру, а *A. solanella* – лише в Стьордалі. Серед видів, ідентифікованих за порогом $\text{blastn} \geq 98 \%$, є 17 видів, які раніше не були зареєстровані в Норвегії (Johansen et al., 2025).

Manoussopoulos et al. (2001) в своїй роботі зазначають, що період інокуляції вірусу залежить від умов навколишнього середовища і коливається від 5 до 15 секунд. PVY широко розповсюджується в основному, завдяки попелицям, які також шкодять рослинам картоплі. Крім того, вони можуть передаватися через інфіковані насінневі бульби. Рекомбінантний штам PVY зараз поширений у посівах картоплі в усьому світі, він здатен завдавати значно більшої шкоди ніж звичайні штами (Gibbs et al., 2020). Рослини, заражені нематодами та вірусами, зокрема PVY та PVX, вперше реагують шляхом індукції утворення активних форм кисню (ROS). Незважаючи на те, що ROS є необхідними для нормального біохімічного та фізіологічного функціонування рослин, їх підвищені концентрації можуть бути токсичними та призводити до пошкодження клітин-хазяїв (Saidi et al., 2024).

Бульби, що використовуються для посадки в наступному сезоні, можуть містити латентні віруси, які згодом знижують схожість, життєздатність рослин і врожайність. Всі дочірні бульби, що утворилися з інфікованих материнських бульб (вторинне зараження), також будуть інфіковані через системну транслокацію вірусу під час росту (Kumar et.al., 2020).

1.5.4. Методи вивлення вірусних хвороб

Візуальна діагностика вірусних хвороб рослин і бульб часто є недостатньою, через те, що ознаки вірусних хвороб можуть бути нетиповими, слабо вираженими або повністю відсутніми. У зв'язку з цим встановлення факту зараження та відбір здорового посадкового матеріалу лише на підставі зовнішнього огляду є малонадійним. Крім того, симптоми, які можна інтерпретувати як прояви вірусної інфекції, можуть мати іншу причину прояву. Отже, важливим доповненням до візуальної оцінки є застосування спеціалізованих методів лабораторної діагностики для виявлення латентних вірусних інфекцій у зовні здорових рослинах. До таких методів належать серологічні дослідження, використання рослин-індикаторів, електронна мікроскопія, імуноферментний аналіз (ІФА), молекулярно-генетичні методи, зокрема полімеразна ланцюгова реакція (ПЛР) (Бондарчук, 2007; Бондус, персональне повідомлення) та інші сучасні діагностичні технології, такі як технології високопропускну секвенування (HTS) (Maina et al., 2024) та петльово-опосередкована ізотермічна ампліфікація (LAMP) (Bhat, et al., 2022).

1.5.5. Контроль вірусів

Картопля розмножується вегетативно шляхом висаджування бульб, що підвищує ризик накопичення вірусу в наступному врожаї та наступних поколіннях бульб. Окрім вірусів з напівперсистентним або персистентним переносником, таких як PLRV, для яких застосування інсектицидів у вигляді протруювання насіннєвих бульб або позакореневого обприскування є ефективним під час виробництва насіннєвої картоплі, такі обробки, як правило, неефективні для контролю вірусів з неперсистентним переносником, таких як PVY (Jones, 2014). Більшість вірусів картоплі

контролюється трьома основними методами: стійкістю рослин, системами чистого насіння та агротехнікою. Сьогодні в розвинених країнах боротьба з вірусами картоплі в основному ведеться за допомогою офіційних сертифікованих систем виробництва чистого насіння і, в деякій мірі, за допомогою стійкості до вірусів. З іншого боку, незважаючи на багаторічні інтенсивні інвестиції, офіційні сертифіковані системи насінництва мають дуже обмежене, якщо взагалі мають, застосування в багатьох країнах, що розвиваються, де фермери здебільшого отримують насіння з попереднього врожаю або через неформальну торгівлю низькоякісним посадковим матеріалом. Висока вартість виробництва насіння, відсутність належної інфраструктури та економічних ресурсів у малих сімейних фермерських господарств є одними з причин, що сприяють такій ситуації (Kreuze et al., 2020).

У більшості країн, що розвиваються, офіційні сертифіковані системи насінництва є дорогими для впровадження, оскільки вони вимагають ретельних візуальних перевірок та діагностичного тестування. Покладатися лише на візуальні перевірки дешевше, але це призводить до відбору штамів вірусу, які проявляють мало симптомів на листках, як це сталося з деякими штамми PVY (Kreuze et al., 2020).

Вирощування сортів картоплі, стійких до Y-вірусу картоплі, є найпростішим і найефективнішим рішенням для запобігання втрат, спричинених PVY. Гени стійкості, що функціонують за принципом "ген на ген", широко використовуються в селекції на стійкість до PVY, оскільки вони є домінантними і легко успадковуються. Гени стійкості до PVY можна знайти у диких і культурних видів картоплі (Valkonen et al., 2017). Селекція в цьому напрямку спрямована на введення в культурні сорти штамоспецифічних генів стійкості, а також неспецифічних генів екстремальної резистентності. Специфічні для штаму гени стійкості можуть діяти швидко після розпізнавання PVY і вбивати більшість інфікованих PVY клітин на ранній стадії інфекції, що призводить до локальних

некротичних уражень, хоча іноді вони діють повільніше, що призводить до системного поширення з подальшою загибеллю одного пагона або повною загибеллю рослини. Тому їх називають генами "надчутливої стійкості" (HR), на відміну від генів "екстремальної стійкості" (ER), які не призводять до жодних видимих уражень під час реакції стійкості (Kreuze et al., 2020).

Існує кілька обмежень при використанні традиційної селекції для введення генів стійкості (R) від видів *Solanum* до картоплі. Наприклад, стійкість до стресів часто є високо полігенною ознакою, і тому їх практично неможливо перенести від диких родичів (Gasparini et al., 2021), а також те, що більшість сортів картоплі є автотетраплоїдами з високогетерозиготними геномами, що серйозно перешкоджає генетичному аналізу та вдосконаленню (Bao et al., 2022).

(Jiang et al., 2022a) пропонували метод РНК-інтерференції (RNAi), включаючи малу інтерферуєчу РНК, мікроРНК та штучну мікроРНК, які можуть бути використані для створення стійкості до вірусів картоплі.

Високопродуктивне секвенування (HTS) відкриває нові можливості для вивчення різноманітності та складності вірусів рослин. У дослідженні було проаналізовано 10 зразків томатів і солодкого перцю з Словаччини, у яких підтверджено інфікування PVY. Сім зразків відповідали одному з рекомбінантних штамів PVY (N-Wi, NTNa або NTNb), у трьох зразках (T1, T40, T62) були задокументовані послідовності типів N та O, які охоплюють одну й ту саму ділянку геному. У більшості зразків вдалося відтворити майже повні геномні послідовності PVY одного варіанту, що належить до одного з трьох рекомбінантних штамів PVY (N-Wi, NTNa або NTNb). Поєднання HTS-аналізів з цілеспрямованими RT-PCR підтвердженнями є ефективним підходом для виявлення та підтвердження змішаних інфекцій PVY, що має важливе значення для епідеміологічного моніторингу та підбору стійких управлінських стратегій (Glasa et al., 2021). У дослідженні Long et al. (2025) було розроблено нову сполуку L5, похідну бензоксазиноїду, структурно отриману з вторинних метаболітів рослин

сімейства *Roaseae*. L5 продемонстрував нижче значення EC50 порівняно з комерційним контрольним рибавірином. Мутантний V211A демонстрував зменшення кількості вірусних частинок та меншу довжину частинок порівняно з PVY дикого типу, тоді як рух вірусу між клітинами свідчить про втручання L5 у збірку капсидного білку, а не в процеси руху вірусу. Результати роблять L5 перспективною провідною сполукою для раціонального проектування інгібіторів збірки віріонів, що забезпечує основу для боротьби з PVY та спорідненими вірусами рослин шляхом цілеспрямованого порушення механізмів інкапсидзації вірусу (Long et al., 2025).

Вроджений імунітет, РНК-сайленсинг, трансляційна репресія та деградація білків, є основними механізмами захисту рослин від вірусів (Wu et al., 2019).

1.6. Маркерний добір генів стійкості

Фенотипова оцінка процесу селекції на стійкість до PVY є трудомістким процесом, оскільки цей процес залежить від експериментів з фенотипової стійкості, яка зазвичай вимагає інокуляції вірусом PVY або проводяться в польових умовах за високого інфекційного навантаження. Молекулярні маркери, які можуть вказувати на фенотип рослин, забезпечують ефективне рішення цієї проблеми, оскільки вони стабільні, можуть використовуватися незалежно від пори року та навколишнього середовища та не потребують інокуляції та ідентифікації вірусу (Li et al., 2022). Фенотиповий скринінг на стійкість до хвороб може призвести до неправильної класифікації стійкості через неефективну інокуляцію або інфекцію. Використання молекулярно-генетичних маркерів що зв'язані з генами стійкості забезпечує альтернативний метод з вищою точністю та пропускнуою здатністю, а також потенційно зниженими витратами. Однак, щоб маркерний добір, MAS (Marker-assisted selection) був ефективним,

генетична відстань між локусом маркера та геном стійкості має бути мінімальною, щоб пом'якшити вплив генетичної рекомбінації, яка призводить до втрати прогностичних зв'язків. (Slater et al., 2020).

Одним із найбільш складних питань щодо використання генофонду картоплі в селекційній практиці є визначення напрямів у створенні вихідного селекційного матеріалу. Складність його зумовлюється значною тривалістю передселекційного процесу (за розробленою схемою 6 – 12 років) та селекційного процесу (згідно з прийнятою в Інституті картоплярства НААН України схемою створення сортів, тривалість селекційного процесу складає мінімум 10 років) (Бондус та ін., 2024).

Генотипування – це процес визначення генетичного складу організму шляхом дослідження його послідовностей ДНК за допомогою різних генетичних маркерів (Panchariya et al., 2024). Стадія «розробки продукту» циклу селекції полягає у використанні найкращих матеріалів, виявлених на етапі покращення популяції, шляхом проведення етапів відбору сортів, реєстрації та випуску їх виробникам (Sharma et al., 2025). ДНК-маркери покращили продуктивність і точність класичної селекції рослин за допомогою MAS. Величезна кількість картування локусів кількісних ознак (QTL) для різних видів рослин, дала безліч молекулярних асоціацій маркер-ген (Hasan et al., 2021).

Високопродуктивна селекція з використанням маркерів (MAS) може пришвидшити селекцію рослин з високою продуктивністю. Зворотне схрещування з використанням маркерів (MABC), переривчастий відбір з використанням маркерів (MARS), GWAS та геномне визначення – все це приклади методів на основі MAS (Singha et al., 2022).

Дослідження показали, що зворотне схрещування з використанням маркерів особливо корисне в ситуаціях, коли численні високоякісні сорти потребують удосконалення за однією, легко успадковуваною ознакою, такою як стійкість до шкідників або хвороб, або ж компонентна ознака, що покращує адаптацію або стійкість до стресу (Ananya & Singh, 2025).

Також за даними літератури MAS можна використовувати для пірамідкування генів стійкості. Пірамідкування – це поєднання кількох генів в один генотип, який важко ідентифікувати за допомогою звичайної селекції або біологічних аналізів. ДНК-маркери можуть полегшити селекцію шляхом тестування кількох специфічних генів без фенотипування, що робить її ефективнішою. Пірамідкування є методом, який використовується для поєднання кількох генів стійкості до хвороб в один генотип, спрямований на розвиток стабільної стійкості до хвороб, оскільки патогени часто долають стійкість хазяїна, сформовану за допомогою одного гена. Поєднання багатьох генів, ефективних проти різних рас патогена, може призвести до тривалої стійкості широкого спектру (Ananya & Singh, 2025,).

1.6.1. Типи стійкості картоплі та взаємодія рослин з вірусами

Наразі науковці розрізняють три типи генів стійкості у дикої та культурної картоплі – 1) сприйнятливість або S-гени (відсутність симптомів або дуже обмежений некроз); 2) гени надчутливої стійкості (HR) (так звані Ну-гени), з локальними некротичними ураженнями та 3) гени екстремальної стійкості (ER) (так звані R-гени). ER та HR є домінантними (за деякими виключеннями) типами стійкості, тоді як стійкість, що надається S-генами, є рецесивною. Як чутливі, так і толерантні рослини картоплі сприйнятливі до PVY. Сприйнятливість призводить до розмноження та поширення вірусу по всій рослині в умовах сумісної взаємодії. Після накопичення великої кількості вірусу чутлива картопля проявляє ознаки хвороби. Натомість, стійкі сорти картоплі не проявляють або проявляють лише дуже слабкі симптоми (Baebler et al., 2020). Як надзвичайна стійкість, так і надчутлива реакція можуть бути активовані одними і тими ж самими генами. В більшості рослин стійкість до вірусів часто контролюється домінантно успадкованими генами, які кодують нуклеотид-зв'язуючі білки з багатими на лейцин повторами (NLRs) (Kourelis & van der Hoorn, 2018). У багатьох

випадках гени, які зазвичай забезпечують реакцію рослини за типом екстремальної резистентності, можна стимулювати до гіперчутливої реакції, підвищуючи клітинні рівні елісаторних білків, отриманих від патогенів. Молекулярні механізми екстремальної стійкості та її зв'язок з гіперчутливою реакцією залишаються майже не вивченими. Дослідження сортів картоплі, стійких до штамів Y-вірусу картоплі (PVY), X-вірусу картоплі (PVX), вказують на те, що сигнал, опосередкований абсцизовою кислотою (ABA), та ядерна транслокація NLR є важливими для реакції екстремальної резистентності. Нещодавні дослідження також вказують на те, що деякі з тих самих білків беруть участь в регуляції як екстремальної стійкості, так і регуляції надчутливої реакції (Ross et al., 2021).

Власне, так само розрізняють і реакції рослин на подразники. Ну-гени забезпечують доволі швидку захисну реакцію, яка призводить до утворення некрозів (запрограмованої загибелі клітин) у місці де відбувається інфікування, не впливають на реплікацію вірусу, але перешкоджають його переміщенню в рослині; вони також є штам-специфічними. Домінантні гени *R* пригнічують реплікацію вірусу в початково інфікованих клітинах і ефективні проти широкого спектру штамів (Valkonen, 2015 і 2017; Baebler et al., 2020; Ross et al., 2021). Механізми противірусного захисту рослин включають реакції, опосередковані *R* геном хазяїна (Sett et al., 2022). У випадку ER рослини картоплі не проявляють жодних симптомів, як у сприйнятливих толерантних сортів, або мають дуже обмежений некроз (у вигляді точкових уражень) у деяких генотипів (Valkonen et al., 1996). Титри вірусу залишаються надзвичайно низькими, нижче межі виявлення, що пов'язано або з пригніченням розмноження вірусу в інфікованих клітинах, або з обмеженим переміщенням вірусу між клітинами (Valkonen et al., 1995; Valkonen 2015; Baebler et al., 2020).

Однак для вірусів рослин, включаючи і потівіруси, природна рецесивна резистентність виявляється більш поширеною і надається рослинам через мутацію в рецесивному гені, який кодує безліч факторів,

критичних для реплікації вірусу (Hashimoto et al., 2016). Дослідження кенійських вчених (Nyakio et al., 2024) підкреслює динаміку філогенезу PVY, виявляючи постійну рекомбінаційну активність у геномі, що призводить до появи нових штамів. Молекулярні інструменти дозволяють глибше зрозуміти динаміку геному вірусів, надаючи цінну інформацію про геномну різноманітність PVY, зокрема *Potyvirus*. Висновки статті демонструють перший молекулярний слід всього геному PVY з Кенії (GenBank PP069009), розкривають молекулярну філогеографію та еволюційні зв'язки ізоляту PVY_Kenya. У ширшому контексті глобального різноманіття PVY дане дослідження висвітлює філогенетичне позиціонування, історичні моделі передачі між континентами та адаптивні селекційні тиски. Наприклад, Нар_1 представляв PVY з Кенії, виявляючи тісний зв'язок з Нар_13 зі Сполучених Штатів Америки.

У роботі (Jones et al., 2021) досліджували гени HR. На прикладі інокуляції листових пластинок саджанця гібрида картоплі Kipfler × Ruby Lou з локальними некротичними плямами (локальна гіперчутлива резистентність (LHR), спричиненими інокуляцією соком листя, інфікованим вірусом PVY^D вірусу картоплі Y (PVY). Диференціальні інокуляції сортів та дослідження спадковості підкреслюють, що ізоляти порівняно нового PVY^D викликають HR у сортах картоплі з одним із двох генів HR *Nc* або *Ny*. Також в роботі (Hajibarat et al., 2022) показано, що гени, що кодують синтез гени міозину можуть бути використані в програмах селекції та генної інженерії рослин з метою підвищення толерантності до абіотичних і біотичних стресів, особливо до вірусних стресів, таких як PVY, PVX, PVA, PVS, сильне освітлення, посуха, холод і спека (Hajibarat et al., 2022).

Досліди Li et al. (2022) були направлені на підготовку популяції шляхом схрещування стійкого до PVY зразка *S. chacoense* 40-3 з чутливим до PVY зразком *S. berthaultii* 143-6. Використовуючи генетичне картування високої щільності, в цьому дослідженні локалізували ген у невеликій

ділянці на дистальному кінці хромосоми 9. Було також продемонстровано, що *Ry_{chc}* кодує білок TIR-NLR, використовуючи стратегію клонування на основі карти, і що *Ry_{chc}* надає екстремальну стійкість до Y-вірусу картоплі у диплоїдному сорті картоплі AC142 та тетраплоїдному сорті картоплі ЕЗ (зразки з геном *Ry_{chc}* не піддавались системному некрозу) (Li et al., 2022).

Відомо також, що мікроРНК пригнічують експресію *R*-генів за відсутності вірусу, щоб підтримувати компроміс між ростом та резистентністю (Sett et al., 2022).

1.6.2. Гени стійкості картоплі до PVY

Сучасні селекційні програми складаються з кількох загальних кроків, починаючи пошуку та визначення цільових ознак а також покращення та оцінки ознак, що в перспективі призводить до появи нових покращених сортів. (Luo et al., 2022).

Найбільш розповсюджені гени стійкості до Y-вірусу картоплі зазвичай інтродуковані в культурні сорти з диких видів. Гени, які забезпечують екстремальну стійкість до PVY, відомі у *S. tuberosum* subsp. *andigena*, *S. hougasii* та *S. stoloniferum* і використовувалися в різних селекційних програмах (Swieżynski, 1994). У селекційних програмах різних країн світу застосовуються гени екстремальної стійкості до PVY: *Ry_{adg}*, *Ry_{sto}* та *Ry_{chc}*. Першим картованим геном стійкості до PVY був *Ry_{adg}*. Ген стійкості *Ry_{adg}* походить від *S. tuberosum* subsp. *andigena* Hawkes і він картований на хромосомі XI (Hämäläinen et al., 1997). Він походить з культивованого *S. tuberosum* Group *Andigenum*. Локус, що містить *Ry_{adg}*, використовується в програмах виведення стійких сортів, він ефективний проти всіх відомих штамів PVY, включаючи PVY^{NTN} (Herrera et al., 2018).

Ген *Ry_{sto}*, від виду *S. stoloniferum* Schltdl.&Bouché розміщений на хромосомі XII. Було повідомлено про інтрогресію іншого гена від *S. stoloniferum*, позначеного *Ry-f_{sto}*, який також було картовано на хромосомі

XII (Flis et al., 2005), однак пізніше було виявлено, що послідовності генів Ry_{sto} та $Ry_{f_{sto}}$ мають 100% ідентичність (Grech-Baran et al., 2020).

Вважалося, що Ry_{sto} забезпечує стійкість до PVY та PVA (Barker, 1996). Ідентифікація генів, що забезпечують множинну стійкість, була б значною перевагою (Gebhardt et al., 2001). Хоча специфічна для раси стійкість може бути забезпечена різними генами, кластери генів все ще можуть бути передані потомству в одному блоці за відсутності генетичної рекомбінації.

Недоліком використання Ry_{sto} є те, що цей ген пов'язаний із чоловічою стерильністю, і тому в програмах селекції може бути використаний лише як материнська форма (Song & Schwarzfischer, 2008). Наявність та різноманітність гена Ry_{sto} досліджували у диких родичів картоплі (298 генотипів, що представляли собою 26 видів *Solanum* а також *Hyoscyamus niger*) за допомогою секвенування ампліконів PacBio. Загалом було ідентифіковано 55 унікальних послідовностей, подібних до Ry_{sto} , у 72 генотипах, що представляють 12 зразків 10 видів *Solanum* та шість стійких контролів (сорти картоплі Alicja, Bzura, Hinga, Nimfy, White Lady та лінія селекції PW363). 55 послідовностей, подібних до Ry_{sto} , показали від 89,87 до 99,98% нуклеотидної ідентичності з геном Ry_{sto} (Paluchowska et al., 2024).

Ген Ry_{chc} від *S. chacoense* Bitt. прокартовано на дистальному кінці хромосоми IX (Sato et al., 2006). Стійкість у *S. chacoense* успадковується домінантно, моногенно. Два сорти зі стійкістю до від *S. chacoense* були отримані в результаті японської селекційної програми (Sato et al., 2006). Ry_{chc} надає надзвичайну стійкість до PVY^O, PVY^{N:O} та PVY^{NTN} (Elison et al., 2021) основних шкодочинних штамів Y-вірусу картоплі.

Для ідентифікації цих генів стійкості розроблено низку молекулярних маркерів (Kasai et al., 2000; Song et al., 2005; Song & Schwarzfischer, 2008; Valkonen et al., 2008; Mori et al., 2011; Elison et al., 2020; Caruana et al., 2021). Ry_{chc} було картовано та клоновано зі зразка *S. chacoense* 40-3 (рис. 1.4). Визначено, що Ry_{chc} кодує білок TIR-NLR який відповідає за імунітет

рослини. *Ry_{chc}*, забезпечує екстремальну стійкість у рослин картоплі до штамів PVY^O, PVY^{N:O} та PVY^{NTN} (Li et al., 2022).

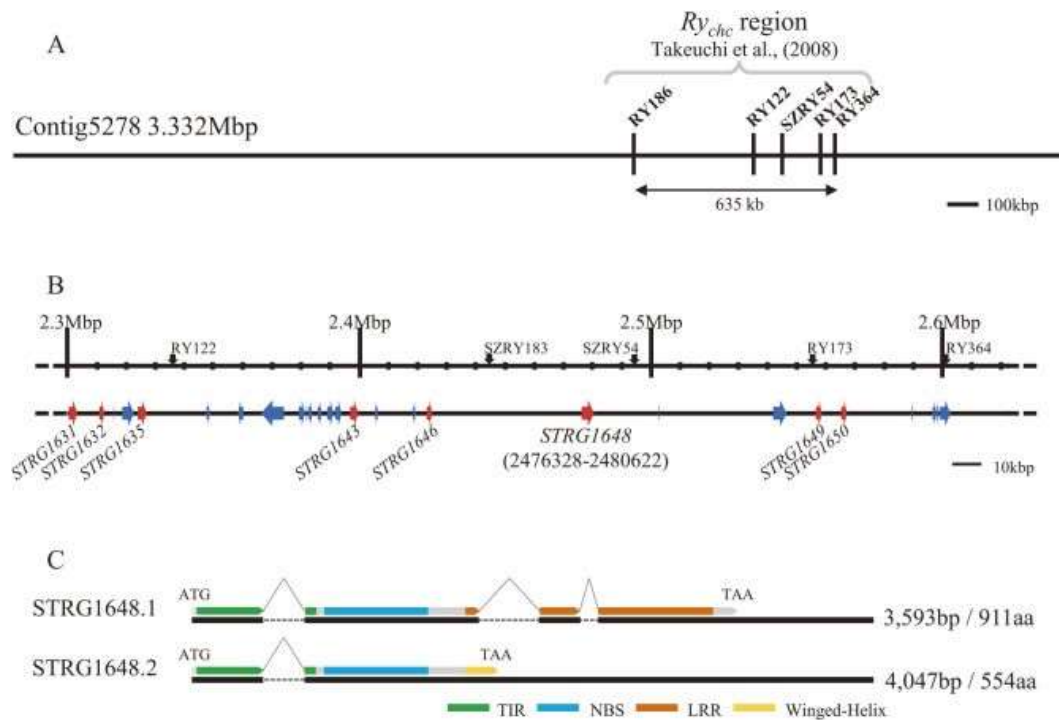


Рис. 1.6 Схематичне розміщення гену *Ry_{chc}*. (Взято з Akai et al., 2023)

Після секвенування гена *Ry_{chc}* (рис. 1.6.), було виявлено, що він є геном резистентності типу Toll/інтерлейкін-1 рецептор-нуклеотид-зв'язуючий сайт-лейцин-багатий повтор (TIR-NBSLRR) (Akai et al., 2023; Li et al., 2022). На основі цієї послідовності були розроблені нові прямі маркери для ідентифікації гена *Ry_{chc}* (Akai et al., 2023; Li et al., 2022)

Ці маркери мають велике значення для селекціонерів, оскільки вони дозволяють відбирати стійких нащадків від стійких до PVY батьків на ранній стадії селекційної програми, коли ще немає достатньої кількості селекційного матеріалу для тестування реплікованого вірусу в польових умовах на реакцію на зараження PVY (Elison et al., 2020; Flis, 2005.).

Кластеризація може сприяти швидкій еволюції *R*-генів у геномі рослин, полегшуючи рекомбінацію гомологічних генів (Barragan & Weigel, 2021).

В даному розділі було висвітлено актуальність нашого дослідження та поточний стан вивчення проблеми в Україні та світі. Викладено особливості Y-вірусу картоплі та ЗКЦН як збудників хвороб, та пояснено саме проблематику глободерозу картоплі та PVY. Важливість вивчення генів стійкості картоплі є особливо актуальною через складний геном цієї рослини, підвищену чутливість до патогенів та, як вказує Bradshaw (2021), зникнення з часом ряду господарчо-цінних ознак у високопродуктивних сортів картоплі, зокрема через те, що багато таких ознак є полігенними.

Аналіз літературних джерел показав важливість вивчення українських сортів на предмет генетичної стійкості до Y-вірусу картоплі та ЗКЦН. Хоча польовій стійкості до PVY та ЗКЦН традиційно приділяється увага, саме знання генетичної стійкості і природи її походження дозволить забезпечити картоплярство України актуальним банком джерел стійкості. Вивчення питання в Європі та світі приділено більше уваги. Аналіз літератури дозволяє зробити висновок про актуальність поставлених нами завдань.

РОЗДІЛ 2

МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ

2.1. Рослинний матеріал

Біологічний матеріал сортів картоплі було отримано з Устимівської дослідної станції рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України у вигляді свіжих бульб (протягом 2022-2025 років). Листя селекційних ліній відбирали з дорослих рослин картоплі, вирощених в теплиці або лабораторії Інституту захисту рослин НААН України (2022 роки). Рослинний матеріал зберігали в морозильній камері.

В нашій роботі було використано наступні селекційні лінії Поліської дослідної станції імені О. М. Засухіна Інституту картоплярства НААН України для аналізу наявності шуканих генів стійкості методом ПЛР: П.17.1-4, П.19.5/18, П.17.8-2, П.17.8-45, П.17.9-5, П.19.9/7, П.19.9/17, П.17.12-3, П.17.13/12, П.17.14-4, П.17.14-10, П.19.15/19, П.18.17/4, П.17.8-3, П.17.19-2, П.17.19/5, П.17.19-26, П.17.20-13, П.17.20-30, П.19.22/2, П.19.22/36, П.17.27-3, П.17.28-6, П.17.29-3, П.17.29-5, П.17.29-7, П.19.29/6, П.17.33-3, П.18.33/1, П.18.33/7, П.17.36-8, П.18.36/1, П.17.38-1, П.17.38-11, П.17.38-33, П.17.40-1, П.18.45/7, П.17.51-2, П.18.51/3, П.18.55/15, П.18.56/7, П.18.61/7, П.18.65/8, П.18.69/2, П.18.74/1, П.18.75/8, П.18.75/23, П.18.78/1, П.18.87/2, Г.08.194/33, Г.08.197/48, Г.10.3/11, Г.10.6/7, П.17.1/13, П.16.2-9, П.17.2/5, П.17.3-1, П.17.4/22, П.17.5-1, П.17.8/18, ВМ.12.9-8, П.17.12/16, П.17.13/7, П.16.16-9, П.17.18/9, П.17.18/13, П.17.19/1, П.16.20-4, П.16.21-8, П.17.21/36, Г.10.9/8, П.19.1/4, П.18.4/1, П.19.4/10, П.19.5/14, П.19.10/1, П.19.11/6, П.19.12/10, П.19.13/11, П.19.15/16, П.19.18/5, П.17.19-23, П.19.19/3, П.19.26/15, П.19.27/5, П.18.29-1, П.19.30/5, П.19.33/2, П.19.33/5, П.19.35/31, П.19.38/1, П.19.39/1, П.18.42-10, П.19.53/4, П.19.54/4, П.19.65/1, П.19.69/3, П.19.70/12, П.19.74/2, П.18.75-5, П.19.80/2, Г.13.55/22, Г.12.37/70, П.19.1-19, П.19.42-16, П.20.47/8, П.20.9/33, Г.12.10/1, П.19.11-2, П.20.14-1.

Для ідентифікації генів стійкості *HI* також було взято декілька сортів приватної колекції (Сумська область), (переважне походження сортів – ПРАТ НВО Чернігівкартопля, Інститут картоплярства НААН України, та ін.):, Аляска, Вакула (рф), Аль Ред (США), Баклажан (білорусь) Христофоро, Каразон, Катрина, Аризона, (Нідерланди) Отолія, Бельмонда (Німеччина) Меланья, Фотинія, Еней, Чемпіон, Господарочка, Мирослава, Мистерия, Втіха, Житниця, Віталіна (Україна).

В нашій роботі ми використовували наступні сорти картоплі, отримані з Устимівської дослідної станції рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України:

Україна (UA): Фактор, Божедар, Гарт, Зов, Кобза, Косень 95, Молодіжна, Мрія, Незабудка, Оксамит, Посвіт, Пролісок, Повінь, Седнівська рання, Серпанок, Сорокаденка біла, Чернігівська рання, Берегиня, Добрович, Мавка, Малич, Обрій, Поляна, Радич, Луговська, Фантазія, Горлиця, Дзвін, Лелека, Либідь, Поліська-96, Свалявська, Українська рожева, Явір, Зарево, Воловецька, Іванківська рання, Ікар, Ольвія, Перлина, Базалія, Дніпрянка, Віра, Віриня, Левада, Слов'янка, Червона рута, Завія, Предслава, Гурман, Західний, Случ, Ластівка, Промінь, Поліське джерело, Пекуровська, Чернігівська 98, Забава, Вернісаж, Білявка, Скарбниця, Ресурс, Оберіг, Авангард, Загадка, Пост 86, Струмок, Древлянка, Галичанка, Багряна, Ліщина, Гірсько-Карпатська, Дорогинь, Вересівка, Глазурна, Рання Роза, Косень, Дубравка, Пишна, Славутич, Дівоча, Косівщинська, Родинна, Княгиня, Медея, Соборна, Марфуша, Роставиця, Мірамі, Джавеліна, Тирас, Красень, Немішаєвська 100, Зоряна, Звіздаль, Лілея, Альянс, Ракурс, Поран, Радомисль, Гірська, Нагорода, Сингаївка, Американка, Кубинка, Синеглазка, Поліська 36, С - 14, Пона, Хорос, Поліська рожева, Тетянка, Покра, Малинчанка, Димок, Дублянська ювілейна, Хортиця, Бородянська рожева

Нідерланди (NL): Latona, Anosta, Asterix, Provento, Raja, Symphonyja, Ledi Rosetta, Madeleine, Timate, Kondor, Marfona, Obelix, Sante, Minierva, Picasso,

Ukama, Jaerla, Impala, Cosmos, Fabula, Labella, Connect, Mozart, Sylvana, Kuroda, Laperla, Alladin, Colomba, Excellent, Evolution, Lady Cleire, Ekzotyк, Maritta, Amasa, Vacuna, Atlantik, Marijke

Німеччина (DE): Solara, Karlana, Miranda, Palma, Трайпл, Satina, Vineta, Roxana, Granada, Toskana, Bonus, Panda, Romanze, Verdi, Queen Anna, Natasha, Barbara, Bitta, Agria, Aguila, Rosara, Goldika, Vitara, Presto, Damaris, Saba, Fatima, Thomana, Agora

Велика Британія (GB): Kirsti, Maris Bard, Hermes, Desiree, Valor, Apache, Morene, Kristi; Польща (PL): Owacja, Tajfun, Aralia; білорусь (BY): Темп, Дубрава, Ласунак; США (US): Norchief, Unita, Bison, Зразок з Америки; Чеська Республіка (CZ): Краса, Karin; Ірландія (IE): Electre, Vanana; Данія (DK): Folva; Швеція (SE): Rosamunda; Франція (FR): Crisper, Pollux; Австрія (AT): Exstor; Канада (CA): Shepody; Латвія (LV): Сарме; Регіональне походження: Місцева з Татарстану

2.2. Виділення ДНК

Першим етапом роботи був відбір зразків та виділення ДНК картоплі. ДНК виділяли з листків (ліній) або бульб (сортів) картоплі з використанням комерційного набору на основі кремнезему NeoPrep_100. (ТОВ «Неоген», Україна. Наша методика базувалась на методиці наведеної Boom et al. (1990), а також на методиці виробника, http://neogene.com.ua/index.php?route=product/product&path=18_46&product_id=192.) з власними модифікаціями.

Набір реагентів NeoPrep100 DNA_plant в основі своєї дії використовує *Lysing soln.*, який призначено для лізису клітин, солюбілізації клітинного дебрису, а також для денатурації клітинних нуклеаз. В присутності *Lysing soln.* ДНК сорбується на NeoSorb (W), далі відмивається від білків і солі *Buffer soln.*

В пробірку об'ємом 1,5 мл заливали 800 мкл *Lysing soln.*, потім додавали 50 мг (150 мкл) зразка (як сухий подрібнений матеріал так і гомогенат свіжої рослини) і перемішували вміст пробірки обережним перевертанням (5-10 разів). Розчин *Lysing soln.* попередньо прогрівали до 65 °С.

Термостатували епіндорф з сумішшю 30 хв. при температурі 65 °С. (Для збільшення виходу ДНК під час термостатування кілька разів перемішували вміст перевертанням пробірки). Потім центрифугували пробірку з сумішшю 2 хв. при 10000 обертів.

Далі відбирали супернатант в об'ємі від 500 до 700 мкл (не зачіпаючи осаду) і переносили в чисту пробірку 1,5 мл. В пробірку додавали 20-30 мкл суспензії сорбенту NeoSorb та перемішували на ротаторі чи вручну протягом 10 хв. Попередньо сорбент ретельно перемішували на вортексі. Центрифугували пробірку з сумішшю 1 хв при 10000 обертів. Обережно, не зачіпаючи осаду, видаляли супернатант. Додавали в пробірку 400 мкл *Lysing soln.* Перемішували вміст пробірки на вортексі. Додавали в пробірку 1 мл буферу *Buffer soln.* Перемішували вміст пробірки на вортексі. Центрифугували 1 хв при 10000 обертів. Обережно видаляли супернатант, не зачіпаючи осаду. Потім додавали в пробірку 1 мл *Buffer soln.*, перемішували вміст пробірки на вортексі, центрифугували 1 хв при 10000 обертів і видаляли супернатант. Операцію по відмивці зразка повторювали двічі. Далі промивали 70% розчином спирту, центрифугували 1 хв. при 10000 обертів і видаляли супернатант. Просушували осад при температурі 65 °С протягом 45 хв. Додавали в пробірку 100 мкл *ExtraDNA soln.* і ретельно перемішати вміст пробірки на вортексі. Термостатували у твердотілому термостаті 7 хв при 65 °С. Під час термостатування 2-3 рази обережно перемішували на вортексі. Центрифугували 1 хвилину при 5000 g. Перенести 80-90 мкл чистого супернатанту з ДНК в пробірку для зберігання. ДНК зберігали при температурі + 4 °С. Додавали 5 мкл ДНК.

2.3. Проведення ПЛР

ПЛР проводили на приладі «2720 Thermal Cycler» («Applied Biosystem», США) в 20 мкл суміші з використанням набору реагентів ТОВ «Неоген», Україна. PCR MIX 2x HOT для проведення ПЛР. Набір реагентів PCR MIX 2x HOT має в своєму складі суміш, готову для ампліфікації ДНК: Taq ДНК-полімераза гарячого старту, дезоксинуклеозидтрифосфати, хлорид магнію та фарбу для нанесення на гель в складі оптимізованої буферної системи для проведення стандартної ПЛР. ПЛР проводили в 20 мкл реакційної суміші, що включали 5 мкл ДНК, 5 мкл суміші праймерів, 10 мкл PCR MIX 2x. Електрофорез ДНК проводили в 1,5-2% агарозному гелі (Lee et al., 2012). Ми використовували для електрофорезу ДНК трисборатний буфер. Для візуалізації фрагментів ДНК в гелі використовували бромистий етидій. Для фотографування гелів в ультрафіолетовому світлі використовували відео реєстратор VISION Gel (SciePlas Ltd, UK). Протокол проведення ПЛР залежав від використовуваного обладнання, реактивів, та використовуваних праймерів. Останні були наведені в пунктах 2.4., 2.5.

2.4. Послідовності використаних у роботі праймерів

Послідовності використаних у роботі праймерів зазначено у таблиці 2.1.

Таблиця 2.1

Послідовності праймерів, які використовувались у роботі для аналізу зразків

Ген	Маркер	Послідовність (5'-3')	Довжина маркерного	Посилання
			го	

			амплікон а, п.н.	
<i>Ryad g</i>	<i>RYSC3</i>	ATACACTCATCTAAATTTGATGG AGGATATACGGCATCATTTTTCC GA	321	Kasai et al., 2000
<i>Rych c</i>	<i>RY1648 F24/R2 2</i>	ACAACCTCCCTAGTATAAAGATG ATCGA GTATAACAGATGGATCCCTATCT TCTTTACAAC	594	Asano & Endelm an 2023
<i>Rych c</i>	<i>Ry186</i>	TGGTAGGGATATTTTCCTTAGA GCAAATCCTAGGTTATCAACTCA	587	Mori et al., 2011
<i>H1</i>	<i>Tg-689</i>	TAAAACTCTTGGTTATAGCCTAT CAATAGAATGTGTTGTTTCACCA A	141	Milczar ek et al., 2011
<i>H1</i>	<i>57R</i>	TGCCTGCCTCTCCGATTTCT GGTTCAGCAAAAGCAAGGACGT G	452	Schultz et al., 2012
<i>Ryst o</i>	<i>YES3A</i>	TAACTCAAGCGGAATAACCC AATTCACCTGT TTACATGCTTCTTGTG	341	Song and Schwar zscher, 2008

2.5. Умови ПЛР

Умови ПЛР-реакції для молекулярного маркера *TG-689* для ідентифікації гена стійкості *H1*: початкова денатурація – 12 хв при 94 °С, 35 циклів (денатурація у циклі 20 с при 94 °С, гібридизація 20 с при 55 °С, елонгація 30 с при 72 °С), фінальна елонгація – 7 хв (Milczarek et al., 2011).

Для ідентифікації гена стійкості *H1* також використовували молекулярний маркер *57R* (Schultz et al., 2012). Умови ПЛР для молекулярного маркера *57R*: початкова денатурація – 3 хв при 95 °С, 35 циклів (денатурація у циклі 30 с при 94 °С, гібридизація 15 с при 63 °С, елонгація 15 с при 72 °С), фінальна елонгація – 3 хв, 72 °С.

Для ідентифікації гена стійкості *Ry_{chc}* використовували молекулярний маркер *Ry186*, розроблений Mori et al. (2011) (табл. 2.1). Протокол ПЛР був

наступним: початкова денатурація – 10 хв при 95 °C, 35 циклів (денатурація 30 с при 94 °C, відпал 30 с при 54 °C, елонгація 1 хв при 72 °C), фінальна елонгація 7 хв при 72 °C (на основі протоколу Li et al. (2017), але змінено температуру відпалу на 54 °C). Наявність гена стійкості *Ry_{chc}* припускали, коли в результаті ПЛР отримували маркерний амплікон розміром 587 п.н.

Також для ідентифікації *Ry_{chc}* використовували прямий молекулярний маркер *RY1648F24/R22* (Asano & Endelman, 2023). Використовували наступний протокол ПЛР: початкова денатурація – 10 хв при 94 °C, 35 циклів (денатурація 94 °C 30с, відпал 64 °C 30 с, елонгація 72 °C протягом 1хв), фінальна елонгація 7 хв при 72 °C. Наявність гена стійкості *Ry_{chc}* визначали за наявністю маркерного амплікона розміром 594 п.н.

Наявність гена стійкості *Ry_{adg}* визначали за допомогою молекулярного маркера *RYSC3* за протоколом вказаним Kasai et al. (2000). Використовували наступний протокол ПЛР: початкова денатурація – 10 хв при 95 °C, 35 циклів (денатурація протягом 45 с при 94 °C, відпал протягом 45 с при 60 °C, елонгація протягом 1 хв при 72 °C), фінальна елонгація протягом 7 хв при 72 °C. Маркером наявності гена *Ry_{adg}* слугував амплікон розміром 321 п.н.

Для ідентифікації гена *Ry_{sto}* молекулярний маркер *YES-3A*. Для маркера *YES3-A* ПЛР здійснювали за протоколом: початкова денатурація 12 хв, 95 °C, 10 циклів (денатурація 40 с при 94 °C, відпал 40 с при 55 °C, і елонгація 60 с при 72 °C) і 30 циклів (денатурація 40 с при 94 °C, відпал 40 с при 53 °C). фінальна елонгація протягом 7 хв при 72 °C (Song & Schwarzscher, 2008). В результаті ПЛР отримували маркерний амплікон розміром 341 п.н.

2.6. Протокол імуноферментного аналізу

Протокол ІФА (DAS-ELISA, Loewe) здійснювали за наступною схемою:

Замочували плашку у дистильованій H₂O на 20 хв. Розводили антитіла (AT₁) у карбонатному буфері у співвідношенні 1:200.

Потім наносили розведені AT_1 у всі необхідні лунки – по 100 мкл у кожну. Інкубували AT_1 4 год при температурі 37 °С у термостаті. Далі готували гомогенати із рослин: гомогенізували зразки у 0,1 М PBS у співвідношенні 1:2, центрифугували 3 тис.об\хв 10-15 хв, відбирали надосадову рідину, потім готували свіжий буфер зразка (0,1 М PBS pH 7,4; 0,05% Tween20, 2% полівінілпіролідол, 0,2% овальбумін). (по 50 мкл буферу у кожну лунку). Відмивали плашку від AT_1 3 рази по 5 хв PBST (1 М PBS+Tween).

Далі вносили антигени (АГ), К+, К-: 50 мкл буферу зразка + 50 мкл АГ (К+, К-), інкубували АГ протягом ночі у холодильнику при 4°С. Відмивали плашку від АГ 3 рази по 5 хв PBST (1 М PBS+Tween). Розводили AT_2 у буфері зразка у співвідношенні 1:200. Наносили розведені AT_2 у всі необхідні лунки – по 100 мкл у кожну. Інкубували AT_2 4 год при температурі 37 °С у термостаті. Відмивали плашку від AT_2 3 рази по 5 хв PBST (1 М PBS+Tween). Відмивали плашку від AT_2 1 раз 5 хв 0,1М PBS. Готували субстратний розчин (кон'юговані з лужною фосфатазою противірусні антитіла, розведені (1:200) в суміші альбумінової сироватки з відмивочним буфером по 100 мкл у кожну лунку). Вносили субстратний розчин у всі необхідні лунки – по 100 мкл у кожну. Ставили плашку у термостат при температурі 37°С на 1-1,5 години.

Результати реакції реєстрували за довжини хвилі 405 нм на ІФА-спектрофотометрі Thermo Labsystems Opsi MR (США), програмне забезпечення – Dynex Revelation Quicklink (Дуніч та ін., 2025).

2.7. Метод біотесту

Для порівняння з результатами власних досліджень використовували дані лабораторно-вегетаційних випробувань, виконаних лабораторією нематології Інституту захисту рослин НААН. Стійкість картоплі проти ЗКЦН визначали в теплицях за методикою (Сігарьова та ін., 2017, 2024).

Рослини картоплі вирощували у пластмасових горщиках об'ємом 250-500 см³, заповненими зараженим ґрунтом з рівнем інвазії не менше 5000 личинок або яєць/100 см³ ґрунту. Оцінювали нематодостійкість на 60-й день після садіння за кількістю новоутворених білих або золотистих цист на коренях рослин.

Залежно від кількості цист на коренях однієї рослини оцінювані зразки поділяли на такі групи стійкості: 1 (стійкі) – 0 цист; 2 (слабкостійкі) – 1–5 цист; 3 (нестійкі) – більше 5 цист на кореневу систему. Селекційні зразки, що на корінні не мали цист шкідника, вважали стійкими, а слабкостійкими — ті, що мали від однієї до п'яти цист на корінні. До нестійких віднесли зразки з кількістю цист понад п'ять.

Після першого року лабораторних випробувань нестійкі сортозразки вибраковували, а стійкі та слабкостійкі зразки брали до наступного етапу оцінювання. (Сігарьова та ін., 2017, 2024). Через це за обробки результатів слабкостійкі сортозразки були попередньо зараховані до групи стійких.

2.8. Візуальна оцінка ступеня стійкості рослин картоплі до вірусних хвороб

Для порівняння з результатами власних досліджень використано дані візуальної оцінки ступеня стійкості рослин картоплі до вірусних хвороб в польових умовах на природному інфекційному фоні проведеної Бондус Р.О. Оцінку здійснювали 26 червня 2025 року та в другій декаді червня 2023 року. Шкалу польової оцінки ураження рослин картоплі подано за методикою Podgayetsky & Pika (1990). Смугаста мозаїка (стрик) (збудник Y-вірус картоплі, часто в комбінації з іншими поширеними вірусами). 9 бал – відсутність ураження. 8 бал – початкові симптоми захворювання. 7 бал – хворобою уражено 25% листків, 5 – симптоми на половині поверхні листків, 3 – 75% листків уражено, 1 – листки дуже гофровані, кущ відстає в розвитку.

2.9. Погодно-кліматичні умови Устимівської дослідної станції рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України

Устимівська дослідна станція рослинництва знаходиться на Полтавському плато лівобережних терас р. Дніпро. Ґрунти - середньосуглинкові солонцюваті потужні чорноземи. За агрокліматичним районуванням – на межі центральної теплої зони недостатнього зволоження і південної дуже теплої посушливої зони. Клімат характеризується як помірно континентальний із нестійким зволоженням. Характеристику агрокліматичних умов наведено у таблиці 2.2.

Таблиця 2.2

Погодно-кліматичні умови Устимівської дослідної станції рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України

(Бондус, персональна комунікація)

Ознака	Значення
безморозні місяці	червень, липень, серпень
Середньобагаторічна температура повітря	8,2 °C
абсолютний зафіксований мінімум	36,0 °C
Абсолютний максимум температури повітря	39,0 °C
сніговий покрив	70-110 діб
Середня висота снігового покриву	20-60 см
Глибина промерзання	64-112 см
Кількість опадів	від 253,8 мм до 777,4 мм за рік
Підґрунтові води	10-18 м

Вегетаційний період 2023 року. Червень відмічено, як теплий та сонячний. За місяць випало опадів 61,9 мм за багаторічного значення 57,0 мм. Днів з опадами було 10, в т. ч. два дні з опадами понад 5 мм за добу. Зафіксовано зливу 43,7 мм (спостерігали 25.06). Середньомісячна температура повітря становила 21,5 °С за багаторічного значення 19,5 °С. Максимальна температура повітря – 38,0 °С спостерігалась (зафіксована 08.06), мінімальна складала 5,6 °С (фіксували 04.06). Середньомісячна температура на поверхні ґрунту становила 26,5 °С, максимальна – 58,0 °С (фіксували 20.06), мінімальна – 1,0 °С (зафіксована 04.06). Середньомісячна відносна вологість повітря складала 67%, мінімальна – 28% (спостерігали 08.06).

Вегетаційний період 2024 року. Червень відмічено, як теплий сонячний та дощовий. За місяць випало опадів 103,2 мм за багаторічного значення 57,0 мм. Днів з опадами було 11, в т. ч. шість днів з опадами понад 5 мм за добу. Зафіксовано зливу 42,2 мм (зафіксована 15.06). Середньомісячна температура повітря становила 23,2 °С за багаторічного значення 19,5 °С. Максимальна температура повітря – 31,5 °С, (зафіксовано 04.11.06), мінімальна складала 8,1 °С (спостерігали 26.06). Середньомісячна температура на поверхні ґрунту становила 30,5 °С, максимальна – 56,0 °С (зафіксована 02.06), мінімальна – 7,0 °С (фіксували 21.06). Середньомісячна відносна вологість повітря складала 63%, мінімальна – 12% (зафіксована 25.06).

Вегетаційний період 2025 року. Червень відмічено, як теплий сонячний з недостатньою кількістю опадів. За місяць випало опадів 20,3 мм за багаторічного значення 57,0 мм. Днів з опадами було 12, в т. ч. зафіксовано грозу 09 червня. Середньомісячна температура повітря становила 20,6 °С за багаторічного значення 19,5 °С. Максимальна температура повітря – 33,0 °С спостерігалась (зафіксована 07.06), мінімальна складала 11,1 °С (зафіксована 06,24.06). Середньомісячна температура на поверхні ґрунту становила 26,2 °С, максимальна – 57,5 °С

(спостерігали 07,08.06), мінімальна – 5,5С (зафіксована 24.06). Середньомісячна відносна вологість повітря складала 59%, мінімальна – 20% (зафіксована 08,18,25.06).

2025 рік характеризувався дещо більшими середньодобовими температурами, недостатньою кількістю опадів та найменшою з 2021 року глибиною промерзання (Бондус Р.О., приватне листування).

2.10. Методика ЗТ-ПЛР

В наших дослідженнях ми використовували даний метод для перевірки результатів методу ІФА.

Для виділення тотальної РНК із листя картоплі використовували комерційний набір GeneJet PlantRNA Purification K 0801 (Thermo Scientific, США). Виділення проводили згідно з рекомендаціями виробника. Для здійснення зворотної транскрипції використовували набір RevertAid Reverse Transcriptase (Thermo Scientific, США, EP0441). Ампліфікацію необхідного фрагменту ДНК проводили за допомогою набору DreamTaq™ Green PCR Master Mix (Thermo Fisher Scientific, США). PVY виявляли за методом ЗТ-ПЛР. Для ЗТ-ПЛР використовували праймери, що ампліфікують фрагмент гена капсидного білка Y-вірусу картоплі: PVY1, CGGAGTTTGGGTTATGATGG та PVY2, TGGTGTGCCTCTCTGTGTTC, очікуваний розмір продукту – 365 п.н. Використовували наступні умови ампліфікації: 95 °С – 3 хв, 30 циклів: 95 °С – 30 с, 60 – 30 с, 72 °С – 30 с, фінальна елонгація 72 °С – 5 хв (Антіпов та ін., 2007).

Продукти ПЛР аналізували електрофорезом в 1,5% агарозному гелі та подальшою фотофіксацією під УФ-опроміненням.

2.11. Статистична обробка даних

Для аналізу відмінностей за частотами маркерів генів між вибірками зразків використовували критерій χ^2 або точний критерій Фішера, якщо очікувана кількість в одній з груп за присутністю маркера ≤ 5 . Для статистичної обробки даних використовували ресурс <http://vassarstats.net/tab2x2.html>.

РОЗДІЛ 3

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕННЯ

ЗКЦН та Y-вірус картоплі зустрічаються майже у всіх зонах вирощування картоплі як в Україні, так і в світі. Вони призводять до прямих витрат на заходи захисту, а також Y-вірус (а саме його некротичні штами) спричиняє втрати врожаю при зберіганні. Обидва патогени особливо небезпечні на насінницьких ділянках, а також при вирощуванні картоплі в монокультурі, зокрема на дослідних ділянках. Як *P. yituberosi* так і *G. rostochiensis* потенційно можуть зменшувати врожайність на 15-30% у звичайні роки, та до 80-100% – в роки епіфітотій або за умови відсутності заходів захисту. Вирощування стійких сортів картоплі є найбільш ефективним та екологічно безпечним методом захисту насаджень картоплі від вірусних захворювань та глободерозу. Оцінка стійкості до Y-вірусу картоплі та ЗКЦН серед сортів картоплі методом молекулярної ідентифікації дозволить рекомендувати їх до вирощування в зонах з підвищеним ризиком ураження, а також створить необхідний для селекціонерів різноплановий банк джерел стійкості.

В даному розділі викладено результати власного дослідження українських селекційних ліній та гібридного матеріалу, а також сортів картоплі переважно європейської та української селекції на предмет наявності маркерів генів стійкості до глободерозу картоплі та Y-вірусу картоплі.

Для порівняння з власними результатами ПЛР аналізу використано результати методу біотесту, а також наведено власні результати методу ІФА.

3.1. Оцінка селекційних ліній та сортів картоплі за молекулярними маркерами генів стійкості до ЗКЦН

За молекулярними маркерами гена стійкості *HI* нами було оцінено 70 селекційних ліній українського походження та 100 сортів як українського так і іноземного походження.

Цільовий ген стійкості до глободерозу *HI* ідентифікували за допомогою молекулярного маркера *TG689*. Електрофореграми частини зразків зображено на рисунку 3.1, 3.2. Також для аналізу гена *HI* використовували інший молекулярний маркер – *57R*. Електрофореграма частини зразків наведена на рисунку 3.3.

Зразки селекційних ліній (табл. 3.1) Поліської дослідної станції імені О. М. Засухіна Інституту картоплярства НААН України було досліджено на наявність гену стійкості *HI* за допомогою маркера *TG689* згідно методик, вказаних у підрозділах 2.2, 2.3, 2.4. У таблиці 3.1-3.10 знаком (+) позначено присутність маркера гена *HI*, знаком (-) – відсутність.

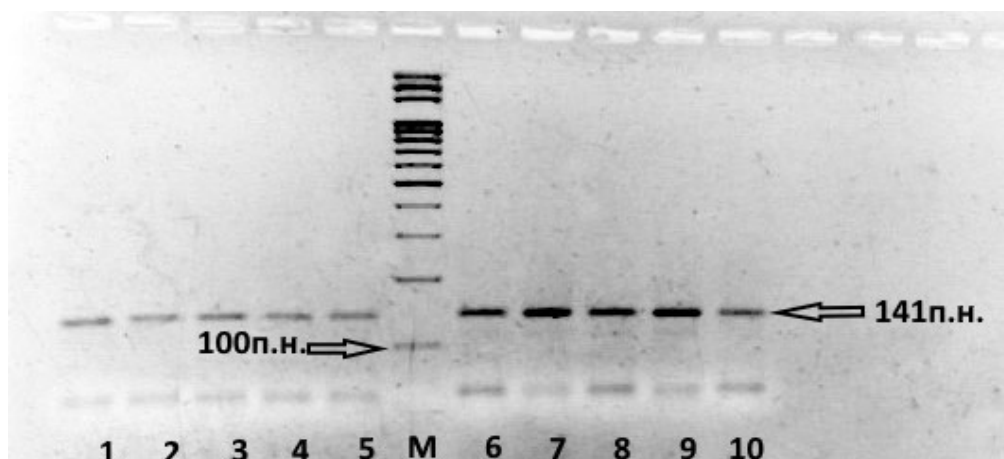


Рис. 3.1 Електрофореграма зразків селекційних ліній картоплі Поліської дослідної станції імені О. М. Засухіна Інституту картоплярства НААН України за допомогою молекулярного маркера *TG 689*: 1 – (11)П.17.14-10 (+), 2 – (12)П.19.15/19 (+), 3 – (13)П.18.17/4 (+), 4 – (14)П.17.8-3 (+), 5 – (15)П.17.19-2 (+), 6 – (16)П.17.19/5 (+), 7 – (17)П.17.19-26 (+), 8 –

(18)П.17.20-13 (+), 9 – (19)П.17.20-30 (+), 10 – (20)П.19.22/2 (+). (прим*: в дужках наводяться відповідні номери в таблиці 3.1).

Вибірка зразків картоплі для аналізу за допомогою молекулярних маркерів формувалась випадково, але однакові за походженням лінії відбирали у разі, якщо вихідний матеріал однакового походження мав відмінності за кольором бульб.

Дану вибірку попередньо було проаналізовано методом біотесту, рослини оцінювали на кількість цист у ґрунті на 60-й день після посадки. (дані Нікішичевої К.С, Бондар Т.І.). Дані біотесту наведено в табл. 3.1.

Таблиця 3.1

Результати аналізу селекційних ліній картоплі Поліської дослідної станції імені О. М. Засухіна Інституту картоплярства НААН України за допомогою молекулярного маркера *TG 689* гена *H1* (біотест – зведені дані 2021-2022 роки, ПЛР – 2022 рік)

№	№ каталожний	Селекційний номер	Походження сорту	Забарвлення бульби	Результати біотесту	<i>TG 689</i> ¹⁴¹
1	1	П.17.1-4	10.11-5/Аладін	Рожевий	стійкий	+
2	3	П.19.5/18	Ф.09.209-3/10.9-3	Жовтий	стійкий	+
3	4	П.17.8-2	14.36-10/14.4-3	Жовтий	нестійкий	+
4	8	П.17.8-45	14.36-10/14.4-3	Жовтий	нестійкий	+
5	11	П.17.9-5	14.13/1/12.21/2	Червоний	нестійкий	+
6	13	П.19.9/7	09.26/2/Альянс	Червоний	стійкий	+
7	14	П.19.9/17	09.26/2/Альянс	Рожевий	стійкий	+
8	15	П.17.12-3	13.18/1/Ф.11.12-8	Рожевий	стійкий	+

№	№ каталожний	Селекційний номер	Походження сорту	Забарвлення бульби	Результати біотесту	TG 689 ¹⁴¹
9	16	П.17.13/12	13.18/1/Ф.11.12-8	Жовтий	стійкий	+
10	17	П.17.14-4	12.13-14/Ф.11.12-8	Рожевий	слабостійкий	+
11	18	П.17.14-10	12.13-14/Ф.11.12-8	Сл.Рожевий	стійкий	+
12	20	П.19.15/19	Радомисль/Світлана	Жовтий	нестійкий	+
13	21	П.18.17/4	13.6-4/15.4/40	Жовтий	стійкий	+
14	22	П.17.8-3	Ф.11.8-8/Бажанна	Сл.Рожевий	стійкий	+
15	24	П.17.19-2	13.54-2/Взірець	Сл.Рожевий	слабостійкий	+
16	25	П.17.19/5	13.54-2/Взірець	Червоний	стійкий	+
17	29	П.17.19-26	13.54-2/Взірець	Жовтий	стійкий	+
18	31	П.17.20-13	Палац/Взірець	Сл.Рожевий	стійкий	+
19	32	П.17.20-30	Палац/Взірець	Жовтий	стійкий	+
20	33	П.19.22/2	12.14-8/13.56-2	Жовтий	слабостійкий	+
21	34	П.19.22/36	12.14-8/13.56-2	Червоний	стійкий	+
22	39	П.17.27-3	13.17-1/Взірець	Жовтий	стійкий	+
23	40	П.17.28-6	Лілея/Взірець	Жовтий	стійкий	+
24	42	П.17.29-3	Вектар/Взірець	Сл.Рожевий	стійкий	+
25	43	П.17.29-5	Вектар/Взірець	Жовтий	стійкий	+
26	44	П.17.29-7	Вектар/Взірець	Рожевий	стійкий	+
27	45	П.19.29/6	13.42/3/Сонцедар	Рожевий	стійкий	+
28	49	П.17.33-3	Лель/Взірець	Жовтий	стійкий	+

№	№ каталожний	Селекційний номер	Походження сорту	Забарвлення бульби	Результати біотесту	TG 689 ¹⁴¹
29	50	П.18.33/1	15.13-20/Адрета	Жовтий	стійкий	+
30	51	П.18.33/7	15.13-20/Адрета	Рожевий	нестійкий	+
31	52	П.17.36-8	Батя/Взірець	Жовтий	стійкий	+
32	54	П.18.36/1	Маніфест/15.67-3	Жовтий	стійкий	+
33	55	П.17.38-1	Вектар/Радомисль	Сл.Рожевий	стійкий	+
34	59	П.17.38-11	Вектар/Радомисль	Червоний	стійкий	-
35	63	П.17.38-33	Вектар/Радомисль	Жовтий	стійкий	+
36	68	П.17.40-1	Янка/Вигода	Жовтий	слабостійкий	+
37	71	П.18.45/7	12.35-1/10.10/35	Сл.Рожевий	стійкий	+
38	72	П.17.51-2	00.31/26/Сантарка	Жовтий	стійкий	+
39	73	П.18.51/3	Н.08.197/105/Ред Конік	С. Фіолет.	стійкий	+
40	75	П.18.55/15	Радомисль/Беллароза	Сл.Рожевий	стійкий	+
41	76	П.18.56/7	Поран/Радинка	Рожевий	слабостійкий	+
42	78	П.18.61/7	Взірець/Талачинський	Жовтий	стійкий	+
43	79	П.18.65/8	Н.09236.с/1/Маг	Рожевий	нестійкий	+
44	82	П.18.69/2	Н.08.173/9/Фальварк	Сл.Рожевий	стійкий	+
45	84	П.18.74/1	15.23/1/Слаута	Жовтий	стійкий	+
46	85	П.18.75/8	Чарунка/Альянс	Жовтий	стійкий	+
47	87	П.18.75/23	Чарунка/Альянс	Рожевий	нестійкий	+

№	№ каталожний	Селекційний номер	Походження сорту	Забарвлення бульби	Результати біотесту	TG 689 ¹⁴¹
48	89	П.18.78/1	Летана/Фальварок	Жовтий	стійкий	+
49	91	П.18.87/2	F1Б.9-10-11	Червоний	стійкий	+
50	96	Г.08.194/33	89.715с88/Тирас	Рожевий	стійкий	+
51	101	Г.08.197/48	91.285с5/Сантарка	Рожевий	стійкий	+
52	103	Г.10.3/11	87.791с4/Тирас	Жовтий	стійкий	+
53	104	Г.10.6/7	89.715с88/Тирас	Червоний	стійкий	+
54	115	П.17.1/13	10.11-5/Аладін	Жовтий	стійкий	+
55	117	П.16.2-9	10.42/7/Н.07.162-1	Червоний	слабостійкий	+
56	119	П.17.2/5	13.45-3/Аладін	Червоний	стійкий	+
57	120	П.17.3-1	Поран/Аладін	Червоний	стійкий	+
58	122	П.17.4/22	13.41-6/Аладін	Червоний	стійкий	+
59	123	П.17.5-1	13.51-13/14.36-13	Червоний	стійкий	+
60	124	П.17.8/18	10.36-10/14.4-3	Жовтий	стійкий	+
61	126	ВМ.12.9-8	Батя/Беллароза	С. Фіолет.	стійкий	+
62	127	П.17.12/16	13.18/1/Ф.11.12-8	Рожевий	стійкий	+
63	128	П.17.13/7	Ф.11.12-8/Бажана	Рожевий	стійкий	+
64	129	П.16.16-9	12.2-3/12/19-15	Жовтий	стійкий	+
65	132	П.17.18/9	Ф.11.8-8/Бажана	Рожевий	стійкий	+
66	134	П.17.18/13	Ф.11.8-8/Бажана	Жовтий	стійкий	-
67	135	П.17.19/1	13.54-2/Взірець	Жовтий	стійкий	+

№	№ каталожний	Селекційний номер	Походження сорту	Забарвлення бульби	Результати біотесту	TG 689 ¹⁴¹
68	141	П.16.20-4	09.26/2/08.102/4	Червоний	стійкий	-
69	142	П.16.21-8	09.26/2/09.62/1	Червоний	стійкий	+
70	143	П.17.21/36	12.48-22/Сонцедар	С. Фіолет.	стійкий	+

Примітка *: + присутність гена стійкості; – відсутність;

У результаті молекулярної ідентифікації гена *HI* у вибірці з 70 ліній Поліської дослідної станції імені О. М. Засухіна Інституту картоплярства НААН України визначили 67 (95,7%) зразків носіїв маркера гена стійкості і 3 зразки, що не мали маркера цільового гена.

Хоча більшість ліній показали стійкість до нематоди в умовах теплиці, було виявлено 10 (14,28%) неспівпадінь, за результатами ПЛР. Зокрема, 3 лінії були стійкими згідно біотесту, але не ампліфікували маркерний амплікон, 7 ліній були нестійкими згідно біотесту, але на електрофореграмі мали маркерну смугу завдовжки 141 п.н. Це зразки П.17.38-11, П.17.18/13, П.16.20-4, які не виявили маркера гена *HI* за результатами аналізу, але були стійкими за методом біотесту. Лінії П.18.75/23, П.18.65/8, П.18.33/7, П.19.15/19, П.17.8-2, П.17.8-45, П.17.9-5 були нестійкими за методом біотесту, але мали маркерний амплікон на електрофореграмі. Результати порівняння двох методів аналізу ліній зведено в таблицю 3.2.

Таблиця 3.2

Результати порівняння стійкості ліній картоплі Поліської дослідної станції імені О. М. Засухіна Інституту картоплярства НААН України методом ПЛР та біотесту

Характеристика зразків	Маркер гена <i>HI</i> присутній (+)	Маркер гена <i>HI</i> відсутній (-)
------------------------	-------------------------------------	-------------------------------------

Стійкі, згідно оцінки методом біотесту	60 (85,71%)	3 (4,29%)
Нестійкі згідно оцінки методом біотесту	7 (10%)	0

Отже, порівняння даних аналізу фенотипової стійкості методом біотесту та оцінки генотипів на наявність маркерних ампліконів гена стійкості *HI*, показало говорити про збіг результатів двох методів дослідження стійкості селекційних ліній картоплі української селекції у 85,7% зразків.

Всього за молекулярним маркером *TG-689* було оцінено на наявність гена стійкості *HI* 80 сортів картоплі українського та іноземного походження. Як універсальний позитивний контроль в ПЛР з молекулярними маркерами *TG-689* та *57R* використовувався сорт Жуковський ранній. Приклад результатів ПЛР аналізу сортів наведено на рис. 3.2.

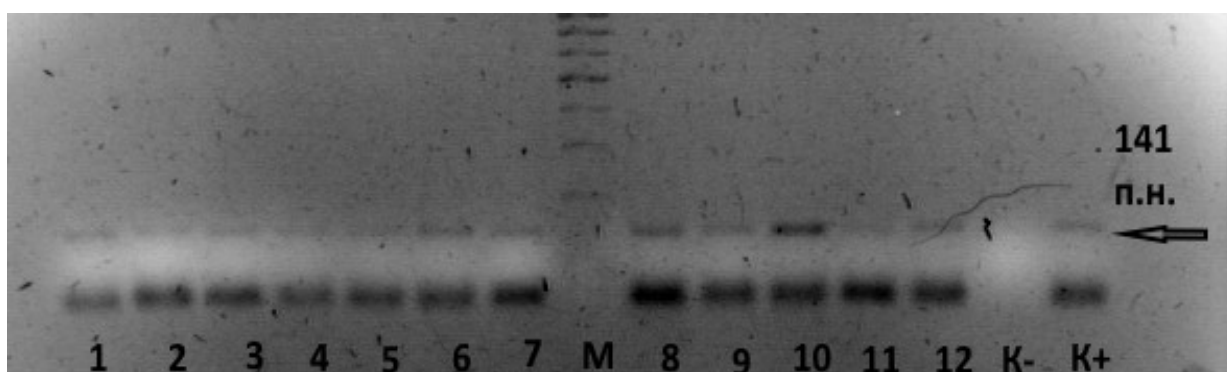


Рис. 3.2 Електрофореграма зразків картоплі Устимівської дослідної станції рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України, за молекулярним маркером *TG-689*: 1(13) – Краса(+), 2(14) – Молодіжна(+), 3(15) – Мрія(+), 4 (16) – Незабудка(+), 5(17) – Оксамит(+), 6(18) – Посвіт(+), 7(19) – Provento(+), 8(20) – Пролісок(+), 9(21) – Повінь(+), 10(22) – Раја(+), 11(23) – Седнівська рання(+), 12(24) – Серпанок(+). K(+) – Жуковський ранній. K- деіонізована вода, M – маркер довжин DNA ladder 100. (прим*: в дужках наводяться відповідні номери в таблиці 3.3).

У таблиці 3.3 наведено результати молекулярного аналізу сортів з колекції Устимівської дослідної станції рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України на присутність гена *HI*.

Таблиця 3.3

Результати ПЛР аналізу вибірки сортів картоплі з колекції Устимівської дослідної станції рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України за геном стійкості *HI* (Робота виконувалась в 2022 р.)

№ п/п	Назва сорту	Країна оригіна́тор	Молекулярний маркер <i>TG-689</i> ¹⁴¹
1.	Solara	Німеччина	+
2.	Karlana	Німеччина	+
3.	Latona	Нідерланди	+
4.	Фактор	Україна	-
5.	Anosta	Нідерланди	+
6.	Asterix	Нідерланди	+
7.	Божедар	Україна	+
8.	Гарт	Україна	+
9.	Зов	Україна	-
10.	Кобза	Україна	+
11.	Kirsti	Великобританія	+
12.	Косень 95	Україна	+
13.	Краса	Чеська Республіка	+
14.	Молодіжна	Україна	+
15.	Мрія	Україна	+
16.	Незабудка	Україна	+
17.	Оksamит	Україна	+
18.	Посвіт	Україна	+
19.	Provento	Нідерланди	+
20.	Пролісок	Україна	+
21.	Повінь	Україна	+
22.	Raja	Нідерланди	+
23.	Седнівська рання	Україна	+
24.	Серпанок	Україна	+
25.	Symphonya	Нідерланди	-
26.	Сорокаденка біла	Україна	+

№ п/п	Назва сорту	Країна оригіна́тор	Молекулярний маркер <i>TG-689</i> ¹⁴¹
27.	Чернігівська рання	Україна	+
28.	Karin	Чеська Республіка	+
29.	Ledi Rosetta	Нідерланди	+
30.	Miranda	Німеччина	-
31.	Palma	Німеччина	+
32.	Madeleine	Нідерланди	+
33.	Берегиня	Україна	+
34.	Трайпл	Німеччина	-
35.	Добро́чин	Україна	+
36.	Мавка	Україна	+
37.	Малич	Україна	+
38.	Maris Bard	Великобританія	+
39.	Обрій	Україна	+
40.	Поляна	Україна	-
41.	Радич	Україна	+
42.	Satina	Німеччина	+
43.	Timate	Нідерланди	+
44.	Луговська	Україна	-
45.	Hermes	Великобританія	-
46.	Kondor	Нідерланди	-
47.	Фантазія	Україна	+
48.	Marfona	Нідерланди	+
49.	Obelix	Нідерланди	+
50.	Sante	Нідерланди	+
51.	Горлиця	Україна	+
52.	Дзвін	Україна	+
53.	Лелека	Україна	-
54.	Либідь	Україна	+
55.	Поліська-96	Україна	+
56.	Свалявська	Україна	+
57.	Українська рожева	Україна	+
58.	Явір	Україна	+
59.	Зарево	Україна	+
60.	Desiree	Великобританія	+
61.	Minierva	Нідерланди	+
62.	Воловецька	Україна	-
63.	Іванківська рання	Україна	+
64.	Ікар	Україна	+
65.	Picasso	Нідерланди	+

№ п/п	Назва сорту	Країна оригіна́тор	Молекулярний маркер <i>TG-689</i> ¹⁴¹
66.	Ольвія	Україна	+
67.	Поліська рожева	Україна	+
68.	Темп	Білорусь	+
69.	Electre	Ірландія	+
70.	Древлянка	Україна	+
71.	Cosmos	Нідерланди	+
72.	Vineta	Німеччина	+
73.	Ukama	Нідерланди	+
74.	Jaerla	Нідерланди	+
75.	Перлина	Україна	+
76.	Базалія	Україна	+
77.	Дніпрянка	Україна	+
78.	Impala	Нідерланди	+
79.	Віра	Україна	+
80.	Віриня	Україна	+

Примітка*: + присутність гена стійкості; – відсутність;

З 80 зразків сортів картоплі, що було проаналізовано на наявність гену стійкості *HI*, 69 зразків мали маркер гена інтересу (86,3%). Серед сортів української селекції 40 зразків мали маркер гена стійкості *HI*, а 6 – відповідного маркера не мали. Серед сортів іноземної селекції маркер гена інтересу ампліфікувався у 29 зразків, у 5 він був відсутній.

Також було проаналізовано 20 сортів з приватної колекції на наявність гена стійкості *HI* за допомогою молекулярного маркера *57R*. На рис. 3.3 зображено приклад результатів електрофоре́зу продуктів ПЛР з цим маркером. При наявності гена стійкості ампліфікувався фрагмент завдовжки 452 п.н.

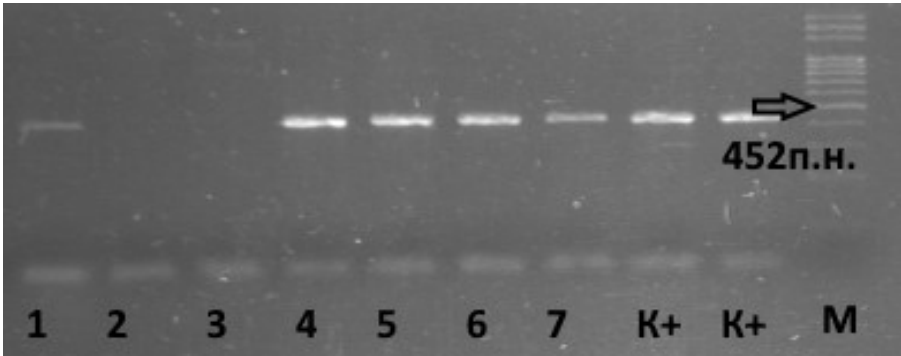


Рис. 3.3 Електрофореграма продуктів ампліфікації зразків картоплі приватної колекції за молекулярним маркером *57R*: 1 – Мирослава(+), 2 – Містерія(-), 3 – Втіха(-), 4 – Вакула(+), 5 – Аризона(+), 6 – Бельмонда(+), 7 – Житниця(+), K+ – Жуковський ранній; M – маркер довжин DNA ladder 100.

У таблиці 3.4 наведено результати аналізу сортів картоплі з приватної колекції за молекулярним маркером *57R*.

Таблиця 3.4

Результати аналізу приватної колекції сортів картоплі за молекулярним маркером *57R* (Робота виконувалась в 2023 р.)

№п/п	Назва сорту	Країна походження	Наявність маркера <i>57R</i>
1.	Баклажан	білорусь	+
2.	Аляска	рф	-
3.	Христофоро	Нідерланди	+
4.	Каразон	Нідерланди	+
5.	Отолія	Німеччина	+
6.	Катрина	Нідерланди	+
7.	Меланія	Україна	+
8.	Фотинія	Україна	+
9.	Еней	Україна	+
10.	Чемпіон	Україна	+

11.	Аль Ред	США	+
12.	Господарочка	Україна	+
13.	Мирослава	Україна	+
14.	Містерія	Україна	-
15.	Втіха	Україна	-
16.	Вакула	рф	+
17.	Аризона	Нідерланди	+
18.	Бельмонда	Німеччина	+
19.	Житниця	Україна	+
20.	Віталіна	Україна	+

*Примітка**: + присутність гена стійкості; – відсутність;

Вибірка включала в себе 20 сортів картоплі з 6 країн (10 сортів української та 10 сортів іноземної селекції). Визначено, що серед них 17 мали маркер гена стійкості *H1*. Отже, частота трапляння носіїв маркера гена стійкості в даній вибірці становила 85%. У даній вибірці 8 сортів українського походження та 9 сортів іноземного походження мали ген інтересу.

Сорти з ідентифікованими маркерами гена стійкості можуть використовуватись як вихідний матеріал для селекції сортів картоплі на стійкість до ЗКЦН.

Узагальнення (сума) результатів нашого дослідження за молекулярними маркерами гена *H1* наведено в таблиці 3.5.

Таблиця 3.5

Зведені результати ПЛР аналізу сортів картоплі української і закордонної селекції різного походження за наявністю гена *H1*

Ген <i>H1</i>	Лінії українського походження	Сорти українського походження	Сорти закордонного походження
Маркер гена присутній	67	48	38
Маркер відсутній	3	8	6

Загальна частота трапляння маркера гена в українському селекційному матеріалі становила 95,7%, але після порівняння з результатами біотесту уточнили дані за стійкістю – 85,7% визначено як стійкі при оцінці двома методами. В свою чергу було досліджено 100 сортів картоплі різного походження, з яких 86 сортів мали відповідний маркерний амплікон. Частота трапляння маркера гена *HI* у вибірці українських сортів – 86% (ген *HI* мали 48 сортів). Частота трапляння маркера гена *HI* у вибірці закордонних сортів – 84% (ген *HI* мали 37 сортів).

Частота трапляння маркера *HI* у вибірках українських та закордонних сортів істотно не відрізняється ($\chi^2 = 0,01$, $p > 0.05$ ($P=0,92$)) (таблиця 3.5).

Частота трапляння маркера *HI* у вибірках українських сортів та селекційних ліній також істотно не відрізняється ($P=0,06$, за тестом точної імовірності Фішера) (таблиця 3.5).

Отже, статистичний аналіз даних показав, що проаналізовані нами вибірки сортів картоплі української селекції, закордонної селекції та вибірки зразків селекційних ліній суттєво не відрізнялися за частотою трапляння маркерного амплікона гена стійкості *HI*.

Висновки:

1. Встановлено наявність маркера гена стійкості до ЗКЦН *HI* у 67 (95,7%) селекційних ліній картоплі.
2. Серед досліджених нами 56 сортів українського походження маркер гена стійкості до ЗКЦН *HI* визначили у 48 сортів картоплі, що склало 86%. Серед досліджених нами 44 сортів картоплі іноземного походження ми визначили маркер гена стійкості *HI* до ЗКЦН у 38 сортів, що склало 84%.
3. Показано, що частоти носіїв гена стійкості *HI* істотно не відрізняються в досліджених вибірках українських, закордонних сортів та селекційних ліній.

4. При порівнянні даних ПЛР аналізу на маркер гена *HL* та біотесту виявлено збіг у 60 з 70 ліній, що склало 85,7%.

Публікації за темою підрозділу

1. **Кириченко, С.О.,** Созінова, О.І., Бондар Т.І., Созінов І.О., Козуб Н.О., Борзих О.І. (2022). Дослідження українських сортозразків картоплі з використанням ДНК-маркера гена стійкості *H1* проти золотистої цистоутворюючої нематоди. *Фітосанітарна безпека*, 68, 114-125. <https://doi.org/10.36495/1606-9773.2022.68.114-125>

(Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, аналіз отриманих результатів, підготовка статті до друку)

2. **Кириченко С.О.,** Созінова О.І., Бондар Т.І., Созінов І.О., Козуб Н.О., Борзих О.І. (2022). Визначення наявності генів стійкості *H1* та *Ry_{chc}* серед зразків картоплі української селекції *Селекція, генетика та біотехнологія сільськогосподарських рослин: досягнення, інновації та перспективи*. (с. 94-95). СГІ – НЦНС. https://sgi.in.ua/data/documents/vidannya-institutu/materiali-konferencii/materiali_konferencii_6.pdf

(Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, аналіз отриманих результатів, підготовка тез до друку)

3. **Кириченко С.О.,** Созінова О.І., Бондар Т.І., Кучерявий І.І., Созінов І.О., Козуб Н.О., Борзих О.І. (2022). Визначення наявності гена стійкості *H1* серед українського селекційного матеріалу картоплі. У О.І. Борзих та ін. (Ред). *Захист рослин: наукові здобутки та перспективи досліджень: матеріали Міжнародної науково-практичної конференції, присвяченої 75-річчю заснування Інституту захисту рослин НААН, 150-річчю від дня народження Поспєлова Володимира Петровича, 100-річчю від дня народження Арєшнікова Бориса Андрійовича, 90-річчю від дня народження Доліна Володимира Гдаліча*. (с. 107-108). К: ІЗР НААН. https://ipp.gov.ua/wp-content/uploads/tezi_konferentsiya-do-75-richchya-izr_07_06_2022.pdf

(Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, аналіз отриманих результатів, підготовка тез до друку)

3.2. Оцінка селекційного матеріалу та сортів картоплі за молекулярними маркерами генів стійкості до PVY

Аналізували вибірки селекційних ліній картоплі Поліської дослідної станції імені О. М. Засухіна Інституту картоплярства НААН України та сортів української та закордонної селекції з колекції Устимівської дослідної станції рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України. Колекцію сортів аналізували на присутність трьох генів екстремальної стійкості *Ry_{sto}*, *Ry_{adg}*, *Ry_{chc}* до PVY.

Для аналізу наявності гена *Ry_{chc}* у сортів різного походження та селекційних ліній використовували два молекулярних маркери: прямий молекулярний маркер *RY1648F24/R22*, розроблений в 2023 році (Asano & Endelman, 2023), для аналізу сортів, та непрямий молекулярний маркер *Ry186* (Mori et al., 2011) для аналізу ліній. При ПЛР з маркером *Ry186* при наявності гена стійкості *Ry_{chc}* ампліфікується фрагмент завдовжки 587 п.н. Приклад результатів аналізу сортів картоплі за молекулярним маркером *Ry186* наведено на рисунку 3.4.

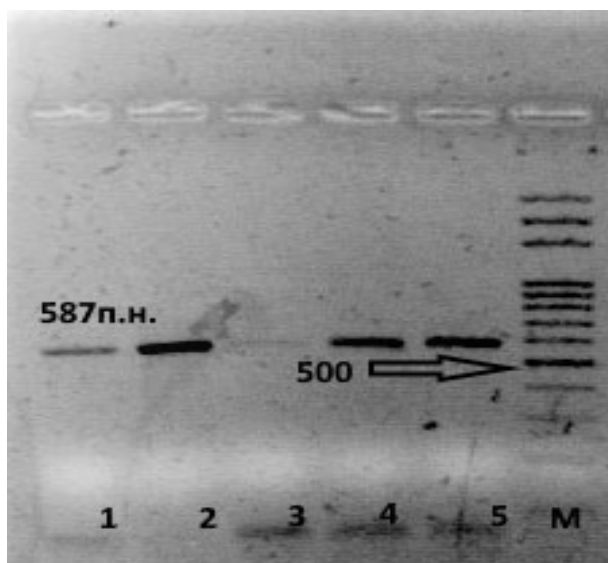


Рис. 3.4 Електрофореграма ліній картоплі Поліської дослідної станції імені О. М. Засухіна Інституту картоплярства НААН України за молекулярним

маркером *Ry186*: 1 – (59)13.51-13/14.36-13(+), 2 – (60)10.36-10/14.4-3(+), 3 – (61)Батя/Беллароза (-), 4 – (62)13.18/1/Ф.11.12-8(+), 5 – (63)Ф.11.12-8/Бажана(+). М – маркер довжин DNA ladder 100. (прим*: в дужках наводяться відповідні номери в таблиці 3.6).

Вибірki сортів картоплі також досліджувались на наявність гена стійкості *Ry_{chc}* за допомогою прямого молекулярного маркера *RY1648F24/R22*. Оскільки ми працювали з даним маркером гена вперше, було проведено ПЛР аналіз з цим маркером селекційних ліній картоплі, раніше проаналізованих з маркером *Ry-186*. При ПЛР з даним маркером при наявності гена стійкості *Ry_{chc}* ампліфікується фрагмент 594 п.н. Приклад результатів електрофорезу за маркером *RY1648F24/R22* показано на рисунку 3.5.

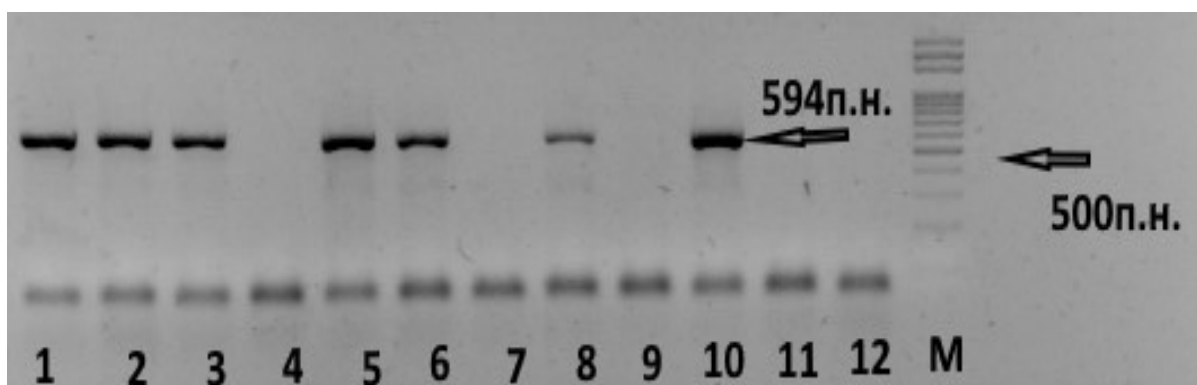


Рис. 3.5 Приклад електрофореграми селекційних ліній картоплі Поліської дослідної станції імені О. М. Засухіна Інституту картоплярства НААН України за допомогою молекулярного маркера *RY1648F24/R22*. 1 – П.18.75/848(+), 2 – П.18.75/23(+), 3 – П.18.78/1(+), 4 – П.18.87/2(-), 5 – Г.08.194/33(+), 6 – Г.08.197/48(+), 7 – Г.10.3/11(-), 8 – Г.10.6/7(+), 9 – П.17.1/13(-), 10 – П.16.2-9(+), 11 – П.17.2/5(-), 12 – П.17.3-1(-), М – маркер довжин DNA ladder 100. (прим*: в дужках наводяться відповідні номери в таблиці 3.6).

Результати аналізу зразків селекційних ліній картоплі за молекулярними маркерами генів *Ry_{chc}* та *Ry_{adg}* наведено в табл. 3.6. Протокол проведення ПЛР наведено в підрозділі 2.5.

Таблиця 3.6

Результати аналізу ліній картоплі Поліської дослідної станції імені О. М. Засухіна Інституту картоплярства НААН України за молекулярними маркерами генів *Ry_{chc}* *Ry_{adg}*. (Робота виконувалась в 2022-2023 роках)

№	№ каталогу	Селекційний номер	Походження ліній	<i>Ry 186</i>	<i>RYSC3</i>
1	1	П.17.1-4	10.11-5/Аладін	+	-
2	3	П.19.5/18	Ф.09.209-3/10.9-3	+	-
3	4	П.17.8-2	14.36-10/14.4-3	+	-
4	8	П.17.8-45	14.36-10/14.4-3	+	-
5	11	П.17.9-5	14.13/1/12.21/2	+	-
6	13	П.19.9/7	09.26/2/Альянс	+	-
7	14	П.19.9/17	09.26/2/Альянс	+	-
8	15	П.17.12-3	13.18/1/Ф.11.12-8	+	-
9	16	П.17.13/12	13.18/1/Ф.11.12-8	+	-
10	17	П.17.14-4	12.13-14/Ф.11.12-8	+	-
11	18	П.17.14-10	12.13-14/Ф.11.12-8	+	-
12	20	П.19.15/19	Радомисль/Світлана	+	-
13	21	П.18.17/4	13.6-4/15.4/40	-	-
14	22	П.17.8-3	Ф.11.8-8/Бажанна	+	-
15	24	П.17.19-2	13.54-2/Взірець	-	-
16	25	П.17.19/5	13.54-2/Взірець	+	-
17	29	П.17.19-26	13.54-2/Взірець	+	-
18	31	П.17.20-13	Палац/Взірець	+	-
19	32	П.17.20-30	Палац/Взірець	+	-
20	33	П.19.22/2	12.14-8/13.56-2	+	-
21	34	П.19.22/36	12.14-8/13.56-2	+	-
22	39	П.17.27-3	13.17-1/Взірець	+	-
23	40	П.17.28-6	Лілея/Взірець	+	-
24	42	П.17.29-3	Вектар/Взірець	+	-
25	43	П.17.29-5	Вектар/Взірець	+	-
26	44	П.17.29-7	Вектар/Взірець	+	-
27	45	П.19.29/6	13.42/3/Сонцедар	+	-
28	49	П.17.33-3	Лель/Взірець	+	-

№	№ каталогу	Селекційний номер	Походження ліній	<i>Ry 186</i>	<i>RYSC3</i>
29	50	П.18.33/1	15.13-20/Адрета	-	-
30	51	П.18.33/7	15.13-20/Адрета	-	-
31	52	П.17.36-8	Батя/Взірець	+	+
32	54	П.18.36/1	Маніфест/15.67-3	-	-
33	55	П.17.38-1	Вектар/Радомисль	+	-
34	59	П.17.38-11	Вектар/Радомисль	+	-
35	63	П.17.38-33	Вектар/Радомисль	+	-
36	68	П.17.40-1	Янка/Вигода	+	-
37	71	П.18.45/7	12.35-1/10.10/35	+	-
38	72	П.17.51-2	00.31/26/Сантарка	+	-
39	73	П.18.51/3	Н.08.197/105/Ред Конік	+	-
40	75	П.18.55/15	Радомисль/Беллароза	+	-
41	76	П.18.56/7	Поран/Радинка	-	-
42	78	П.18.61/7	Взірець/Талачинський	-	-
43	79	П.18.65/8	Н.09236.с/1/Маг	-	-
44	82	П.18.69/2	Н.08.173/9/Фальварк	-	-
45	84	П.18.74/1	15.23/1/Слаута	-	-
46	85	П.18.75/8	Чарунка/Альянс	+	-
47	87	П.18.75/23	Чарунка/Альянс	-	-
48	89	П.18.78/1	Летана/Фальварок	+	-
49	91	П.18.87/2	F1Б.9-10-11	+	-
50	96	Г.08.194/33	89.715с88/Тирас	-	-
51	101	Г.08.197/48	91.285с5/Сантарка	+	-
52	103	Г.10.3/11	87.791с4/Тирас	+	+
53	104	Г.10.6/7	89.715с88/Тирас	+	-
54	115	П.17.1/13	10.11-5/Аладін	+	-
55	117	П.16.2-9	10.42/7/Н.07.162-1	-	-
56	119	П.17.2/5	13.45-3/Аладін	-	+
57	120	П.17.3-1	Поран/Аладін	+	-
58	122	П.17.4/22	13.41-6/Аладін	+	-
59	123	П.17.5-1	13.51-13/14.36-13	+	+
60	124	П.17.8/18	10.36-10/14.4-3	+	-
61	126	ВМ.12.9-8	Батя/Беллароза	-	+
62	127	П.17.12/16	13.18/1/Ф.11.12-8	+	-
63	128	П.17.13/7	Ф.11.12-8/Бажана	+	-
64	129	П.16.16-9	12.2-3/12/19-15	+	-
65	132	П.17.18/9	Ф.11.8-8/Бажана	-	-
66	134	П.17.18/13	Ф.11.8-8/Бажана	-	-
67	135	П.17.19/1	13.54-2/Взірець	+	-
68	141	П.16.20-4	09.26/2/08.102/4	+	-

№	№ каталогу	Селекційний номер	Походження ліній	Ry 186	RYSC3
69	142	П.16.21-8	09.26/2/09.62/1	+	+
70	143	П.17.21/36	12.48-22/Сонцедар	+	+
71	*	Г.10.9/8	Н.89.721с81 / Тирас	-	-
72	*	П.19.1/4	Ф.09.209-3 / П.14.3/12	-	-
73	*	П.18.4/1	П.13.41-4 / П.14.8/14	+	+
74	*	П.19.4/10	Ф.09.209-3 / ПН.09.8-14	-	-
75	*	П.19.5/14	Ф.09.209-3 / П.10.9-3	-	-
76	*	П.19.10/1	П.09.26/2 / Вигода	-	-
77	*	П.19.11/6	П.09.26/2 / Партнер	-	+
78	*	П.19.12/10	Світана / Межирічка	-	-
79	*	П.19.13/11	Вигода / Світана	+	-
80	*	П.19.15/16	Радомисль / Світана	+	-
81	*	П.19.18/5	П.10.10/35 / Світана	-	-
82	*	П.17.19-23	П.13.54-2 / Взірець	+	-
83	*	П.19.19/3	ВМ.193/59 / Світана	-	-
84	*	П.19.26/15	П.10.10/35 / Альянс	+	-
85	*	П.19.27/5	ВМ.12.24-15 / П.10.10/35	+	-
86	*	П.18.29-1	П.16.53/6 / П.15.23-12	+	-
87	*	П.19.30/5	Межирічка / Сонцедар	+	-
88	*	П.19.33/2	Світана /Роставиця	+	-
89	*	П.19.33/5	Світана /Роставиця	+	-
90	*	П.19.35/31	Світана /Роставиця	+	-
91	*	П.19.38/1	Предслава / П.10.9-3	-	-
92	*	П.19.39/1	П.14.43-9 / П.15.55/14	-	-
93	*	П.18.42-10	Левада / Бажана	+	+
94	*	П.19.53/4	невідома	-	-
95	*	З.19.54/4	Межирічка / Дорогинь	+	-
96	*	П.19.65/1	П.10.20/22 / Н.07.162-1	+	-
97	*	П.19.69/3	10.34/4 / Поліська ювіл.	+	+
98	*	П.19.70/12	10.34/4 / Поліська ювіл.	-	-
99	*	П.19.74/2	П.15.23/1 / Слаута	-	-
100	*	П.18.75-5	Чарунка / Альянс	-	-
101	*	П.19.80/2	Н.09.4.г 72 / Маг	-	-
102		Г.13.55/22	05.11с108/ Bellarossa	-	-

№	№ каталогу	Селекційний номер	Походження ліній	<i>Ry 186</i>	<i>RYSC3</i>
103	*	Г.12.37/70	04.20с93 / Bellarossa	-	-
104	*	П.19.1-19	Ф.09.209-3 / 14.3-2	-	-
105	*	П.19.42-16	12.4-3 / ВМ 8-22	-	-
106	*	П.20.47/8	Предслава / Вигода	+	+
107	*	П.20.9/33	Фанатка / 09.26/2	+	+
108	*	Г.12.10/1	04.21с31 / Сантарка	+	-
109	*	П.19.11-2	09.26/2 / Партнер	+	+
110	*	П.20.14-1	15.43-7 / 09.26/2	+	+

Примітка*: + присутність гена стійкості; – відсутність.*- каталожний номер не використовувався.

На наявність маркера генів *Ry_{adg}* та *Ry_{chc}* було проаналізовано 110 селекційних ліній картоплі Поліської дослідної станції імені О. М. Засухіна Інституту картоплярства НААН України. Ген *Ry_{adg}* виявлено у 16 селекційних лініях картоплі. Частота трапляння маркерного фрагмента склала 14,5%. Ген *Ry_{chc}* визначено у 73 зразках селекційних ліній картоплі. Частота трапляння маркерного фрагмента склала 66,4%.

Лінії картоплі Батя/Взірець, 87.791с4/Тирас, 13.51-13/14.36-13, 09.26/2/09.62/1, 12.48-22/Сонцедар, П.13.41-4 / П.14.8/14 Левада / Бажана 10.34/4 / Поліська ювіл., Предслава / Вигода, Фанатка / 09.26/2, 09.26/2 / Партнер, 15.43-7 / 09.26/2 мали поєднання молекулярних маркерів генів *Ry_{chc}* та *Ry_{adg}*.

Для аналізу гена *Ry_{sto}* у колекції сортів нами було використано молекулярний маркер *YES3-A*, розроблений в 2008 році (Song & Schwarzscher, 2008). Результат електрофорезу продуктів ПЛР за цим маркером показано на рисунках 3.6, 3.7. де ампліфікувався фрагмент завдовжки 341 п.н. у разі присутності гена. Порівняно з методикою, наведеною в публікації (Song & Schwarzscher, 2008), ми підвищили температуру відпалів у обох циклах на 1-3 оС для збільшення специфічності реакції.

На рисунках 3.6, 3.7 зображено результати ПЛР аналізу за маркером *YES3-A*.

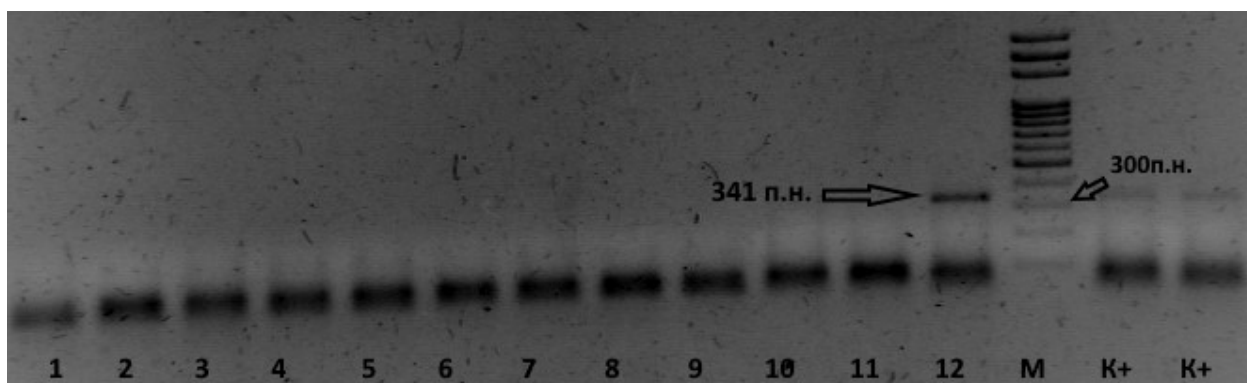


Рис. 3.6 Електрофореграма зразків картоплі Устимівської дослідної станції рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України, за молекулярним маркером *YES3-A*: 1 – Toskana(-), 2 – Bonus(-), 3 – Kuroda(-), 4 – Мирослава(-), 5 – Panda(-), 6 – Левада(-), 7 – Romanze(-), 8 – Verdi(-), 9 – Laperla(-), 10 – Queen Anna(-), 11 – Raja(-), 12 – Owacja(+); M – DNA ladder 100, K+ - Ресурс;

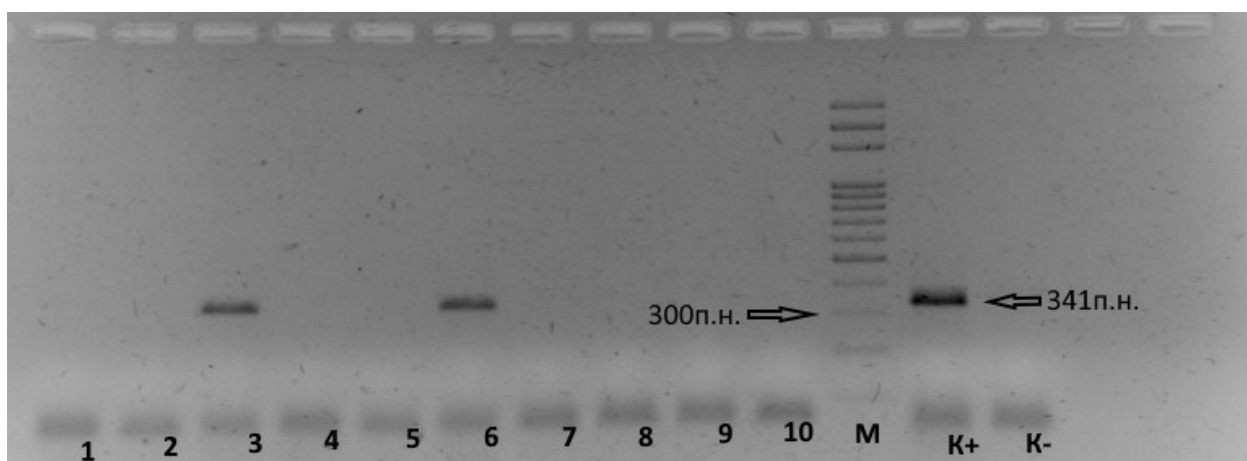


Рис. 3.7 Електрофореграма зразків картоплі Устимівської дослідної станції рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України, за молекулярним маркером *YES3-A*. 1(43) – Дзвін(-), 2(44) – Радич(-), 3(45) – Скарбниця(+), 4(46) – Голубизна(-), 5(47) – Norchief(-), 6(48) – Ресурс(+), 7(49) – Молодіжна(-), 8(50) – Іванківська рання(-), 9(51) – Зарево(-), 10(52) – Чернігівська рання(-), M – DNA ladder 100. K(+) – Ресурс, K(-) –

Жуковський ранній. (прим*: в дужках наводяться відповідні номери табличні номери в таблиці 3.7).

У таблиці 3.7 викладено результати ПЛР аналізу сортів картоплі Устимівської дослідної станції рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України за геном стійкості *Ry_{sto}*. Протокол проведення ПЛР наведено в підрозділі 2.5.

Таблиця 3.7

**Результати аналізу вибірки сортів картоплі з колекції
Устимівської дослідної станції рослинництва Інституту рослинництва
ім. В.Я. Юр'єва НААН України за молекулярними маркерами генів
Ry_{sto} (Робота виконувалась в 2024 р.)**

№	Сорт	Походження	Наявність гена <i>Ry_{sto}</i>
1.	Toskana	Німеччина	-
2.	Bonus	Німеччина	-
3.	Kuroda	Нідерланди	-
4.	Мирослава	Україна	-
5.	Panda	Німеччина	-
6.	Левада	Україна	-
7.	Romanze	Німеччина	-
8.	Verdi	Німеччина	-
9.	Laperla	Нідерланди	-
10.	Queen Anna	Німеччина	-
11.	Raja	Нідерланди	-
12.	Owacja	Польща	+
13.	Слов'янка	Україна	-
14.	Червона рута	Україна	+
15.	Solara	Німеччина	-
16.	Roxana	Німеччина	-
17.	Завія	Україна	+
18.	Granada	Німеччина	-
19.	Alladin	Нідерланди	-
20.	Colomba	Нідерланди	-
21.	Предслава	Україна	-

№	Сорт	Походження	Наявність гена Ry_{sto}
22.	Natasha	Німеччина	-
23.	Гурман	Україна	+
24.	Місцева з Татарстану	Татарстан(регіон)	-
25.	Західний	Україна	+
26.	Случ	Україна	-
27.	Лелека	Україна	-
28.	Ластівка	Україна	-
29.	Дубрава	Білорусь	-
30.	Луговська	Україна	-
31.	Промінь	Україна	-
32.	Поляна	Україна	-
33.	Явір	Україна	+
34.	Поліське джерело	Україна	-
35.	Фантазія	Україна	-
36.	Пекуровська	Україна	-
37.	Чернігівська 98	Україна	-
38.	Повінь	Україна	+
39.	Забава	Україна	-
40.	Вернісаж	Україна	+
41.	Білявка	Україна	-
42.	Дніпрянка	Україна	-
43.	Дзвін	Україна	-
44.	Радич	Україна	-
45.	Скарбниця	Україна	+
46.	Голубизна	рф	-
47.	Norchief	США	-
48.	Ресурс	Україна	+
49.	Молодіжна	Україна	-
50.	Іванківська рання	Україна	-
51.	Зарево	Україна	-
52.	Чернігівська рання	Україна	-
53.	Оберіг	Україна	-
54.	Авангард	Україна	-
55.	Загадка	Україна	-
56.	Либідь	Україна	-
57.	Пост 86	Україна	-
58.	Древлянка	Україна	-
59.	Віра	Україна	-
60.	Karlana	Німеччина	-

№	Сорт	Походження	Наявність гена <i>Ry_{sto}</i>
61.	Latona	Нідерланди	-
62.	Фактор	Україна	-
63.	Anosta	Нідерланди	-
64.	Asterix	Нідерланди	-
65.	Божедар	Україна	-
66.	Гарт	Україна	-
67.	Зов	Україна	-
68.	Кобза	Україна	-
69.	Kirsti	Великобританія	-
70.	Косень 95	Україна	-
71.	Краса	Чеська Республіка	-
72.	Мрія	Україна	-
73.	Незабудка	Україна	-
74.	Оксамит	Україна	-
75.	Посвіт	Україна	-
76.	Provento	Нідерланди	-
77.	Пролісок	Україна	-
78.	Седнівська рання	Україна	-
79.	Серпанок	Україна	+
80.	Symphonyja	Нідерланди	-
81.	Сорокаденка біла	Україна	-
82.	Karin	Чеська Республіка	-
83.	Ledi Rosetta	Нідерланди	-
84.	Miranda	Німеччина	-

*Примітка**: + присутність молекулярного маркера гена стійкості; – відсутність.

Серед 84 проаналізованих сортів картоплі за молекулярним маркером *YES3-A* було виявлено 11 зразків (13%), які мали маркерний амплікон 341 п.н., що вказував на наявність гена стійкості. Ген *Ry_{sto}* виявлено у сортів: Овася, Червона рута, Завія, Гурман, Західний, Явір, Повінь, Вернісаж, Скарбниця, Ресурс, Серпанок.

На рисунку 3.8 показано електрофорограму продуктів ПЛР аналізу деяких сортів картоплі колекції Устимівської дослідної станції

рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України за молекулярним маркером *RY1648F24/R22* гену *Ry_{chc}*.

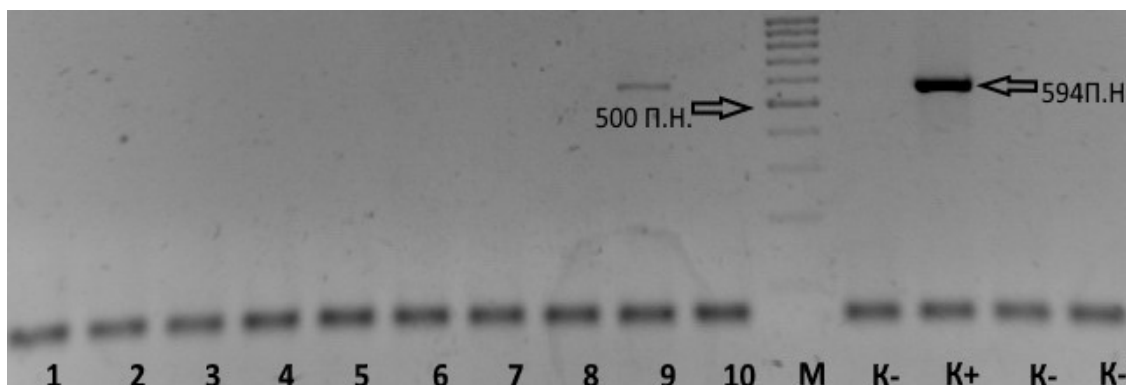


Рис. 3.8 Електрофореграма зразків картоплі, Устимівської дослідної станції рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України, за молекулярним маркером *RY1648F24/R22* 1(123) – Глазурна(-), 2(124) – Рання Роза (-), 3(125) – Barbara(-), 4(126) – Косень(-), 5(127) – Lady Cleire(-), 6(128) – Bitta, 7(129) – Agria(-), 8(130) – Дубравка(-), 9(131) – Західний(+), 10(132) – Пишна(-), М – DNA ladder 100, К+ – П.17.12/16, К- – П.16.20-4; (прим*: в дужках наводяться відповідні номери з таблиці 3.8).

Через те, що молекулярний маркер *RY1648F24/R22* використовувався вперше нами було підібрано та оптимізовано умови ПЛР, Зокрема, було підвищено температуру відпалу до 64°C.

Для виявлення гена *Ry_{adg}* у сортів різного походження та лінії картоплі нами було використано молекулярний маркер *RYSC3*, розроблений Kasai et al. (2000). Приклад електрофореграми частини зразків за маркером *RYSC3* показано на рисунку 3.9. При наявності гена стійкості *Ry_{adg}* ампліфікується фрагмент завдовжки 321 п.н.

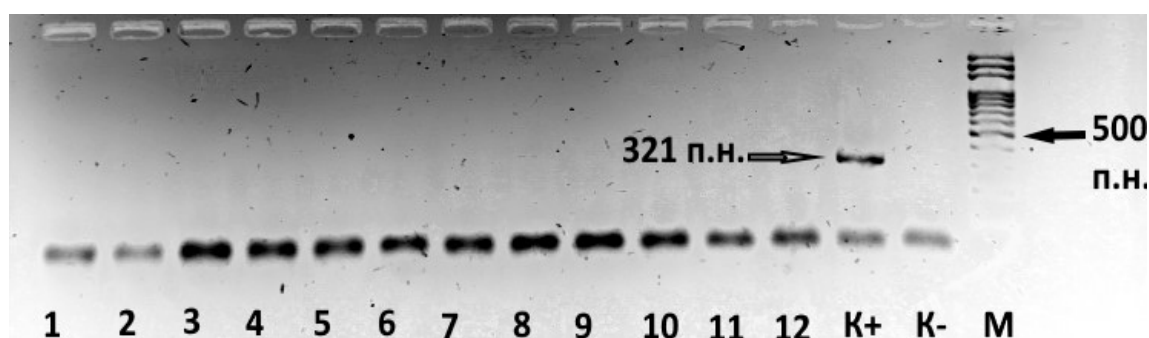


Рис. 3.9 Електрофореграма зразків картоплі Устимівської дослідної станції рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України, за молекулярним маркером *RYCS3* 1(94) – Toskana(-), 2(95) – Bonus(-), 3(96) – Kuroda(-), 4(97) – Мирослава(-), 5(98) – Panda(-), 6(99) – Левада(-), 7(100) – Romanze(-), 8(101) – Verdi(-), 9(102) – Laperla(-), 10(103) – Queen Anna(-), 11(22) – Raja(-), 12(104) – Owacja(-). Ківі – (K+), Жуковський ранній – (K-). (прим*: в дужках наводяться відповідні номери з таблиці 3.8).

Результати аналізу сортів за молекулярними маркерами генів *Ry_{chc}* та *Ry_{adg}*, наведено в таблиці 3.8. Протокол проведення ПЛР наведено в підрозділі 2.5.

Таблиця 3.8

Результати аналізу сортів картоплі з колекції Устимівської дослідної станції рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України за маркерами генів *Ry_{chc}* та *Ry_{adg}* (Робота виконувалась в 2023-2025 р.)

Порядковий номер	Сорт	Країна походження	Маркер/ген <i>RY1648F24/R22/</i> (<i>Ry_{chc}</i>)	Маркер/ген <i>RYSC3</i> (<i>Ry_{adg}</i>)
1	Solera	Німеччина	-	-
2	Karlana	Німеччина	-	-
3	Latona	Нідерланди	-	-
4	Фактор	Україна	-	-
5	Anosta	Нідерланди	-	-
6	Asterix	Нідерланди	-	-
7	Божедар	Україна	-	-

Порядковий номер	Сорт	Країна походження	Маркер/ген <i>RY1648F24/R22/</i> (<i>Ry_{chc}</i>)	Маркер/ген <i>RYSC3</i> (<i>Ry_{adg}</i>)
8	Гарт	Україна	-	-
9	Зов	Україна	-	-
10	Кобза	Україна	-	-
11	Kirsti	Велика Британія	-	-
12	Косень 95	Україна	-	-
13	Краса	Чеська Республіка	-	-
14	Молодіжна	Україна	-	-
15	Мрія	Україна	-	-
16	Незабудка	Україна	-	-
17	Оксамит	Україна	-	-
18	Посвіт	Україна	-	-
19	Provento	Нідерланди	-	-
20	Пролісок	Україна	-	-
21	Повінь	Україна	-	-
22	Raja	Нідерланди	-	-
23	Седнівська рання	Україна	-	-
24	Серпанок	Україна	-	-
25	Symphonyja	Нідерланди	-	-
26	Сорокаденка біла	Україна	-	-
27	Чернігівська рання	Україна	-	-
28	Karin	Чеська Республіка	-	-
29	Ledi Rosetta	Нідерланди	-	-
30	Miranda	Німеччина	-	-
31	Palma	Німеччина	-	-
32	Madeleine	Нідерланди	-	-
33	Берегиня	Україна	-	-
34	Трайпл	Німеччина	-	-
35	Доброчин	Україна	-	-
36	Мавка	Україна	-	-
37	Малич	Україна	-	-
38	Maris Bard	Велика Британія	-	-
39	Обрій	Україна	-	+
40	Поляна	Україна	-	-

Порядковий номер	Сорт	Країна походження	Маркер/ген <i>RY1648F24/R22/</i> (<i>Ry_{chc}</i>)	Маркер/ген <i>RYSC3</i> (<i>Ry_{adg}</i>)
41	Радич	Україна	-	-
42	Satina	Німеччина	-	-
43	Timate	Нідерланди	-	-
44	Луговська	Україна	-	-
45	Hermes	Велика Британія	-	-
46	Kondor	Нідерланди	-	-
47	Фантазія	Україна	-	-
48	Marfona	Нідерланди	-	-
49	Obelix	Нідерланди	-	-
50	Sante	Нідерланди	-	+
51	Горлиця	Україна	-	-
52	Дзвін	Україна	-	-
53	Лелека	Україна	-	-
54	Либідь	Україна	-	-
55	Поліська -96	Україна	-	-
56	Свалявська	Україна	-	-
57	Українська рожева	Україна	-	-
58	Явір	Україна	-	-
59	Зарево	Україна	-	-
60	Desiree	Велика Британія	-	-
61	Minierva	Нідерланди	-	-
62	Воловецька	Україна	-	-
63	Іванківська рання	Україна	+	-
64	Ікар	Україна	+	-
65	Fabula	Нідерланди	-	-
66	Рохана	Німеччина	-	-
67	Білявка	Україна	+	-
68	Красень	Україна	+	-
69	Немішаєвська 100	Україна	-	-
70	Зоряна	Україна	+	-
71	Звіздаль	Україна	-	-
72	Лілея	Україна	-	-
73	Альянс	Україна	+	-
74	Ракурс	Україна	+	-
75	Тирас	Україна	-	-

Порядковий номер	Сорт	Країна походження	Маркер/ген <i>RY1648F24/R22/</i> (<i>Ry_{chc}</i>)	Маркер/ген <i>RYSC3</i> (<i>Ry_{adg}</i>)
76	Поран	Україна	-	-
77	Завія	Україна	-	-
78	Ласунак	білорусь	+	-
79	Радомисль	Україна	+	-
80	Фотинія	Україна	+	-
81	Роставиця	Україна	-	-
82	Labella	Нідерланди	-	-
83	Гірська	Україна	-	-
84	Folva	Данія	-	-
85	Valor	Велика Британія	-	*
86	Родинна	Україна	-	*
87	Granada	Німеччина	-	*
88	Connect	Нідерланди	-	*
89	Mozart	Нідерланди	-	*
90	Нагорода	Україна	-	*
91	Струмок	Україна	+	-
92	Tajfun	Польща	-	-
93	Sylvana	Нідерланди	-	-
94	Toskana	Німеччина	-	-
95	Bonus	Німеччина	-	-
96	Kuroda	Нідерланди	-	-
97	Мирослава	Україна	-	-
98	Panda	Німеччина	-	-
99	Левада	Україна	-	-
100	Romanze	Німеччина	-	-
101	Verdi	Німеччина	-	-
102	Laperla	Нідерланди	-	-
103	Queen Anna	Німеччина	-	-
104	Owacja	Польща	-	-
105	Слов 'янка	Україна	-	-
106	Червона рута	Україна	+	-
107	Solara	Німеччина	-	-
108	Alladin	Нідерланди	-	-
109	Colomba	Нідерланди	-	*
110	Предслава	Україна	-	-
111	Natasha	Німеччина	-	-
112	Гурман	Україна	-	-
113	Місцева з Татарстану	Татарстан	-	-

Порядковий номер	Сорт	Країна походження	Маркер/ген <i>RY1648F24/R22/</i> (<i>Ry_{chc}</i>)	Маркер/ген <i>RYSC3</i> (<i>Ry_{adg}</i>)
114	Rosamunda	Швеція	+	-
115	Banana	Ірландія	-	-
116	Aralia	Польща	-	-
117	Excellent	Нідерланди	-	-
118	Гірсько-Карпатська	Україна	+	-
119	Дорогинь	Україна	-	-
120	Apache	Велика Британія	+	-
121	Вересівка	Україна	-	-
122	Evolution	Нідерланди	-	-
123	Глазурна	Україна	-	-
124	Рання Роза	Україна	-	-
125	Barbara	Німеччина	-	-
126	Косень	Україна	-	-
127	Lady Cleire	Нідерланди	-	-
128	Bitta	Німеччина	-	-
129	Agria	Німеччина	-	-
130	Дубравка	Україна	-	-
131	Західний	Україна	+	-
132	Пишна	Україна	-	-
133	Зразок з Америки	США	-	-
134	Славутич	Україна	-	-
135	Ekzotyk	Нідерланди	-	-
136	Maritta	Нідерланди	-	-
137	Дніпрянка	Україна	-	-
138	Дівоча	Україна	-	-
139	Aguila	Німеччина	-	-
140	Загадка	Україна	-	-
141	Забава	Україна	-	-
142	Ластівка	Україна	-	-
143	Косівщинська	Україна	-	-
144	Случ	Україна	-	-
145	Дубрава	білорусь	-	-
146	Промінь	Україна	-	-
147	Поліське джерело	Україна	-	-
148	Пекуровська	Україна	-	-

Порядковий номер	Сорт	Країна походження	Маркер/ген <i>RY1648F24/R22/</i> (<i>Ry_{chc}</i>)	Маркер/ген <i>RYSC3</i> (<i>Ry_{adg}</i>)
149	Чернігівська 98	Україна	+	-
150	Вернісаж	Україна	-	-
151	Скарбниця	Україна	-	-
152	Голубизна	рф	-	-
153	Norchief	США	-	-
154	Ресурс	Україна	-	+
155	Оберіг	Україна	-	-
156	Авангард	Україна	+	-
157	Пост 86	Україна	+	-
158	Древлянка	Україна	-	-
159	Віра	Україна	-	-
160	Галичанка	Україна	-	-
161	Cosmos	Нідерланди	-	-
162	Vineta	Німеччина	-	-
163	Ukama	Нідерланди	-	-
164	Jaerla	Нідерланди	-	-
165	Перлина	Україна	-	-
166	Багряна	Україна	-	-
167	Rosara	Німеччина	-	-
168	Ліщина	Україна	-	+
169	Goldika	Німеччина	-	-
170	Vitara	Німеччина	-	-

Примітка*: + присутність молекулярного маркера гена стійкості; – відсутність. * - виявлення гену не проводилась.

За маркером гена стійкості *Ry_{chc} RY1648F24/R22* серед 170 сортів картоплі з колекції Устимівської дослідної станції рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України виявлено 19 (11,2%) зразків, які мали маркерний амплікон гена стійкості. Це українські сорти, Іванківська рання, Ікар, Білявка, Красень, Зоряна, Альянс, Ракурс, Радомисль, Фотинія, Гірсько-Карпатська, Струмок, Червона рута, Західний, Чернігівська 98, Авангард, Пост86 та три сорти іноземного походження Ласунак (білорусь), Rosamunda (Швеція), Apache (Велика Британія).

За маркером *RYSC3* гена стійкості *Ry_{adg}* серед 163 сортів картоплі з колекції Устимівської дослідної станції рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України виявлено 4 носії гена стійкості (2,5%). Це сорти української селекції Ліщина, Обрій, Ресурс, та нідерландської – Sante.

Сорти Червона рута, Західний мали поєднання генів стійкості *Ry_{chc}* та *Ry_{sto}*, водночас сорт Ресурс мав поєднання *Ry_{sto}* та *Ry_{adg}*. Поєднань *Ry_{adg}* та *Ry_{chc}* нами не виявлено.

У статті (Тактаєв та ін., 2022) сорт Червона рута, Явір та Повінь було використано в якості батьківських форм для створення селекційного матеріалу, стійкого до вірусних хвороб. За результатами наших досліджень Повінь та Явір мали молекулярний маркер гена *Ry_{sto}*, а сорт Червона рута, як зазначено вище, поєднував у собі маркери генів стійкості *Ry_{sto}* та *Ry_{chc}*.

Узагальнення результатів аналізу сортів картоплі Устимівської дослідної станції рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України наведено в таблиці 3.9.

Таблиця 3.9

Узагальнені результати аналізу сортів картоплі на наявність генів стійкості до Y-вірусу картоплі

Вибірки зразків	Ген <i>Ry_{chc}</i>	<i>Ry_{adg}</i>	<i>Ry_{sto}</i>
Проаналізовано закордонних сортів	75	70	31
Знайдено маркерний амплікон	3	1	1
Відсоток трапляння	4%	1,4%	3,1%
Проаналізовано українських сортів	95	93	53

Знайдено маркерний амплікон	16	3	10
Відсоток трапляння	16,8%	3,2%	18,9%
Селекційні лінії українського походження	110	110	*
Знайдено маркерний амплікон	73	16	*
Відсоток трапляння	66,4%	14,5%	*

Примітка * – дослідження за геном Ry_{sto} не проводилось

Вибірка ліній картоплі мала статистично вищу частоту трапляння гена стійкості Ry_{adg} ніж вибірка українських сортів ($\chi^2=7,61$, $P=0,0068$, ($p < 0.05$). (різниця статистично значуща). Вибірки сортів українського та закордонного походження суттєво не відрізнялись за частотою ($P=0,63$, за критерієм точної імовірності Фішера) (таблиця 3.9).

Вибірка ліній статистично істотно відрізнялася частотою трапляння гена стійкості Ry_{chc} від вибірки українських сортів ($\chi^2=50,89$, $P < 0,0001$).

Вибірки сортів українського та закордонного походження суттєво відрізнялися за частотою трапляння маркера гена Ry_{chc} : ($\chi^2=6,96$, $P=0.0085$). (таблиця 3.9).

Вибірки сортів українського та закордонного походження суттєво відрізнялись за частотою трапляння маркера гену Ry_{sto} ($P=0,048$ за критерієм точної імовірності Фішера) (таблиця 3.9).

Отже, встановлено, що вибірка ліній картоплі українського походження, має вищу частоту трапляння молекулярних маркерів генів стійкості до PVY ніж вибірки сортів як українського так і закордонного походження.

Висновки:

1. Встановлено наявність маркера гена стійкості Ry_{chc} до Y-вірусу картоплі у 73 українських селекційних ліній (66,4%), 16 сортів українського

походження (16,8%) та 3 сортів закордонної селекції (4%). Загалом за вибіркою з 170 сортів картоплі визначено маркерний фрагмент у 11% (19 сортів). Вибірка ліній статистично істотно відрізнялась за частотою трапляння гена стійкості Ry_{chc} від вибірок сортів.

2. Показано наявність маркера гена стійкості Ry_{adg} до Y-вірусу картоплі у 16 українських селекційних ліній (14,5%), у 3 сортах української селекції (3,2%) та 1 сорту закордонної селекції (1,4%). Загалом за вибіркою з 163 сортів визначено маркерний фрагмент у 2,5%. Це сорти української селекції Ліщина, Обрій, Ресурс, та нідерландської – Sante.

3. Досліджені вибірки сортів картоплі суттєво не відрізнялись між собою за частотою трапляння Ry_{adg} , але вибірка селекційного матеріалу мала істотно вищу частоту трапляння гена інтересу.

4. Визначено наявність маркера гена стійкості Ry_{sto} до Y-вірусу картоплі у 10 сортів української селекції, що склало 18,87%. У сортів закордонної селекції маркер гена інтересу було виявлено у 1 сорту, що склало 3,2%. Загалом за вибіркою з 84 сортів маркер гена стійкості Ry_{sto} було виявлено у 11 сортів Овася, Червона рута, Завія, Гурман, Західний, Явір, Повінь, Вернісаж, Скарбниця, Ресурс, Серпанок – частота трапляння склала 13%.

5. Вибірки сортів українського та закордонного походження суттєво відрізнялись за частотою трапляння маркера гену Ry_{sto} .

6. Визначено, що серед дослідженої вибірки зразків картоплі сорти Червона рута і Західний мали поєднання генів стійкості Ry_{chc} та Ry_{sto} , а сорт Ресурс мав поєднання Ry_{sto} та Ry_{adg} .

Публікації написані за темою підрозділу

1. Hadzalo, Y. M., **Kyrychenko, S. O.**, Bondus, R. O., & Kozub, N. O. (2024). Molecular identification of extreme resistance genes to PVY among

breeding lines and potato varieties of Ukrainian origin. *Agricultural Science and Practice*, 11(1), 3-13. <https://doi.org/10.15407/agrisp11.01.003>.

(Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, аналіз отриманих результатів, підготовка статті до друку)

2. **Кириченко, С.**, Борзих, О., Бондус, Р., Созінов, І., Міщенко, Л., Козуб, Н. (2025). Молекулярна ідентифікація генів стійкості Ry_{adg} Ry_{chc} і Ry_{sto} до Y-вірусу картоплі у колекційних зразках картоплі. *Карантин і захист рослин*, 4, 3-7. <https://doi.org/10.36495/2312-0614.2025.4.3-7>.

(Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, аналіз отриманих результатів, підготовка статті до друку)

3. **Кириченко С.О.**, Козуб Н.О. (2023). Ідентифікація зразків картоплі за генами стійкості Ry_{chc} та Ry_{adg} проти вірусу у картоплі. *Карантин і захист рослин*, 2(273), 9-13. <https://doi.org/10.36495/2312-0614.2023.2.9-13>

(Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, аналіз отриманих результатів, підготовка статті до друку)

4. **Кириченко С.О.**, Созінова О.І., Кучерявий І.І., Созінов І.О., Козуб Н.О., Борзих О.І. (2022). Застосування молекулярних маркерів для ідентифікації зразків картоплі за генами стійкості до вірусу у картоплі. У О.І. Борзих та ін. (Ред). *Захист рослин: наукові здобутки та перспективи досліджень* (с. 108-109). ІЗР НААН. https://ipp.gov.ua/wp-content/uploads/tezi_konferentsiya-do-75-richchya-izr_07_06_2022.pdf

(Особистий внесок здобувача – проведення дослідів, аналіз даних, підготовка тез)

5. **Кириченко С.О.**, Созінова О.І., Созінов І.І., Козуб Н.О., Бондар Т.І., (2023). Ідентифікація у зразків картоплі вітчизняної селекції генів стійкості до вірусу Y за маркерами $RYo-186$ та $RYSC-3$. За ред Вожегова, Р., Заришняк, А., Ковальова І. та ін. *Селекція агрокультур в умовах змін клімату: напрями та пріоритети: збірник матеріалів II Міжнародної науково-практичної конференції* (с. 195-196). Одеса: Олді+, <https://icsanaas.com.ua/wp->

content/uploads/2023/04/%D0%97%D0%B1%D1%96%D1%80%D0%BD%D0%B8%D0%BA.pdf.(Особистий внесок здобувача – проведення дослідю, аналіз даних, підготовка тез)

6. **Kyrychenko, S.O.**, Kozyb, N.O., Bondar, T.I., Bondus, R.O. (2023). Identification of potato samples with the potato virus Y resistance genes *Ry_{chc}* and *Ry_{adg}*. *X International Conference "Bioresources and Viruses"*. (P. 72). Kyiv, Ukraine
https://www.researchgate.net/publication/374547394_ICBV_2023_Book_abstracts
 (Особистий внесок здобувача – проведення дослідю, аналіз даних, підготовка тез)

7. **Кириченко С.О.**, Козуб Н.О., Созінов І.О., Бондар Т.І., Бондус Р.О., Міщенко Л.Т. (2024). Скринінг сортів картоплі української і закордонної селекції на гени стійкості до вірусу у за допомогою молекулярних маркерів. Шуст О.А., Варченко О.М., Димань Т.М. та ін. (Ред). *Аграрна освіта і наука: досягнення та перспективи розвитку: матеріали V Міжнародної науково-практичної конференції*. Біла Церква: БНАУ. (с. 45-48).
https://science.btsau.edu.ua/sites/default/files/tezy/tezy_agrar_osvit_nauk_28.03.2024.pdf
 (Особистий внесок здобувача – проведення дослідю, аналіз даних, підготовка тез)

8. Bondus R., Mishchenko L., Furdyha M., Hordiienko V., Hordiienko O. **Kyrychenko S.** (2024). Use of potato genetic resources in Ukraine. 6 th *International scientific conference agrobiodiversity for improving the nutrition, health, Quality of People Life and Nature*. (p. 21).
<https://doi.org/10.15414/2024.9788055227702>
 (Особистий внесок здобувача – підготовка тез)

9. Bondus R., Mishchenko L., Shevchenko T., Furdyha M., Zakharchuk N., Hordiienko V., Hordiienko O., **Kyrychenko S.** (2024).

Formation and composition of a trait collection of potatoes by starch content and technological properties. *Material of the national scientific conference with international participation* (p. 370-374). Institute of crop science "Porumbeni". <https://cncps.maia.gov.md/wp-content/uploads/2024/09/Realizari-stiintifice-in-ameliorarea-porumbului-si-altor-culturi-cerealieri-3.pdf>

(Особистий внесок здобувача – підготовка тез)

10. **Кириченко С.О.**, Козуб Н.О., Созінов І.О., Бондар Т.І., Бондус Р. О., Міщенко Л.Т. (2024). Скринінг сортів картоплі української та закордонної селекції за генами стійкості Ry_{chc} та Ry_{adg} до Y-вірусу картоплі (PVY) за допомогою молекулярних маркерів. *Аграрна наука: стан та перспективи розвитку: збірник матеріалів IV Міжнародної науково-практичної конференції* (с. 185-187). Одеський державний аграрний університет. <https://osau.edu.ua/wp-content/uploads/2025/04/ZBIrnyk-ABT-28-29.11.2024.pdf>

(Особистий внесок здобувача – проведення дослідів, аналіз даних, підготовка тез)

11. **Кириченко С.О.**, Козуб Н.О., Бондар Т.І., Бондус Р. О., Міщенко Л. Т. (2025). Оцінка українського генетичного матеріалу картоплі на стійкість до Y-вірусу картоплі (PVY). Котвіцька А. А., Владимірова І. М., Хохленкова Н.В., та ін. (Ред). *Проблеми та досягнення сучасної біотехнології: матеріали V міжнародної наук.-практ. конф* (с. 208-209). Національний фармацевтичний університет. https://biotech.nuph.edu.ua/wpcontent/uploads/2025/04/tezy_v_mizhnarodnoi_naukovo_pракtychnoi_konferentsii_problemy_ta_dosiahnennia.pdf

(Особистий внесок здобувача – проведення дослідів, аналіз даних, підготовка тез)

12. Міщенко Л.Т., Бондус Р.О., Дуніч А.А., Міщенко І.А., Дашенко А.В., Козуб Н.О., **Кириченко С.О.** (2025). Лікувальна цінність картоплі та пошук джерел її вірусостійкості. Лікарські рослини: традиції та перспективи досліджень: матеріали VII Міжнародної наукової конференції.. Київ: ТОВ

«Центр поліграфії «КОМПРИНТ». с. 133-137. Дослідна станція лікарських рослин Інституту агроєкології і природокористування. https://www.researchgate.net/publication/370221842_Likarski_roslini_tradicii_ta_perspektivi_doslidzen

(Особистий внесок здобувача – проведення дослідю, аналіз даних, підготовка тез)

13. **Кириченко С.О.,** Бондус Р.О., Созінов І.О., Міщенко Л.Т., Козуб Н.О. (2025). Молекулярна ідентифікація носіїв гена стійкості Ry_{adg} Та Ry_{chc} як перший етап пошуку донорів стійкості до вірусу-Ҁ картоплі (PVY) серед сортів картоплі українського та закордонного походження. *Біотехнологія, генетика та біохімія сільськогосподарських рослин: тези доповідей Всеукраїнської наукової конференції* (с. 21-22). Одеса: СГІ–НЦНС. https://sgi.in.ua/data/documents/vidannya-institutu/materiali-konferencii/materiali_konferencii_30-09-2025.pdf

(Особистий внесок здобувача – проведення дослідю, аналіз даних, підготовка тез, апробація результатів)

14. **Kyrychenko S.,** Sozinov I., Bondar T., Bondus R., Mishchenko L., Kozub N. (2025). Analysis of Ukrainian potato varieties using the molecular marker $YES-3A$ of the Ry_{sto} gene for the extreme resistance to Potato Virus Y. Andronic Larisa [et al.]. *Advanced Biotechnologies – Achievements and Prospects", scientific international symposium.* (p. 36-37. Moldova State University Institute of Genetics, Physiology and Plant Protection https://igfpp.usm.md/sites/default/files/inline-files/Symposiun_culegereea2025%201.pdf

(Особистий внесок здобувача – проведення дослідю, аналіз даних, підготовка тез)

3.3. Результати ІФА вибірки сортів картоплі

Для порівняння результатів молекулярної ідентифікації генів стійкості та фактичного накопичення вірусу в рослинному матеріалі на природньому інфекційному фоні було проведено імуноферментний аналіз методом DAS-ELISA. Ідентифікували віруси за допомогою комерційних антитіл для PVY фірми Loewe, протокол наведено в підрозділі 2.6. Аналіз проводили у трьох повторностях, позитивний вважали зразок (тобто такий, що містить вірус), оптична густина якого перевищувала негативний контроль у три та більше разів. До ІФА було включено позитивний та негативний контролю, зразки картоплі із вірусом та зразки зі здорових рослин. Результати ферментативної реакції реєстрували за довжини хвилі 405 нм на ІФА-спектрофотометрі Termo Labsystems Opsis MR (США), програмне забезпечення – Dynex Revelation Quicklink.

Зразки листя з симптомами зараження вірусними хворобами було зібрано у першій декаді червня у 2024-2025 роках на полях Устимівської дослідної станції рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України. Додатково було зібрано листки рослин картоплі у фазі цвітіння в с. Ксаверівка в 2025 році. Фото рослин сортів картоплі, з яких відбирали листки, наведено на рисунках 3.10-3.14.



Рис. 3.10 Сорт картоплі Берегиня з характерними симптомами вірусного ураження (фото Бондус Р.О., Полтавська обл., 2024 рік).

На рисунку 3.10 зображено рослину картоплі сорту Берегиня з характерними ознаками вірусного зараження у вигляді некротичних плям. Методом ІФА в зразку з даного куща було доведено наявність PVY.

На рисунку 3.11. показано нідерландський сорт Electre. Методом ІФА в зразках листя доведено наявність Y-вірусу картоплі.



Рис. 3.11 Приклад біологічного матеріалу картоплі, що відбирався для виділення ДНК. Нідерландський сорт Electre. Методом ІФА доведено наявність у зразку листя Y-вірусу картоплі (Власне фото, 2025 рік).

Найчастіше в зразках картоплі за 2024-2025 роки зустрічалися різноманітні некрози листя, системні некрози та плямистості.

Результати ІФА для вибірки рослинного матеріалу Устимівської дослідної станції рослинництва Інституту рослинництва імені Юр'єва наведено в таблиці 3.10. Протокол проведення ІФА наведено в підрозділі 2.6. Кожен зразок тестувався у трьох повторностях. Позитивним (таким, що містить вірус) вважали зразок, оптична густина якого перевищує більше ніж втричі негативний контроль.

Таблиця 3.10.

Результати імуноферментного аналізу зразків картоплі (відбір зразків 2024-2025 рр.)

№	Номер ділянки (зразки Устимівської)	Назва сорту	Країна походження	Значення оптичної густини при 405 нм	Результат ІФА
---	-------------------------------------	-------------	-------------------	--------------------------------------	---------------

	дослідної станції) ІК (Інститут картоплярств а)				
1.	ІК	Родинна	Україна	0,056	-
2.	ІК	Княгиня	Україна	0,046	-
3.	ІК	Медея	Україна	0,029	-
4.	ІК	Мирослава	Україна	0,033	-
5.	ІК	Соборна	Україна	0,041	-
6.	ІК	Фотинія	Україна	0,028	-
7.	ІК	Марфуша	Україна	0,032	-
8.	ІК	Житниця	Україна	0,043	-
9.	ІК	Авангард	Україна	0,028	-
10.	ІК	Містерія	Україна	0,026	-
11.	ІК	Роставиця	Україна	0,040	-
12.	ІК	Мірамі	Україна	0,026	-
13.	ІК	Джавеліна	Україна	0,028	-
14.	ІК	Тирас	Україна	0,038	-
15.	981	Crisper	Франція	0,278	+
16.	829	Красень	Україна	0,028	-
17.	520	Solara	Німеччина	0,050	-
18.	805	Aralia	Польща	0,029	-
19.	831	Немішаєвська 100	Україна	0,024	-
20.	559	Кубинка	Україна	0,285	+
21.	808	Banana	Нідерланди	0,061	-
22.	885	Поліська 36	Україна	0,116	+
23.	895	Folva	Данія	0,340	+
24.	834	Лілея	Україна	0,030	-
25.	894	Vacuna	Нідерланди	0,392	+
26.	859	Синеглазка	Україна	0,399	+
27.	830	Дзвін	Україна	0,057	-
28.	842	Галичанка	Україна	0,105	-
29.	848	Presto	Німеччина	0,353	+
30.	55	Rosamunda	Швеція	0,228	+
31.	802	Сингаївка	Україна	0,028	-
32.	871	Гірська	Україна	0,024	-
33.	76	Божедар	Україна	0,173	+
34.	811	Американка	Україна	0,173	+
35.	14	С - 14	місцева	0,028	-
36.	31	Ілона	Україна	0,099	-
37.	793	Damaris	Німеччина	0,029	-

38.	794	Дубрава	Україна	0,024	-
39.	496	Unita	США	0,024	-
40.	458	Славутич	Україна	0,061	-
41.	441	Воловецька	Україна	0,026	-
42.	463	Amasa	Нідерланди	0,199	+
43.	464	Bison	США	0,501	+
44.	445	Ікар	Україна	0,027	-
45.	461	Хорос	Україна	0,055	-
46.	494	Vineta	Німеччина	0,097	-
47.	481	Древлянка	Україна	0,080	-
48.	472	Saba	Німеччина	0,075	-
49.	466	Exstor	Австрія	0,256	+
50.	470	Pollux	Франція	0,080	-
51.	465	Electre	Нідерланди	0,369	+
52.	493	Fatima	Німеччина	0,104	-
53.	491	Shepody	Canada	0,140	+
54.	492	Thomana	Німеччина	0,061	-
55.	456	Поліська рожева	Україна	0,257	+
56.	490	Marijke	Нідерланди	0,134	+
57.	516	Agora	Німеччина	0,229	+
58.	469	Morene	Велика Британія	0,101	-
59.	460	Тетянка	Україна	0,197	+
60.	453	Picasso	Нідерланди	0,278	+
61.	455	Покра	Україна	0,023	-
62.	450	Малинчанк а	Україна	0,043	-
63.	444	Іванківська рання	Україна	0,036	-
64.	443	Димок	Україна	0,320	+
65.	454	Ольвія	Україна	0,026	-
66.	476	Atlantik	Нідерланди	0,072	-
67.	495	Ukama	Нідерланди	0,027	-
68.	457	Сарме	Латвія	0,085	-
69.	№988	Роставиця	Україна	0,060	-
70.	№ 989	Дублянська ювілейна	Україна	0,239	+
71.	№ 970	Хортиця	Україна	0,030	-
72.	249	Берегиня	Україна	0,619	+
73.	112	Незабудка	Україна	0,055	-
74.	42	Фактор	Україна	0,064	-
75.	34	Karlana	Німеччина	0,040	-

76.	281	Радич	Україна	0,022	-
77.	1	Бородянська рожева	Україна	0,174	+
78.	290	Satina	Німеччина	0,296	+
79.	200	Karin	Чеська Республіка	0,378	+
80.	105	Краса	Чеська Республіка	0,028	-
81.	102	Kristi	Велика Британія	0,099	-
82.	327	Hermes	Велика Британія	0,554	+
83.	41	Latona	Нідерланди	0,077	-
84.	75	Asterix	Нідерланди	0,036	-
85.	203	Lady Rosetta	Нідерланди	0,315	+
86.	335	Kondor	Нідерланди	0,597	+
87.	342	Marfona	Нідерланди	0,019	-
88.	348	Obelix	Нідерланди	0,044	-
89.	353	Sante	Нідерланди	0,022	-
90.	272	Мавка	Україна	0,126	+
91.	273	Малич	Україна	0,022	-
92.	279	Поляна	Україна	0,052	-
93.	298	Луговська	Україна	0,331	+
94.	386	Горлиця	Україна	0,023	-
95.	99	Кобза	Україна	0,023	-
96.	104	Косень 95	Україна	0,023	-
97.	111	Мрія	Україна	0,445	+
98.	74	Anosta	Нідерланди	0,056	-
99.	76	Божедар	Україна	0,066	-
100.	83	Гарт	Україна	0,032	-
101.	95	Зов	Україна	0,033	-
102.	109	Молодіжна	Україна	0,036	-
103.	118	Посвіт	Україна	0,037	-
104.	119	Provento	Нідерланди	0,037	-
105.	120	Пролісок	Україна	0,047	-
106.	123	Повінь	Україна	0,036	-
107.	124	Raja	Нідерланди	0,049	-
108.	129	Седнівська рання	Україна	0,035	-
109.	130	Серпанок	Україна	0,037	-
110.	131	Symphonyja	Нідерланди	0,044	-

111.	142	Чернігівська рання	Україна	0,028	-
112.	208	Miranda	Німеччина	0,081	-
113.	213	Palma	Німеччина	0,079	-
114.	247	Madeleine	Нідерланди	0,032	-
115.	258	Доброчин	Україна	0,228	+
116.	275	Maris Bard	Великобританія	0,051	-
117.	276	Обрій	Україна	0,054	-
118.	293	Тіmate	Нідерланди	0,139	+
119.	336	Фантазія	Україна	0,057	-
120.	-	К-	-	0,035	-
121.	-	К+	-	0,227	+

Примітка:* «+» - достатня концентрація , щоб говорити про наявність вірусу «-» - недостатня концентрація антигену вірусу

З 119 зразків картоплі, що були досліджені методом ІФА, знайдено 34 позитивних результатів (28,6%), що показує наявність в цих зразках вірусу.

Найвище накопичення вірусу показали сорти картоплі: Kondor, Берегиня, Hermes. Також було проведено порівняння результатів імуноферментного аналізу, та результатів ідентифікації генів стійкості до PVY методом ПЛР аналізу у 70 зразків (табл. 3.11). Візуальну оцінку ступеня стійкості рослин картоплі до PVY в польових умовах проводила Бондус Р.О. в 2024-2025 роках в останній декаді червня.

Таблиця 3.11.

Порівняння результатів ІФА та ПЛР аналізу сортів картоплі

№	Назва сорт	Країна походження	R _{usc}	R _{udg}	R _{ysto}	Оптична густина,	Результат ІФА, +/-
1.	Родинна	Україна	-	*	*	0,056	-
2.	Мирослава	Україна	-	-	-	0,033	-
3.	Фотинія	Україна	+	-	-	0,028	-

4.	Аванга рд	Україна	+	-	-	0,028	-
5.	Тирас	Україна	-	-	*	0,038	-
6.	Красен ь	Україна	+	-	*	0,028	-
7.	Solara	Німеччи на	-	-	-	0,050	-
8.	Rosamu nda	Швеція	+	-	*	0,228	+
9.	Божеда р	Україна	-	-	-	0,173	+
10.	Дубрав а	білорусь	-	-	-	0,024	-
11.	Славут ич	Україна	-	-	*	0,061	-
12.	Волове цька	Україна	-	-	*	0,026	-
13.	Ікар	Україна	+	-	*	0,027	-
14.	Vineta	Німеччи на	-	-	*	0,097	-
15.	Древля нка	Україна	-	-	-	0,080	-
16.	Іванків ська рання	Україна	+	-	-	0,036	-
17.	Ukama	Нідерла нди	-	-	-	0,027	-
18.	Береги ня	Україна	-	-	*	0,619	+
19.	Незабу дка	Україна	-	-	-	0,055	-
20.	Фактор	Україна	-	-	-	0,064	-
21.	Karlana	Німеччи на	-	-	-	0,040	-
22.	Радич	Україна	-	-	-	0,022	-
23.	Satina	Німеччи на	-	-	-	0,296	+
24.	Karin	Чеська Республі ка	-	-	-	0,378	+
25.	Краса	Чеська Республі ка	-	-	-	0,028	-

26.	Kristi	Велика Британія	-	-	-	0,099	-
27.	Hermes	Велика Британія	-	-	*	0,554	+
28.	Latona	Нідерланди	-	-	-	0,077	-
29.	Asterix	Нідерланди	-	-	-	0,036	-
30.	Lady Rosetta	Нідерланди	-	-	-	0,315	+
31.	Kondor	Нідерланди	-	-	*	0,597	+
32.	Marfona	Нідерланди	-	-	*	0,019	-
33.	Obelix	Нідерланди	-	-	*	0,044	-
34.	Sante	Нідерланди	-	+	*	0,022	-
35.	Мавка	Україна	-	-	-	0,126	+
36.	Малич	Україна	-	-	-	0,022	-
37.	Поляна	Україна	-	-	-	0,052	-
38.	Луговська	Україна	-	-	-	0,331	+
39.	Горлиця	Україна	-	-	*	0,023	-
40.	Кобза	Україна	-	-	-	0,023	-
41.	Косень 95	Україна	-	-	-	0,023	-
42.	Мрія	Україна	-	-	-	0,445	+
43.	Anosta	Нідерланди	-	-	-	0,056	-
44.	Божедар	Україна	-	-	-	0,066	-
45.	Гарт	Україна	-	-	-	0,032	-
46.	Зов	Україна	-	-	-	0,033	-
47.	Молодіжна	Україна	-	-	-	0,036	-
48.	Посвіт	Україна	-	-	-	0,037	-
49.	Provento	Нідерланди	-	-	-	0,037	-
50.	Пролісок	Україна	-	-	-	0,047	-
51.	Повінь	Україна	-	-	+	0,036	-

52.	Raja	Нідерланди	-	-	-	0,049	-
53.	Седнівська рання	Україна	-	-	-	0,035	-
54.	Серпанок	Україна	-	-	+	0,037	-
55.	Symphonija	Нідерланди	-	-	-	0,044	-
56.	Чернігівська рання	Україна	-	-	-	0,028	-
57.	Miranda	Німеччина	-	-	-	0,081	-
58.	Palma	Німеччина	-	-	*	0,079	-
59.	Madeleine	Нідерланди	-	-	*	0,032	-
60.	Доброчин	Україна	-	-	*	0,228	+
61.	Maris Bard	Великобританія	-	-	*	0,051	-
62.	Обрій	Україна	-	+	-	0,054	-
63.	Timate	Нідерланди	-	-	*	0,139	+
64.	Фантазія	Україна	-	-	-	0,057	-
65.	Aralia	Польща	-	-	-	0,029	-
66.	Немішасівська 100	Україна	-	-	-	0,024	-
67.	Banana	Нідерланди	-	-	*	0,061	-
68.	Лілея	Україна	-	-	*	0,030	-
69.	Дзвін	Україна	-	-	-	0,057	-
70.	Галичанка	Україна	-	-	*	0,105	-

*Примітка**: + присутність гена стійкості; – відсутність * – аналіз зразків за певним геном не проводився

В таблиці 3.11 нами проведено порівняння результатів власних досліджень ІФА та ПЛР. Було За досліджуваними генами інтересу маркерної полоси на електрофореграмі у цього сорту не виявлено.



Рис. 3.12 Приклад здорового рослинного матеріалу (сорт Медея), відбирався у с. Ксаверівка (Київська область), (Власне фото, 2025 рік).

Серед 70 проаналізованих зразків картоплі 13 накопичували вірус згідно результатів ІФА, 10 зразків мали хоч один маркер гена стійкості.

В таблиці 3.12.показано порівняння зразків що мають гени стійкості з польовою оцінкою, а в таблиці 3.13 – порівняння групи зразків картоплі, що не мали виявлених генів стійкості.

Таблиця 3.12.

**Порівняння сортів картоплі Устимівської дослідної станції
рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН
України з генами стійкості з результатами ІФА та польової оцінки**

№	Назва сорту	Країна походження	<i>R_{yc} h_c</i>	<i>R_{ya} d_g</i>	<i>R_{yst} o</i>	Польова оцінка, бал, за 2023-2025 рр.	Оптична густина, при 405 нм.	Результат ІФА, +/-
1.	Фотинія	Україна	+	-	-	-	0,028	-
2	Авангард	Україна	+	-	-	-	0,028	-
3	Красень	Україна	+	-	*	-	0,028	-
4	Rosamunda	Швеція	+	-	*	7	0,228	+
5	Ікар	Україна	+	-	*	7	0,027	-
6	Іванківська рання	Україна	+	-	-	7	0,036	-
7	Sante	Нідерланди	-	+	*	8	0,022	-
8	Повінь	Україна	-	-	+	7	0,036	-
9	Серпанок	Україна	-	-	+	8	0,037	-
10	Обрій	Україна	-	+	-	5	0,054	-

*Примітка**: + присутність гена стійкості; – відсутність * – аналіз зразків за певним геном не проводився

Загалом результати ІФА практично узгоджуються з маркерним аналізом, 1 з 10 зразків, а саме сорт Rosamunda, хоча і мав маркер гена стійкості до PVY, на ІФА показав накопичення вірусу на рівні 0,228. Присутність PVY у цього сорту було підтверджено методом ЗТ-ПЛР. Даний сорт потребує подальшого більш детального вивчення. (відповідність результатів 90%). В якості результатів польової оцінки, брали результати Бондус Р.О. надані в ході особистого листування, в усіх позиціях, де використовували порівняння використовували трирічні результати оцінки, найменший бал (бал найбільшого ураження за три роки). Результати польової оцінки показують вищий бал за винятком сорту Обрій, що пояснюється доволі широким спектром хвороб, зокрема як вірусних так і

грибний, а також інших біотичних та абіотичних факторів, що зумовлюють подібні симптоми.

Таблиця 3.13.

**Порівняння зразків картоплі Устимівської дослідної станції
рослиництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН
України за польовою стійкістю з результатами ІФА та ПЛР**

№	Назва сорт	Країна походження	<i>Rush</i>	<i>Ryadg</i>	<i>Rysto</i>	Польова оцінка, бал, за 2023- 2025 рр.	Оптична густина, при 405 нм.	Результат ІФА, +/-
1.	Божедар	Україна	-	-	-	5	0,173	+
2.	Берегиня	Україна	-	-	*	3	0,619	+
3.	Satina	Німеччина	-	-	-	5	0,296	+
4.	Karin	Чеська Республіка	-	-	-	8	0,378	+
5.	Hermes	Велика Британія	-	-	*	3	0,554	+
6.	Lady Rosetta	Нідерланди	-	-	-	3	0,315	+
7.	Kondor	Нідерланди	-	-	*	5	0,597	+
8.	Мавка	Україна	-	-	-	3	0,126	+
9.	Луговська	Україна	-	-	-	7	0,331	+
10.	Мрія	Україна	-	-	-	3	0,445	+
11.	Доброчин	Україна	-	-	*	5	0,228	+
12.	Timate	Нідерланди	-	-	*	5	0,139	+
13.	Rosamunda	Швеція	+	-	*	7	0,228	+

Примітка *: + присутність гена стійкості; – відсутність * – аналіз зразків за певним геном не проводився.

Як показано в таблиці 3.13. 10 з 13 сортів показують високі ступені ураження, з симптомами характерними для Y-вірусу, 3 бали ураження, що означає 75% ураженого листя, та 5 балів, що означає половину уражених листків картоплі. Сорти Луговська, Karin та Rosamunda в свою чергу можуть мати порівняно невеликі або відсутні результати ураження через особливості штаму, недавнє зараження рослини або взаємодіяти з патогеном за сприйнятливим типом (S).

Результати ІФА, які було визначено як позитивні за Y-вірусом картоплі, оцінили також за допомогою ЗТ-ПЛР (методику наведено в підрозділі 2.8). Приклад результатів з ЗТ-ПЛР наведено на рисунку 3.15.

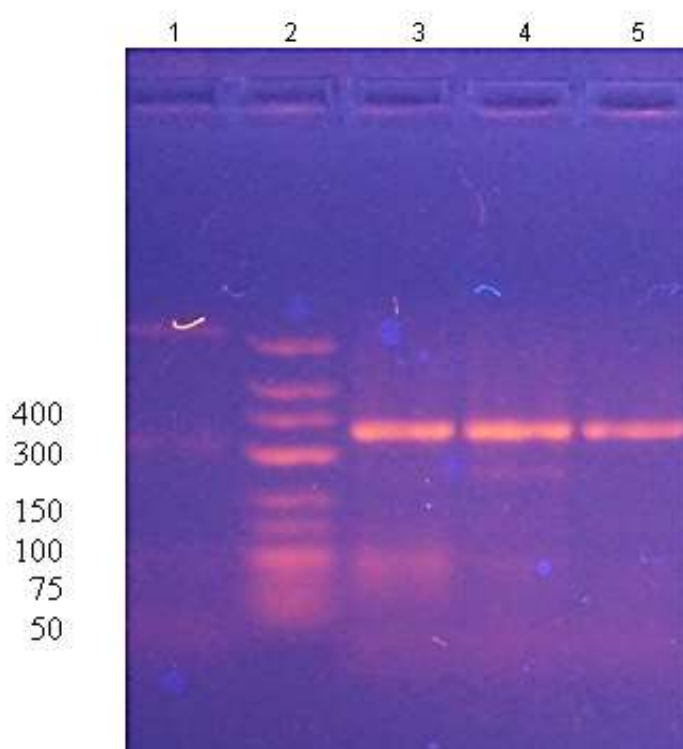


Рис. 3.13 Електрофореграма продуктів ЗТ-ПЛР з визначення PVY в рослинах картоплі: 1 – негативний контроль; 2 – маркер ДНК 25, 50, 75, 100, 150, 300, 400, 500, 700 (п.н.); 3 – позитивний контроль; 4 – сорт Берегиня, 5 – сорт Kondor.

У результаті ЗТ-ПЛР з праймерами до ділянки гена капсидного білку PVY було показано наявність продуктів ампліфікації розміром 365 п.н., що свідчить про ураження рослин саме Y-вірусом картоплі.

Висновки:

1. Методом ІФА встановлено присутність Y-вірусу картоплі у 34 зразків (28,6%) серед 119 сортів картоплі української та закордонної селекції.
2. Порівняння результатів ІФА та молекулярної ідентифікації генів стійкості показало відповідність у 90%, за винятком шведського сорту Rosamunda, який накопичував вірус вище порогового значення, маючи згідно результатів ПЛР-аналізу ген стійкості *Ry_{chc}*.

Публікації за темою підрозділу:

1. Дуніч А.А., Міщенко Л.Т., **Кириченко С.О.**, Бондус Р.О., Козуб Н.О., Міщенко І.А., Пожилов І.М. (2025). Діагностика вірусів у насадженнях картоплі та їх вплив на урожай. *Фітосанітарна безпека*, 71, 45-61. <https://doi.org/10.36495/PHSS.2025.71.45-61>

(Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, аналіз літературних джерел)

2. Дуніч, А., **Кириченко, С.**, Міщенко, І., Молодченкова, О., Бондус, Р., Дашенко, А., & Міщенко, Л. (2024). Діагностика найнебезпечніших вірусів картоплі та сої у 2024 р. – як перший етап пошуку донорів генів стійкості до вірусів. *Карантин і захист рослин*, 4, 12-17. <https://doi.org/10.36495/2312-0614.2024.4.12-17>

(Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, аналіз отриманих результатів, підготовка статті до друку)

3. Бондус Р.О., Харченко Ю.В., Рябчун, В.К., Богуславський Р.Л., Задорожна О.А., Доукіна К.І., Міщенко Л.Т., Подгаєцький А.А., Кравченко Н.В., Фурдига М.М., Захарчук Н.А, Гордієнко В.В., Гордієнко О.В.,

Кириченко С.О. (2024). Науково-методичні рекомендації з формування навчальних колекцій генетичного різноманіття картоплі секції *Tuberarium* (Dun.) Buk. роду *Solanum* L. Друкарня СП ТОВ «Християнська Зоря». С- 68.

(Особистий внесок здобувача – участь у написанні методичних рекомендацій)

РОЗДІЛ 4

ОБГОВОРЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ

У результаті досліджень ідентифіковано генотипи за маркерами генів стійкості до ЗКЦН та PVY у вибірках сортів і ліній картоплі, переважно українського походження.

Іноземними і українськими дослідниками показано високу частоту сортів картоплі, що мають стійкість до ЗКЦН, зокрема до патотипу *Ro-1*. (Карелов та ін., 2013; Сігарьова та ін., 2024; Galek et al., 2011; Milczarek et al., 2014; Milczarek et al., 2014; Sudha et al., 2016). Це свідчить про те, що генофонд стійких сортів є досить широкий, і, здійснюючи селекцію на ту чи іншу ознаку, неважко буде підібрати саме стійкий до глободерозу сорт картоплі. Не дивлячись на це, банк сортів, стійких до нематоди, необхідно поповнювати постійно, як і впроваджувати сорти зі стійкістю з інших джерел. Ген *H1* залишається важливим геном стійкості до основних патотипів ЗКЦН, що мають найбільше розповсюдження в Україні та Європі. Milczarek et al. (2011) дійшли висновку, що *TG-689* є найефективнішим з усіх наявних на сьогодні маркерів для прогнозування резистентності до ЗКЦН, що визначається геном *H1*. У дослідженні Park et al. (2018) було оцінено молекулярні маркери *57R* та *TG-689* на здатність ідентифікувати резистентні клони серед 38 сортів та 350 селекційних клонів американської селекції. Здатність обох маркерів передбачати резистентність була високою – 99,7 % та 98,3 % для *57R* та *TG-689* відповідно – але здатність передбачати сприйнятливість була значно нижчою – 47 % та 41 %, відповідно (Park et al., 2018).

Однак, у деяких дослідженнях спостерігалась певна втрата зв'язку між діагностичним продуктом і фенотиповою резистентністю, що, ймовірно, пов'язано з рекомбінацією між маркером *TG-689* та геном стійкості *H1*.

Частоти маркера гена *H1* за результатами досліджень різних вибірок картоплі показано в табл. 4.1.

Таблиця 4.1

Частота гена стійкості до ЗКЦН *H1* за даними різних досліджень

Маркер	Частота, %	Дослідник/посилання на літературне джерело
<i>TG-689</i>	79,5	Карелов та ін. 2013
<i>TG-689</i>	94 (сорт) 88 (гібриди)	Galek et al., 2011
<i>TG-689</i>	91	Milczarek et al., 2014
<i>57R</i>	95	Milczarek et al., 2014
<i>TG-689 та 57R</i>	60	Sudha et al., 2016
<i>TG-689</i>	3,19	Dalamu et al., 2022
<i>57R</i>	5,32	Dalamu et al., 2022
<i>TG-689</i>	95,7	Результати даного дослідження (лінії)
<i>TG-689</i>	85	Результати власного дослідження (сорт)
<i>57R</i>	85	Результати власного дослідження (сорт)

За даними Karelov et. al. (2013), серед 78 зразків картоплі української та іноземної селекції з колекції Устимівської дослідної станції Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України та Інституту картоплярства НААН України 35 сортів вітчизняної селекції та 27 сортів закордонної селекції мали ген стійкості до цієї нематоди *H1*. Отже, алель маркера *H1*, було виявлено у 73% українських та 90% закордонних сортів, хоча деякі з них виявилися чутливими до ЗКЦН в польових умовах (Karelov et al., 2013).

Dalamu et al. (2022), Milczarek et al. (2011), Sudha et al. (2016) досліджували наявність гену стійкості *H1*, використовуючи молекулярний маркер *TG-689*. У статті Sudha et al. (2016) *TG689*, пов'язаний з геном *H1*, був ампліфікований для 33 з 58 зразків і всіх сортів індійської колекції. Результати показали, що майже 60% випробуваних селекційних ліній і

сортів мали ген *H1*, тоді як жоден генотип не був позитивним для *Gro1-4*. Маркер *TG432*, пов'язаний з QTL, що надає стійкість до *G. pallida*, був ампліфікований у 24 генотипах (Sudha et al., 2016). В роботі Sudha et al. (2016) було отримано один з найменших відсотків за результатами за цим молекулярним маркером, близько 60%, одним з найбільших було визначено у нашій роботі (Кириченко та ін. 2022), 95,7%, де оцінювалася вибірка селекційних ліній картоплі вітчизняного походження. Аналіз 70 зразків картоплі Поліської дослідної станції імені О. М. Засухіна Інституту картоплярства НААН України, показав, що 67 ліній картоплі (95,7%) за молекулярним маркером *TG 689* мали ген *H1*.

Серед оцінених польських ліній картоплі, 316 (тобто 91%) та 325 (94%) клонів мали з маркери *TG689* або *57R*, відповідно (Milczarek et al., 2014).

Як показано в таблиці 4.1, частота маркерних ампліконів, виявлених нами в ході досліджень вибірки сортів картоплі українських та переважно європейських сортів, а також селекційних ліній Поліської дослідної станції імені О. М. Засухіна Інституту картоплярства НААН України, загалом є подібною до даних інших дослідників, крім індійської вибірки сортів (Sudha et al., 2016), де результати були менші на третину. Оцінка індійських місцевих сортів картоплі, що мають ген стійкості *H1* до ЗКЦН (*Ro1*, *Ro4*), за допомогою молекулярних маркерів *57R* та *TG-689*. Маркер *TG-689* показав наявність смуги стійкості (141 п.н.) у трьох сортах Rangpuria, Jeevan Jyoti та JG-1, що склало 3,19% вибірки. Маркер *57R* показав наявність смуги стійкості (452 bp) у п'яти зразках: Rangpuria, Garlentic, NJ-47, Jeevan Jyoti та JG-1, що склало 5,32% індійської вибірки (Dalamu et al., 2022). Дана вибірка мала найменший відсоток сортів з молекулярними маркерами гена стійкості *H1*, серед досліджених нами. Але вибірка індійських сортів мала високу частоту трапляння маркера гена стійкості до блідої картопляної нематоди.

Не дивлячись на порівняно високу частоту визначення стійких сортів та ліній, яка забезпечується геном *H1*, необхідно впроваджувати інші, більш

рідкісні гени стійкості до *G. rostochiensis*, та шукати джерела стійкості до інших економічно важливих видів фітопаразитичних нематод для майбутніх селекційних програм.

При апробації маркерів важливим питанням є порівняння результатів молекулярної ідентифікації та реальної оцінки стійкості до золотистої картопляної цистоутворюючої нематоди. Для визначення стійкості до ЗКЦН застосовували метод біотесту (Сігарьова та ін. 2017, 2024). При порівнянні даних з ПЛР-аналізу маркерів генів стійкості та біотесту нами було виявлено, що зразки П.17.38-11, П.17.18/13, П.16.20-4 не мали молекулярного маркера гена *HI*, але були стійкими за методом біотесту. Лінії П.18.75/23, П.18.65/8, П.18.33/7, П.19.15/19, П.17.8-2, П.17.8-45, П.17.9-5 були нестійкими за методом біотесту, але мали маркерний амплікон. Таким чином збіг даних маркерного аналізу та біотесту спостерігався для 85,7% зразків. У літературі зустрічаються дані про можливість псевдопозитивних результатів аналізу за маркером *TG689* в рамках 10%. У роботі польських дослідників, (Galek et al., 2011) було знайдено результати, що не корелювали з результатами польових досліджень. Виявлено 50% стійких ліній картоплі, що при застосуванні молекулярних методів ПЛР аналізу не мали алеля гена стійкості *HI* (Galek et al., 2011).

В статті британських вчених Schultz et al. (2012) провели скринінг 246 тетраплоїдних сортів з *TG-689* і виявили 98% рівень співпадіння між фенотипово вираженою стійкістю, та генотипом. Milczarek et al. (2011) також оцінили *TG-689* у 71 сорті, 47 з 60 стійких сортів виявили очікуваний 141 п.н. алель, асоційований зі стійкістю, тобто 78,3%, в той час як всі 11 сприйнятливих сортів не змогли ампліфікувати діагностичний продукт (Milczarek et al., 2011).

Отже, введення гену стійкості *HI* до ЗКЦН в селекцію дозволило значною мірою забезпечити генофонд картоплі стійкістю до цього патогена.

Молекулярна діагностика даного гена є швидким та ефективним методом добору стійких генотипів у селекційних програмах.

Традиційно, генам стійкості до вірусних хвороб картоплі в Україні приділяли значно меншу увагу. На даний час в Україні і світі найбільш розповсюдженим та шкідливим вірусом є PVY. Для забезпечення стійкості картоплі до даного вірусу у світових селекційних програмах застосовуються гени екстремальної стійкості ER. Гени ER, введені до генофонду картоплі, походять з відносно невеликої кількості джерел.

Актуальність дослідження зростає в Європі і Україні з кожним роком, тому що вірулентний і небезпечний штам PVY^{NTN} з роками замінив інші штами вірусу, ставши найбільш поширеним у більшості країн Європейського континенту. Mao et al. (2019) виконали масштабний філодинамічний аналіз глобальної популяції PVY, використовуючи нещодавно секвеновані та відібрані дані послідовностей, отримані з GenBank. Протягом останніх 30–40 років популяція PVY зазнала очевидного зростання. Ця група китайських дослідників вважає, що є чітка залежність між розвитком популяції PVY та темпами розвитку картопляної галузі (Mao et al., 2019).

На сьогодні роботи з ідентифікації генетичних маркерів ER генів показали значну кількість сортів, з генами ER, що використовуються у селекційних програмах по всьому світу. Частоти ідентифікованих генів ER у вибірках зразків різного походження показано в табл. 4.2.

Таблиця 4.2

Узагальнення результатів опрацьованих вибірок сортів та селекційних ліній картоплі за стійкістю до Y-вірусу картоплі за частотами маркерів генів стійкості у вибірках, %

Літературне джерело	<i>Ry_{adg}</i>	<i>Ry_{sto}</i>	<i>Ry_{chc}</i>
Gao et al., 2024	5,8	2,9	*

Kahveci et al., 2022	45,5	*	*
Kneib et al., 2017	43,5	*	39,2
Rizza et al., 2006	68	*	*
López et al., 2015	36,5	6	*
Heldák et al., 2007	*	35	*
Slater et al., 2020	4	*	*
Li et al., 2017	*	*	6,6
Дана робота	2,5	13	11 прямий маркер
Кириченко (селекційні лінії)	66,4	*	66,4

Примітка «*» - молекулярний маркер не досліджувався

В роботі Gao et al. (2024) показано, що з 138 зразків картоплі з Китаю 8 містили маркери *RYSC3*, що становило 5,8% від протестованого генетичного матеріалу. В цій же вибірці було 4 зразки, що містили маркер *YES3-3B*, що становило 2,9% від протестованих.

За допомогою маркера *Ry186* у 6,6 % сортів картоплі з китайської вибірки сортів картоплі було виявлено *Ry_{chc}*. (Li et al., 2017).

Відсоток за вибіркою сортів в дослідженнях турецьких вчених (Kahveci et al., 2022) молекулярного маркера *RYSC3* склав 45,5%. У дослідженні Slater et al. (2020) також проводили фенотиповий аналіз 74 основних комерційних австралійських сортів і декількох сортів іншого походження, вирощених в Австралії, з метою виявлення джерел стійкості до PVY. Сорти було перевірено на стійкість до PVY^O і PVY^{NTN}, причому 23 з 71 виявилися стійкими до PVY^O і 13 з 74 – до PVY^{NTN}, і всі ці 13 були стійкими до обох штамів.

Lopez et al. (2015) для визначення наявності генів резистентності *Ry_{adg}* та *Ry_{sto}* до PVY використовували, відповідно, маркер *RYSC3* та маркер *YES3-3B*. Дев'яносто дев'ять зразків переважно чилійського походження із 271 показали наявність маркера *RYSC3*, пов'язаного зі стійкістю до PVY у *S. tuberosum* subsp. *andigena*. Сімнадцять зразків з 271 продемонстрували

позитивні результати по маркеру *YES3-3B*, пов'язаного зі стійкістю до PVY у *S. stoloniferum* (Lopez et al., 2015).

В роботі групи бразильських учених, Kneib et al. (2017) за допомогою молекулярних маркерів ідентифіковано 309 клонів (43,46%) з алелем *Ry_{adg}*, що свідчить про їх стійкість до PVY, та 279 клонів (39,24%) з алелем стійкості *Ry_{sto}*. Ці результати показали, що використання молекулярної селекції з маркерами *RYSC3* і *M45* дозволяє на ранній стадії відсіяти більше 50% досліджуваної популяції, яка складається з клонів, сприйнятливих до PVY, і пришвидшити добір ліній для сортовипробування. Найвищий відсоток носіїв *Ry_{adg}* був виявлений у зразках уругвайської колекції (68%) (Rizza et al., 2006), у колекції картоплі Чилі генного банку картоплі Чілоа (36,5%) (Lopez et al., 2015).

При дослідженні українських селекційних ліній (Кириченко & Козуб, 2023) нами було встановлено наявність гена *Ry_{chc}* у більшості досліджуваних зразків (53 зразки, 75,72%, молекулярний маркер *Ry-186*). Алель гена *Ry_{adg}* був присутній у значно меншій кількості сортів: у даній вибірці ми ідентифікували сім ліній (10%) з цим геном стійкості. В іншій нашій роботі (Кириченко та ін., 2025) за прямим молекулярним маркером *RY1648F24/R22594* (Asano & Endelman, 2023) було проаналізовано 68 зразків і знайдено ген *Ry_{chc}* стійкості в 11 сортах. Всього в даній роботі за прямим молекулярним маркером *RY1648F24/R22594* було проаналізовано 170 сортів картоплі українського та закордонного походження та у 19 знайдено ген інтересу, що склало 11% з вибірки.

У нашій роботі (Hadzalo et al., 2024) року частота зразків, що містять маркер *RYSC3* для гена стійкості *Ry_{adg}*, становила 20% у вибірці з 40 селекційних ліній та 2,6% серед 38 українських сортів. Частота маркера *Ry186* для гена *Ry_{chc}* становила 47,5% у вибірці селекційних ліній та 13% у вибірці сортів. Крім того, польова оцінка показала неспівпадіння результатів у двох сортів, у яких були виявлені маркерні амплікони – Обрій з позитивним результатом ампліфікації з маркеру *RYSC3* та Либідь з

позитивним результатом ампліфікації маркеру *Ry186*. Таким чином, сортів з молекулярним маркером гена стійкості *Ry_{adg}* не виявлено у досліджуваній вибірці, а частота носіїв *Ry_{chc}* становить 10,5 % (Hadzalo et al., 2024). Використані нами в описаній роботі маркери не є прямими, тому існує невелика ймовірність рекомбінації між маркером і геном стійкості, а отже, хибнопозитивних результатів через відстань між діагностичним маркером і геном стійкості до Y-вірусу картоплі.

В австралійській колекції зразків картоплі маркер *RYSC3* був виявлений у трьох сортах, але маркер *M45* був ампліфікований у дев'яти додаткових сортах (Slater et al, 2020). В статті чеської групи дослідників (Heldák et al., 2007) року генотипи покоління F_1 були охарактеризовані за допомогою трьох ДНК-маркерів – *STM0003*, *GP122718* та *GP122406* – пов'язані з алелем *Ry_{sto}*. Жоден генотип не відповідав фенотиповим даним і маркерам *Ry_{adg}*. Разом з *Ry_{adg}* було використано три обраних маркера *Ry_{sto}* для аналізу 40 генотипів із *in vitro* банку, з яких 14 підтвердили наявність *Ry_{sto}*, але серед них не зустрічалось *Ry_{adg}*. Неможливість виявити екстремальну стійкість до PVY за допомогою маркерів *Ry_{sto}* у сорту Sante, його резистентного потомства та клону Y01-30 може пояснюватися можливими рекомбінаційними подіями або різним генетичним фоном *S. stoloniferum*.

Випадки з наявністю маркерних ампліконів у сприйнятливих до PVY генотипах картоплі було раніше описано, наприклад, сорт Емма, у якого було виявлено два маркери *Ry_{adg}* (*RYSC3* та *M45*) поряд із сприйнятливим фенотипом (Slater et al., 2020, Caruana et al., 2021), а також сприйнятливі зразки TARN187 (Slater et al., 2020, Caruana et al., 2021). TARN187 (з *RYSC3* та *M45*) та A6 (з маркером *RYSC3*) (Herrera et al, 2018).

Вивченням наявності гена стійкості *Ry_{chc}* у додаткових диких зразків *S. chacoense* займалась група китайських вчених (Li et al., 2022). Вони провели фенотипічну ідентифікацію 12 зразків *S. chacoense* і показали, що 6

з 12 зразків були стійкими до PVY, а решта шість зразків були сприйнятливими.

В нашій роботі виявлено досить низький відсоток трапляння гена *Ry_{adg}* – на рівні робіт Gao et al. (2024) та Slater et al. (2020) серед сортів української та переважно європейської селекції. Rizza et al. (2006) виявили досить багато сортів, що ампліфікували маркерні амплікони даного гену, як і Kneib et al. (2017). Серед селекційних ліній відсоток трапляння був вищим: 12,73%.

Наша вибірка із 84 сортів картоплі показала частоту трапляння маркерного амплікону *Ry_{sto}* у 13%. В нашому дослідженні за маркером гена *Ry_{chc}* визначено 11% носіїв гена стійкості у сортів картоплі і 66,4% носіїв гена у селекційних ліній, а також 2,5% гена стійкості *Ry_{adg}*. Активне залучення новітнього селекційного матеріалу може покращити вірусостійкість у насадженнях картоплі, та якість вихідного урожаю. Наше дослідження з використанням молекулярних маркерів продемонструвало ймовірну наявність генів екстремальної стійкості до PVY *Ry_{adg}* та *Ry_{chc}* та *Ry_{sto}* у низці українських сортів та селекційних ліній картоплі. Частота носіїв цих генів стійкості була значно вищою у селекційних лініях, ніж у вибірці сортів. Ідентифікація джерел екстремальної стійкості картоплі в селекційному матеріалі є ефективним способом зменшення втрат врожаю від Y-вірусу картоплі при створенні нових сортів. Сорти картоплі мали менший відсоток позитивної ідентифікації ніж селекційні лінії. Тобто потенціал картоплі за напрямком стійкості до вірусних хвороб потрібно розкривати у подальших селекційних програмах.

Для перевірки ефективності молекулярних маркерів проводили порівняння результатів ПЛР та реального вірусного ураження, що визначалося методом DAS-ELISA. З вибірки сортів картоплі які були оцінені за обома методами, що склала 70 сортів, виявлено одне неспівпадіння у сорту Rosamunda, який показав накопичення PVY трохи вище порогового значення. Відповідність даних ПЛР та ІФА визначено у 90% випадках.

Загальна зараженість PVY у зразках картоплі, зібраних у 2018-2019 роках у деяких місцях Єгипту, оцінюється за допомогою ПЛР у 12%. Найпоширенішим виявленим штамом був PVY^N (Elwan et al., 2020).

В роботі Волкової та ін. (2021) було досліджено 435 сортозразків картоплі української та закордонної селекції за допомогою фітовірусологічного моніторингу. В зоні найменшого виродження, або зоні з порівняно низьким ступенем інфекційного навантаження, виявлено 100% поширення патоконкомплексів за участі Y-вірусу картоплі в Закарпатській області. В Чернівецькій області ураження M-та Y-вірусами картоплі складає від 89 % до 100 %. У регіонах з сильною виродження культури, або в зонах з високим інфекційним навантаженням, ураження картоплі вірусними збудниками коливається від 94 % до 100 %. Більшість виявлених вірусів викликають серйозні вірусні захворювання. У зонах з незначним і помірним виродженням, які належать до зон з відносно низьким та помірним інфекційним навантаженням, спостерігається наявність M-вірусу картоплі в моноінфекції від 17 % до 50 %. У складі патоконкомплексу з S-вірусом картоплі його частка становить від 8 % до 36 %, а з Y-вірусом — від 6 % до 32 %. У Київській області поширення патоконкомплексу Y+S-вірусів картоплі досягає 65 %. В усіх зонах спостерігається надзвичайно високий рівень інфікування M-вірусом картоплі, який є відповідальним за найбільш шкідливі вірусні захворювання цієї культури (Волкова та ін., 2021). В Україні проводили вивчення видового складу вірусних хвороб картоплі (Демчук та ін., 2023). Отримані дані свідчать, що за останні 10–15 років спостерігається швидке поширення PVY та комплексних інфекцій, що включають PVY на насінницьких полях картоплі – від 15,4% від усіх обстежених зразків (разом із безвірусними) до 61,73%, тоді як за попередні моніторинги зростання з 1,0–5,0% до 15,4% потребувало терміну понад тридцять років. У уражених пробах частка інфекцій із PVY за період досліджень зросла з 19,4% до 93,1% у Чернігівській області та коливалася від 21,8% до 98,8% залежно від року у Київській області. Це свідчить про потребу більш ретельного контролю за

сортів складом насіннєвого матеріалу та використання тільки PVY-стійких сортів картоплі. Також встановлено, що основним збудником звичайної (крапчастої) мозаїки усього спектру – від легкої неявної до гострої з хвилястістю та деформацією листкової пластинки – є PVY та комплексні інфекції з PVY (переважно PVY + PVM) (Демчук та ін., 2023).

В роботі Alves et al. (2024) після проведення мультиплексних тестів TAS-ELISA та RT-PCR було відібрано 151 зразок для RT-qPCR з метою кількісного визначення концентрації штамів та підтвердження попередніх результатів. Метою відбору було проаналізувати 134 зразки, класифіковані раніше як носії PVY. Було виявлено 61 зразок, інфікований лише PVY^{NTN}, та 73 зразки, інфіковані лише PVY^{N:O/N-Wi}, а також 17 зразків, класифікованих як змішані інфекції (9 з Сан-Готардо, 5 з Оуро-Фіно і 3 з Марія-да-Фе), які були випадково відібрані серед 31 зразка, спочатку виявленого в мультиплексному RT-PCR.

В тому ж дослідженні зразків з Мексики Alves et al. (2024) з 53 рослин картоплі з бульб, зібраних на полях Оро-Фіно, 4 (7,6%) не мали жодних видимих симптомів; 27 (50,9%) мали легкі мозаїку, яка майже завжди була непомітною для картоплярів; 13 (24,5%) мали легку мозаїку; 5 (9,4%) мали сильну мозаїку без деформації листя, а 4 (7,6%) мали сильну мозаїку та деформацію листя. З 52 рослин, що походять з бульб з Марія-да-Фе, 13 (25%) мали легку мозаїку; 10 (19,2%) мали сильну мозаїку, а 29 (55,8%) рослин мали легку мозаїку (Alves et al., 2024).

В роботі Дуніч та ін. (2025) було показано що коінфекція PVY та PLRV найбільше знижує кількість бульб картоплі, порівняно з іншими варіантами ураження цієї культури вірусними хворобами. Загалом було показано, що уражені вірусами рослини картоплі можуть мати меншу (до 1,6 рази) врожайність, порівняно з контролем.

Результати нашого дослідження показали присутність віруса в насадженнях картоплі, а також підтвердили ефективність використаних нами генів стійкості до PVY. Отже, результати досліджень підтверджують

світову тенденцію – наявність відносно невеликої кількості сортів з генами екстремальної стійкості до PVY, і підкреслюють важливість використання молекулярних маркерів генів стійкості для відбору стійких до PVY генотипів картоплі. Сорти, та селекційні лінії, які було визначено за молекулярними маркерами як носії генів екстремальної стійкості до PVY, можуть використовуватися у селекційних програмах для створення сортів зі стійкістю до Y-вірусу картоплі в Україні.

Отримані результати підтвердили наявність високої частоти гена стійкості *HI* до ЗКЦН серед сортів і ліній. Виявлені випадки неспівпадіння між методом ПЛР та методом біотесту показують необхідність подальшого вивчення генів стійкості до ЗКЦН та розробки нових більш ефективних маркерів.

ВИСНОВКИ:

1. Визначено наявність маркера гена стійкості до ЗКЦН *H1* у 67 (95,7%) селекційних ліній картоплі, 48 (86%) сортів українського походження та 37 (84%) сортів закордонного походження від загального числа дослідженої вибірки. Частоти носіїв гена стійкості *H1* істотно не відрізняються в досліджених вибірках українських, закордонних сортів та селекційних ліній.
2. Виявлено, що збіг даних ПЛР аналізу на маркер гена *H1* та біотесту у дослідженій вибірці селекційних ліній складає 85,7% від дослідженої вибірки.
3. Визначено наявність маркера гена стійкості *Ry_{chc}* до Y-вірусу картоплі у 65 українських селекційних ліній (66,4%), 16 сортів українського походження (16,8%) та 3 сортів іноземної селекції (4%). Загалом за вибіркою з 170 сортів визначено маркерний фрагмент у 11%. Вибірка ліній статистично істотно відрізнялась за частота трапляння гена стійкості *Ry_{chc}* від вибірок сортів.
4. Визначено наявність маркера гена стійкості *Ry_{adg}* до Y-вірусу картоплі у 16 українських селекційних ліній (14,5%), у 3 сортах української селекції (3,2%) та 1 сорту іноземної селекції (1,4%). Загалом за вибіркою з 163 сортів визначено маркерний фрагмент у 2,5%. Досліджені вибірки сортів суттєво не відрізнялась між собою за частотою трапляння *Ry_{adg}*, але вибірка селекційного матеріалу мала істотно вищу частоту трапляння гена інтересу.
5. Визначено наявність маркера гена стійкості *Ry_{sto}* до Y-вірусу картоплі у 10 сортів української селекції, що склало 18,9%. У сортів іноземної селекції маркер гена інтересу було виявлено у 1 сорту, що склало 3,2%. Загалом за вибіркою з 84 сортів маркер гена стійкості *Ry_{sto}* було виявлено у 11 сортів, частота трапляння склала 13%. Вибірки сортів

українського та закордонного походження суттєво відрізнялись за частотою трапляння маркера гену Ry_{sto} .

6. Показано, що серед дослідженої вибірки зразків сорти картоплі Червона рута, Західний мали поєднання генів стійкості Ry_{chc} та Ry_{sto} , а сорт Ресурс мав поєднання Ry_{sto} та Ry_{adg} .

7. Методом ІФА виявлено присутність Y-вірусу картоплі у 34 зразках (28,6%) серед 119 сортів картоплі української та закордонної селекції. Порівняння результатів ІФА та молекулярної ідентифікації генів стійкості показало відповідність у 90% випадків, за винятком шведського сорту Rosamunda, який накопичував Y-вірус картоплі вище порогового значення.

РЕКОМЕНДАЦІЇ ВИРОБНИЦТВУ

За результатами наших досліджень рекомендуються до вирощування наступні сорти, які мають ген стійкості *HI*, до ЗКЦН: Solara, Karlana, Latona, Anosta, Asterix, Божедар, Гарт, Кобза, Kirsti, Косень 95, Краса, Молодіжна, Мрія, Незабудка, Оксамит, Посвіт, Provento, Пролісок, Повінь, Raja, Седнівська рання, Серпанок, Сорокаденка біла, Чернігівська рання, Karin, Ledi Rosetta, Palma, Madeleine, Берегиня, Добрович, Мавка, Малич, Maris Bard, Обрій, Радич, Satina, Timate, Фантазія, Marfona, Obelix, Sante, Горлиця, Дзвін, Либідь, Поліська-96, Свалявська, Українська рожева, Явір, Зарево, Desiree, Minierva, Іванківська рання, Ікар, Picasso, Ольвія, Поліська рожева, Темп, Electre, Древлянка, Cosmos, Vineta, Ukama, Jaerla, Перлина, Базалія, Дніпрянка, Impala, Віра, Віриня, Баклажан, Христофоро, Каразон, Отолія, Катрина, Меланія, Фотинія, Еней, Чемпіон, Аль Ред, Господарочка, Мирослава, Містерія, Аризона, Бельмонда, Житниця, Віталіна,

Для уникнення втрат врожаю від ураження Y-вірусом картоплі, рекомендуються до вирощування наступні сорти з генами екстремальної стійкості до цього вірусу (R_{ych} R_{yadg} R_{ysto}): Іванківська рання, Ікар, Білявка, Красень, Зоряна, Альянс, Ракурс, Радомисль, Фотинія, Струмок, Гірсько-Карпатська, Червона рута, Західний, Чернігівська 98, Авангард, Пост86 та два сорти закордонного походження Ласунак, Apache, які мали за даними нашого дослідження ген стійкості R_{ych} . Сорти Ліщина, Обрій, Ресурс, та Sante, в яких було знайдено ген стійкості R_{yadg} . Червона рута, Завія, Гурман, Західний, Явір, Повінь, Вернісаж, Скарбниця, Ресурс, Серпанок, Owacja (з геном R_{ysto}).

Особливу увагу слід звернути на сорти з поєднанням генів стійкості а саме сорти Червона рута, Західний, що мали поєднання генів стійкості R_{ych} та R_{ysto} , та сорт Ресурс, що мав поєднання R_{ysto} та R_{yadg} . Іванківська рання, Ікар, Фотинія, Повінь мали поєднання хоч одного гена стійкості до Y-вірусу

картоплі та гена стійкості до нематоди *H1*, а сорт Західний – аж двох генів стійкості до вірусу, та *H1*.

Вказані вище сорти з генами стійкості до PVY і ЗКЦН також рекомендуємо використовувати в селекції для створення стійких сортів до *Potyvirus yituberosi* та *Globodera rostochiensis* відповідно.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Abel-Fernández, E., Martínez, M. J., Galán, T., & Pineda, F. (2023). Going over Fungal Allergy: *Alternaria alternata* and Its Allergens. *Journal of fungi* (Basel, Switzerland), 9(5), 582. <https://doi.org/10.3390/jof9050582>
2. Adeeba G., Prasad M., Kumar A., & Kajla A. (2025). Seasonal Occurrence and Severity of Early Blight of Potato Caused by *Alternaria Solani* (L.) in Relation to Weather Conditions. *Journal of Experimental Agriculture International*, 47(5), 121-129. <https://doi.org/10.9734/jeai/2025/v47i53403>
3. Ahirwar, N. K., & Pachaya, J. S. (2024). Effects of Climate Change on the spread and severity of Potato Virus Y: an In-depth examination. *Asian J Microbiol Biotechnol*, 9, 39-59. <https://doi.org/10.56557/ajmab/2024/v9i18605>
4. Ahmadu, T., Abdullahi, A., & Ahmad, K. (2021). The Role of Crop Protection in Sustainable Potato (*Solanum tuberosum* L.) Production to Alleviate Global Starvation Problem: An Overview. *IntechOpen*. <https://doi.org/10.5772/intechopen.100058>
5. Akai, K., Asano, K., Suzuki, C., & Ohki, T. (2023). De novo genome assembly of the partial homozygous dihaploid potato identified PVY resistance gene (*Rychc*) derived from *Solanum chacoense*. *Breeding science*, 73(2), 168–179. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.22078>
6. Akiyama, R., Kawano, Y., Shimizu, K., & Mizutani, M. (2025). Solanoeclipin C, a root-secreted molecule converted by rhizosphere microbes to hatching factors for potato cyst nematodes. *The New phytologist*, 247(3), 1370–1381. <https://doi.org/10.1111/nph.70252>
7. Ali, J. (2022). The chemical ecology of a model aphid pest, *Myzus persicae*, and its natural enemies. Edinburgh, UK: Keele University.
8. Ali, J., Bayram, A., Mukarram, M., & Shamsi, I. H. (2023). Peach–Potato Aphid *Myzus persicae*: Current Management Strategies, Challenges, and Proposed Solutions. *Sustainability*, 15(14), 11150. <https://doi.org/10.3390/su151411150>

9. Ali, J., Covaci, A. D., Roberts, J. M., & Bruce, T. J. A. (2021). Effects of cis-Jasmone Treatment of Brassicas on Interactions With *Myzus persicae* Aphids and Their Parasitoid *Diaeretiella rapae*. *Frontiers in plant science*, 12, 711896. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.711896>
10. Alves, M. C., Galvino-Costa, S. B. F., Duarte, & Figueira, A. d. R. (2024). Quantification of two potato virus y strains in single and mixed infections by rt-qpcr highlights its epidemiological landscape in brazil. *Ciência E Agrotecnologia*, 48. <https://doi.org/10.1590/1413-7054202448006024>
11. Ananya, M., & Singh, R. (2025). Marker Assisted Selection for Crop Improvement : A Review. *PLANT CELL BIOTECHNOLOGY AND MOLECULAR BIOLOGY*, 26, (1-2), 103-17. <https://doi.org/10.56557/pcbmb/2025/v26i1-29130>
12. Asano, K., & Endelman, J. (2023). Development of KASP markers for the potato virus Y resistance gene *Rychc* using whole-genome resequencing data. <https://doi.org/10.1101/2023.12.20.572658>.
13. Aseel, D. G., Abdelkhalek, A., Alotibi, F. O., & Hafez, E. E. (2022). Foliar Application of Nanoclay Promotes Potato (*Solanum tuberosum* L.) Growth and Induces Systemic Resistance against Potato Virus Y. *Viruses*, 14(10), 2151. <https://doi.org/10.3390/v14102151>
14. Baebler Š., Coll A., & Gruden K. (2020). Plant molecular responses to Potato Virus Y: A continuum of outcomes from sensitivity and tolerance to resistance. *Viruses*, 12(2), 217. <https://doi.org/10.3390/v12020217>
15. Bairwa, A., Venkatasalam, E. P., Priyank, H. M., & Sharma, S. (2021). Introduction of Potato Cyst Nematodes, Life Cycle and Their Management Through Biobased Amendments. In M. Kaushal & R. Prasad (Eds.), *Microbial Biotechnology in Crop Protection* (pp. 79-95). Springer Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-16-0049-4_3
16. Bakker E., Dees R., Bakker J., Goverse A. (2006). Mechanisms involved in plant resistance to nematodes. In: Tuzun S, Bent E (eds) *Multigenic and*

induced systemic resistance in plants. New York, Springer Sci. (pp. 314-334.)
https://doi.org/10.1007/0-387-23266-4_14

17. Bao, Z., Li, C., Li, G., Wang, P., Peng, Z., Cheng, L., ... & Zhou, Q. (2022). Genome architecture and tetrasomic inheritance of autotetraploid potato. *Molecular plant*, 15(7), 1211–1226. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2022.06.009>

18. Barker H. (1996). Inheritance of resistance to potato viruses Y and A in progeny obtained from potato cultivars containing gene Ry:evidence for a new gene for extreme resistance to PVA. TAG. Theoretical and applied genetics. *Theoretische und angewandte Genetik*, 93(5-6), 710–716. <https://doi.org/10.1007/BF00224066>

19. Barragan, A. C., & Weigel, D. (2021). Plant NLR diversity: the known unknowns of pan-NLRomes. *The Plant Cell*, 33(4), 814-831. <https://doi.org/10.1093/plcell/koaa002>

20. Beczner, L., Horváth, J., Romhányi, I., & Förster, H. (1984). Studies on the etiology of tuber necrotic ringspot disease in potato. *Potato Research*, 27(3), 339–352. <https://doi.org/10.1007/BF0235764>

21. Belabess, Z., Tahiri, A., & Lahlali, R. (2024). Contemporary perspectives on the global evolution of potato virus Y pathogen. *Indian Phytopathology*, 77, 13 - 34. <https://doi.org/10.1007/s42360-024-00709-1>

22. Bellé, N. & Hausladen, H. (2021). Trichoderma spp. As potential biological control agent against *Alternaria solani* in potato. *Biological Control*, 166, 104820. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2021.104820>.

23. Bellstedt DU, Glais L, Davie K, Lacomme C (2017) Evolution and origin of PVY. In: Lacomme C., Glais L, Bellstedt D, Dupuis B, Karasev A, Jacquot E (eds) Potato virus Y: biodiversity, pathogenicity, epidemiology and management. *Springer*, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-58860-5_4

24. Berger, B., Daub, M., Gärtner, K., Becker, M., & König, S. (2023). Tare Soil Disinfestation from Cyst Nematodes Using Inundation. *Life*, 13(1), 57. <https://doi.org/10.3390/life13010057>

25. Berindean, I. V., Taoutaou, A., Rida, S., & Muntean, L. (2024). Modern Breeding Strategies and Tools for Durable Late Blight Resistance in Potato. *Plants* (Basel, Switzerland), 13(12), 1711. <https://doi.org/10.3390/plants13121711>
26. Bhat, A.I., Aman, R. & Mahfouz, M. (2022), Onsite detection of plant viruses using isothermal amplification assays. *Plant Biotechnol J*, 20: 1859-1873. <https://doi.org/10.1111/pbi.13871>
27. Bhoi, T. K., Samal, I., Majhi, P. K., & Ashwini, M. (2022). Insight into aphid mediated Potato Virus Y transmission: A molecular to bioinformatics prospective. *Frontiers in microbiology*, 13, 1001454. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.1001454>
28. Boom, R., Sol, C.J., Salimans, M.M., & van der Noordaa J. (1990). Rapid and simple method for purification of nucleic acids. *J Clin Microbiol*. 28(3):495-503. <https://doi.org/10.1128/jcm.28.3.495-503>
29. Boonham, N., Walsh, K., Preston, S., North, J., Smith, P. and Barker, I. (2002). The detection of tuber necrotic isolates of Potato Virus Y, and the accurate discrimination of PVYO, PVYN and PVYC strains using RT-PCR. *J. Virol. Meth.*, 102: p. 103–112. [https://doi.org/10.1016/s0166-0934\(02\)00008-3](https://doi.org/10.1016/s0166-0934(02)00008-3)
30. Borzykh, O. I., Sigareva, D. D., Fedorenko, O. L., & Karpliuk. V. G. (2021). Current Distribution of Golden Potato Cyst Nematode, *Globodera rostochiensis* (Tylenchida, Heteroderidae), in Ukraine. *Zoodiversity*, 55(2), 167–174. <https://doi.org/10.15407/zoo2021.02.167>
31. Boulard, F., Rohaut, G., Dupre, D., & Glais, L. (2022). Impact of the potato inoculation date on potato virus Y load and viral distribution in daughter tubers at harvest. *Plant Pathology*, 71(6), 1323-1334. <https://doi.org/10.1111/ppa.13573>
32. Bradshaw, J. E. (2021). Potato breeding: theory and practice (p. 563). Switzerland: Springer.
33. Bragard C., Dehnen-Schmutz K., Gonthier P., & Di Serio F, (2020). Scientific Opinion on the pest categorisation of non-EU viruses and viroids of

- potato. *EFSA Journal*, 18(1), 5853. 134 p.
<https://doi.org/10.2903/j.efsa.2020.5853>
34. Buchman, J. L., Heilman, B. E., & Munyaneza, J. E. (2011). Effects of liberibacter-infective *Bactericera cockerelli* (Hemiptera: Triozidae) density on zebra chip potato disease incidence, potato yield, and tuber processing quality. *Journal of Economic Entomology*, 104(6), 1783-1792.
 35. Budzanivska I.G., Ovcharenko L.P., Kharina I.I. & Polischuk V.P. (2014). Nucleotide and amino acid sequences of a coat protein of an Ukrainian isolate of Potato virus Y: comparison with homologous sequences of other isolates and phylogenetic analysis. *Biopolymers and Cell*, 30(2), 141–148. <https://doi.org/10.7124/bc.00088D>
 36. Byarugaba, A., Mukasa, S., Barekye, A. & Rubaihayo, P. (2020). Interactive effects of Potato virus Y and Potato leafroll virus infection on potato yields in Uganda. *Open Agriculture*, 5(1), 726-739. <https://doi.org/10.1515/opag-2020-0073>.
 37. Çakir, E., & Demirci, F. (2024). Control of potato wart disease (*Synchytrium endobioticum*) by fungicide soil treatments. *Interdepartmental Thematic Scientific Collection of Phytosanitary safety*, 69, 301-313. <https://doi.org/10.36495/1606-9773.2023.69.301-313>
 38. Caliskan, M. E., Bakhsh, A., & Jabran, K. (Eds.). (2022). Potato production worldwide. Academic Press.
 39. Camacho, M. J., de Andrade, E., Mota, M., & Inácio, M. L. (2020). Potato Cyst Nematodes: Geographical Distribution, Phylogenetic Relationships and Integrated Pest Management Outcomes in Portugal. *Frontiers in plant science*, 11, 606178. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.606178>
 40. Carroll, J. E., Smith, D. M., & Gray, S. M. (2016). Preferential acquisition and inoculation of PVYNTN over PVYO in potato by the green peach aphid *Myzus persicae* (Sulzer). *Journal of General Virology*, 97(3), 797-802. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.000374>.

41. Caruana, B. M., Rodoni, B. C., Constable, F., & Cogan, N. O. I. (2021). Genome Enhanced Marker Improvement for Potato Virus Y Disease Resistance in Potato. *Agronomy*, 11(5), 832. <https://doi.org/10.3390/agronomy11050832>
42. Chakrabarti, S. K., Sharma, S., & Shah, M. A. (Eds.). (2022). Sustainable Management of Potato Pests and Diseases (1st ed. 2022.). *Springer Nature Singapore*. <https://doi.org/10.1007/978-981-16-7695-6>
43. Chaudhary, A.K., Yadav, J., Gupta, A.K., & Gupta, K.K. (2021). INTEGRATED DISEASE MANAGEMENT OF EARLY BLIGHT (ALTERNARIA SOLANI) OF POTATO. *Tropical Agrobiodiversity*. <https://doi.org/10.26480/trab.02.2021.77.81>
44. Chikh-Ali, M., Bosque-Pérez, N. A., Vander Pol, D., Sembel, D., & Karasev, A. V. (2016). Occurrence and Molecular Characterization of Recombinant Potato virus YNTN Isolates from Sulawesi, Indonesia. *Plant disease*, 100(2), 269–275. <https://doi.org/10.1094/PDIS-07-15-0817-RE>
45. Chikh-Ali, M., Tran, L. T., Price, W. J., & Karasev, A. V. (2020). Effects of the Age-Related Resistance to Potato virus Y in Potato on the Systemic Spread of the Virus, Incidence of the Potato Tuber Necrotic Ringspot Disease, Tuber Yield, and Translocation Rates Into Progeny Tubers. *Plant disease*, 104(1), 269–275. <https://doi.org/10.1094/PDIS-06-19-1201-RE>
46. Christoforou, M., Pantelides, I. S., Kanetis, L., & Tsaltas, D. (2014). Rapid detection and quantification of viable potato cyst nematodes using qPCR in combination with propidium monoazide. *Plant Pathol.* 63, 1185–1192. doi: 10.1111/ppa.12193
47. Cooper, J. I., & Jones, A. T. (1984). The use of terms for responses of plants to viruses: a reply to recent proposals. *Phytopathology*, 73, 127-128.
48. Crosslin, J.M., Hamm, P. B., Shiel, P. J., & Berger, P.H. (2005). Serological and molecular detection of tobacco vein necrosis isolates of potato virus Y (PVYN) from potatoes grown in the western United States. *Am. J. Potato. Res.* 82, 263–269. doi: 10.1007/BF02871955

49. da Silva, W., Kutnjak, D., Xu, Y., & Gray, S. (2020). Transmission modes affect the population structure of potato virus Y in potato. *PLoS pathogens*, 16(6), e1008608. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1008608>
50. Dandurand, L. M., Zasada, I. A., Wang, X., & Kuhl, J. C. (2019). Current Status of Potato Cyst Nematodes in North America. *Annual review of phytopathology*, 57, 117–133. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-082718-100254>
51. Davidson, R. D., Houser, A. J., Sather, K., and Haslar, R. (2013). Controlling PVY in seed: What works and what does not. *Am. J. Potato Res.* 90:28-32. <https://doi.org/10.1007/s12230-012-9290-z>
52. Davie, K., Holmes, R., Pickup, J., & Lacomme, C. (2017). Dynamics of PVY strains in field grown potato: Impact of strain competition and ability to overcome host resistance mechanisms. *Virus research*, 241, 95–104. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2017.06.012>
53. De Santiago-Meza, J., Aguirre-Uribe, L. A., Frías-Treviño, G. A., & Flores-Olivas, A. (2025). Estimation of losses caused by Potato virus Y in potato crop in Coahuila. *Revista Mexicana de Fitopatología, Mexican Journal of Phytopathology*, 43(1). <https://doi.org/10.18781/r.mex.fit.2404-2>
54. Ding, P., Chen, D., Feng, H., & Feng, X. (2022). Prevalence and Strain Composition of Potato virus Y Circulating in Potato Fields in China's North-Central Province of Shanxi. *Plant disease*, 106(5), 1434–1445. <https://doi.org/10.1094/PDIS-09-21-1950-RE>
55. Djebroune, A., Chakali, G., de Andrade, E., Camacho, M. J., Rusinque, L., & Inácio, M. L. (2021). Integrative Morphometric and Molecular Approach to Update the Impact and Distribution of Potato Cyst Nematodes *Globodera rostochiensis* and *Globodera pallida* (Tylenchida: Heteroderidae) in Algeria. *Pathogens*, 10(2), 216. <https://doi.org/10.3390/pathogens10020216>
56. Douda, O., Manasova, M., Zouhar, M., & Stejskal, V. (2021). Field validation of the effect of soil fumigation of ethanedinitrile (EDN) on the

- mortality of *Meloidogyne hapla* and carrot yield parameters. *Agronomy*, 11(2), 208. <https://doi.org/10.3390/agronomy11020208>
57. Dunich A.A., Mishchenko L.T., Dashchenko A.V. (2020). PVY^{N-Wi} isolate from tomato plants in Ukraine. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 53(3–4), 112–126. <https://doi.org/10.1080/03235408.2020.1730021>
58. Dupuis B, Nkuriyingoma P, Ballmer T (2024) Economic Impact of Potato Virus Y (PVY) in Europe. *Potato Res.* <https://doi.org/10.1007/s11540-023-09623-x>
59. Eigenbrode, S. D., Ding, H., Shiel, P., & Berger, P. H. (2002). Volatiles from potato plants infected with potato leafroll virus attract and arrest the virus vector, *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae). *Proceedings. Biological sciences*, 269(1490), 455–460. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1909>
60. Elison, G.L., Hall, D.G., Novy, R.G., & Whitworth J. L. (2020). Development and Application of a Multiplex Marker Assay to Detect PVY Resistance Genes in *Solanum tuberosum*. *Am. J. Potato Res.* 97, 289–296 <https://doi.org/10.1007/s12230-020-09777-1>
61. Elison, G.L., Novy, R.G. & Whitworth, J.L. (2021). Russet Potato Breeding Clones with Extreme Resistance to Potato Virus Y Conferred by *Ryhc* as well as Resistance to Late Blight and Cold-Induced Sweetening. *Am. J. Potato Res.* 98, 411–419. <https://doi.org/10.1007/s12230-021-09852-1>
62. Elison, G.L., Park, J., Novy, R.G., & Whitworth, J.L. (2024). A Potential New Source of Extreme Resistance to Potato Virus Y in the Potato Variety Bistra. *Am. J. Potato Res.* 101, 248–256. <https://doi.org/10.1007/s12230-024-09954-6>
63. Elkobrosy, D. H., Aseel, D. G., Hafez, E. E., & Elnahal, A. S. M. (2022). Quantitative detection of induced systemic resistance genes of potato roots upon ethylene treatment and cyst nematode, *Globodera rostochiensis*, infection during plant-nematode interactions. *Saudi journal of biological sciences*, 29(5), 3617–3625. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2022.02.045>

64. Elsharkawy, M. M., Alotibi, F. O., Al-Askar, A. A., & Khedr, A. A. (2022). Systemic Resistance Induction of Potato and Tobacco Plants against Potato Virus Y by *Klebsiella oxytoca*. *Life*, 12(10), 1521. <https://doi.org/10.3390/life12101521>
65. Elwan, E.A., Rabie, M., Abdel Aleem, E.E., & Fattouh, F.A. (2020). Investigation into the strain typing of Potato Virus Y isolates in Egypt. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 128, 369 - 378. <https://doi.org/10.1007/s41348-020-00399-7>
66. EPPO (2020). EPPO Global Database: *Globodera pallida*. European and Mediterranean Plant Protection Organization. Available online at: <https://gd.eppo.int/taxon/HETDPA/distribution>.
67. Esquibet, M., Mwangi, J.M., Kiewnick, S., & Montarry, J. (2024). Europe as a secondary distribution hub in the worldwide invasion of the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis*. *Sci Rep* 14, 13915 <https://doi.org/10.1038/s41598-024-64617-0>
68. Feigelstock, D. A., Tozzini, A. C., & Hopp, H. E. (1995). Coat protein sequence of a resistance-breaking strain of potato virus X isolated in Argentina. *Virus genes*, 10(3), 289–292. <https://doi.org/10.1007/BF01701819>
69. Finkers-Tomczak, A., Bakker, E., de Boer, J., & Goverse, A. (2011). 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.). *TAG. Theoretical and applied genetics. Theoretische und angewandte Genetik*, 122(3), 595–608. <https://doi.org/10.1007/s00122-010-1472-9>
70. Flis, B., Hennig, J., Strzelczyk-Zyta, D., Gebhardt, C., & Marczewski, W. (2005). The *Ry-fsto* gene from *Solanum stoloniferum* for extreme resistant to Potato virus Y maps to potato chromosome XII and is diagnosed by PCR marker GP122 718 in PVY resistant potato cultivars. *Molecular Breeding*, 15(1), 95–101. <https://doi.org/10.1007/s11032-004-2736-3>
71. Fuentes, S., Gibbs, A. J., Adams, I. P., & Jones, R. A. C. (2021). Potato Virus A Isolates from Three Continents: Their Biological Properties,

- Phylogenetics, and Prehistory. *Phytopathology*, 111(1), 217–226.
<https://doi.org/10.1094/PHYTO-08-20-0354-FI>
72. Fuentes, S., Jones, R. A. C., Matsuoka, H., & Gibbs, A. J. (2019). Potato virus Y; the Andean connection. *Virus evolution*, 5(2), vez037.
<https://doi.org/10.1093/ve/vez037>
73. Fulladolsa A.C., Navarro F.M., Kota R. & Charkowski A.O. (2015) Application of marker assisted selection for Potato Virus Y resistance in the University of Wisconsin potato breeding program. *Am. J. Potato Res*, 92, 44–450.
<https://doi.org/10.1007/s12230-015-9431-2>
74. Galek, R., Rurek, M., De Jong, W. S., & Sawicka-Sienkiewicz, E. (2011). Application of DNA markers linked to the potato *H1* gene conferring resistance to pathotype *Ro1* of *Globodera rostochiensis*. *Journal of applied genetics*, 52(4), 407–411. <https://doi.org/10.1007/s13353-011-0056-y>
75. Gao, F., Kawakubo, S., Ho, S. Y. W., & Ohshima, K. (2020). The evolutionary history and global spatio-temporal dynamics of potato virus Y. *Virus evolution*, 6(2), veaa056. <https://doi.org/10.1093/ve/veaa056>
76. Gao, Y., Tian, C., Du, Y., Zhao, Y., & Lv, D. (2024). Genetic profiling and PVY resistance identification of potato germplasm resources. *Frontiers in plant science*, 15, 1444281. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1444281>
77. Gartner, U., Hein, I., Brown, L.H., & Blok, V.C. (2021). Resisting Potato Cyst Nematodes With Resistance. *Front. Plant Sci.* 12:661194. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.661194>
78. Gasparini, K., Moreira, J. D. R., Peres, L. E. P., & Zsögön, A. (2021). De novo domestication of wild species to create crops with increased resilience and nutritional value. *Current opinion in plant biology*, 60, 102006. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2021.102006>
79. Gebhardt C. (2013). Bridging the gap between genome analysis and precision breeding in potato. *Trends in genetics*, 29(4), 248–256. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2012.11.006>

80. Gebhardt C., Valkonen J.P.T. (2001). Organization of genes controlling disease resistance in the potato genome. *Ann. Rev. Phytopathol*, 3979–102. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.39.1.79>
81. Gebhardt, C., Mugniery, D., Ritter, E., Salamini, F., & Bonnel, E. (1993). Identification of RFLP markers closely linked to the *Hl* gene conferring resistance to *Globodera rostochiensis* in potato. *TAG. Theoretical and applied genetics. Theoretische und angewandte Genetik*, 85(5), 541–544. <https://doi.org/10.1007/BF00220911>
82. Gelles, N.A., Olsen, N., Thornton, M.K., & Karasev, A. V. (2025). Influence of Mother Seed Tuber Size on Yield and Incidence of Seedborne Potato Virus Y. *Am. J. Potato Res.* 102(6). <https://doi.org/10.1007/s12230-025-10019-5>
83. Ghorbani, A., Astaraki, S., Rostami, M., & Pakdel, A. (2023). Unleashing the power of colloidal gold immunochromatographic assays for plant virus diagnostics. *MethodsX*, 12, 102498. <https://doi.org/10.1016/j.mex.2023.102498>
84. Gibbs, A. J., Hajizadeh, M., Ohshima, K., & Jones, R. A. C. (2020). The Potyviruses: An Evolutionary Synthesis Is Emerging. *Viruses*, 12(2), 132. <https://doi.org/10.3390/v12020132>
85. Glais, L., Bellstedt, D. U., & Lacomme, C. (2017). “Diversity, characterisation and classification of PVY,” in *Potato Virus Y: Biodiversity, Pathogenicity, Epidemiology and Management*, eds C. Lacomme, L. Glais, D. U. Bellstedt, B. Dupuis, A. V. Karasev, E. Jacquot, et al. (Le Rehu: Springer). (pp. 43–76). https://doi.org/10.1007/978-3-319-58860-5_3
86. Glasa, M., Hančinský, R., Šoltys, K., Predajňa, L., Tomašechová, J., Hauptvogel, P., Mrkvová, M., Mihálik, D., & Candresse, T. (2021). Molecular Characterization of Potato Virus Y (PVY) Using High-Throughput Sequencing: Constraints on Full Genome Reconstructions Imposed by Mixed Infection Involving Recombinant PVY Strains. *Plants*, (Basel, Switzerland), 10(4), 753. <https://doi.org/10.3390/plants10040753>

87. Gray, S. M., & Power, A. G. (2018). Anthropogenic influences on emergence of vector-borne plant viruses: The persistent problem of Potato virus Y. *Curr. Opin. Virol.* 33:177-183. <https://doi.org/10.1016/j.coviro.2018.10.002>
88. Gray, S., De Boer, S., Lorenzen, J., & Xu, H. (2010). Potato virus Y: An Evolving Concern for Potato Crops in the United States and Canada. *Plant disease*, 94(12), 1384–1397. <https://doi.org/10.1094/PDIS-02-10-0124>
89. Grech-Baran, M., Witek, K., Szajko, K., & Hennig, J. (2020). Extreme resistance to Potato virus Y in potato carrying the Rysto gene is mediated by a TIR-NLR immune receptor. *Plant biotechnology journal*, 18(3), 655–667. <https://doi.org/10.1111/pbi.13230>
90. Guerrieri, A., Floková, K., Vlaar, L. E., & Dong, L. (2021). UPLC-MS/MS analysis and biological activity of the potato cyst nematode hatching stimulant, solanoecelepin A, in the root exudate of *Solanum* spp. *Planta*, 254(6), 112. <https://doi.org/10.1007/s00425-021-03766-2>
91. Hadzalo, Y. M., Kyrychenko, S. O., Bondus, R. O., & Kozub, N. O. (2024). Molecular identification of extreme resistance genes to PVY among breeding lines and potato varieties of Ukrainian origin. *Agricultural Science and Practice*, 11(1), 3-13. <https://doi.org/10.15407/agrisp11.01.003>
92. Hajibarat, Z., Saidi, A., Gorji, A. M., & Nasrollahi, A. (2022). Identification of myosin genes and their expression in response to biotic (PVY, PVX, PVS, and PVA) and abiotic (Drought, Heat, Cold, and High-light) stress conditions in potato. *Molecular biology reports*, 49(12), 11983–11996. <https://doi.org/10.1007/s11033-022-08007-7>
93. Hämmäläinen, J.H., Watanabe, K.N., Valkonen, J.P., & Slack, S.A. (1997). Mapping and marker-assisted selection for a gene for extreme resistance to potato virus Y. *Theoretical and Applied Genetics*, 94, 192-197. <https://doi.org/10.1007/s001220050399>
94. Handayani, N. D., Lestari, P., van As, W., & Van Steenbrugge, J. J. M. (2022). Genomic Reconstruction of the Introduction and Diversification of

- Golden Potato Cyst Nematode Populations in Indonesia. *Phytopathology*, 112(2), 396–403. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-04-21-0150-R>
95. Hasan, N., Choudhary, S., Naaz, N., & Laskar, R. A. (2021). Recent advancements in molecular marker-assisted selection and applications in plant breeding programmes. *Journal, genetic engineering & biotechnology*, 19(1), 128. <https://doi.org/10.1186/s43141-021-00231-1>
 96. Hashimoto, M., Neriya, Y., Yamaji, Y., & Namba, S. (2016). Recessive Resistance to Plant Viruses: Potential Resistance Genes Beyond Translation Initiation Factors. *Frontiers in microbiology*, 7, 1695. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01695>
 97. He, Y., Wang, R., Zhao, H., Ren, Y., Agarwal, M., Zheng, D., Gao, S., McKirdy, S. J., & Chu, D. (2022). Predicting potential global distribution and risk regions for potato cyst nematodes (*Globodera rostochiensis* and *Globodera pallida*). *Scientific reports*, 12(1), 21843. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-26443-0>
 98. Hegde K., Kalleshwaraswamy C. M., & Venkataravanappa V. (2020). Role of virus infection in seed tubers, secondary spread and insecticidal spray on the yield of potato in Deccan Plateau, India. *Potato Research* 64(3), 339–351. <https://doi.org/10.1007/s11540-020-09480-y>
 99. Heldák, J., Bežo, M., ŠtefúnoVá, V., & GAllikoVá, A. (2007). Selection of DNA markers for detection of extreme resistance to potato virus Y in tetraploid potato. *Czech J. Genet. Plant Breed*, 43(4), 125-134. doi.org/10.1007/10.17221/2074-CJGPB
 100. Herrera, M. D. R., Vidalon, L. J., Montenegro, J. D., & Ghislain, M. (2018). Molecular and genetic characterization of the Ryadg locus on chromosome XI from Andigena potatoes conferring extreme resistance to potato virus Y. *TAG. Theoretical and applied genetics. Theoretische und angewandte Genetik*, 131(9), 1925–1938. <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3123-5>
 101. Holguin, C., Rojas, D., Pérez, O., & Marchant, S. (2023). First Detection of the Potato Cyst Nematode, *Globodera rostochiensis* , Infecting Potato in the

Central Region of Colombia. *Plant disease*, 107. <https://doi.org/10.1094/PDIS-04-23-0751-PDN>.

102. Jacobs, J. M. E., van Eck, H. J., Horsman, K., & Stiekema, W. J. (1996). Mapping of resistance to the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis* from the wild potato species *Solanum vernei*. *Molecular Breeding*, 2, 51-60. <https://doi.org/10.1007/bf00171351>

103. Jain, K., Malik, A., Marwal, A., Gaur, R.K., Khurana, S.M.P. (2024). Detection Techniques for Potato Viruses and Viroids. In: Khurana, S.M.P., Bradshaw, J.E., Bhardwaj, V. (eds) *Approaches for Potato Crop Improvement and Stress Management*. Springer, Singapore. (pp. 325-348). https://doi.org/10.1007/978-981-97-1223-6_11

104. Jennings, S.A., Koehler, A-K., Nicklin, K.J., & Challinor, A.J. (2020) Global Potato Yields Increase Under Climate Change With Adaptation and CO₂ Fertilisation. *Front. Sustain. Food Syst.* 4:519324. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.519324>

105. Jiang, L., Du, Z., Zhang, G., & Jin, G. (2022a). Advances in RNA-Silencing-Related Resistance against Viruses in Potato. *Genes*, 13(5), 731. <https://doi.org/10.3390/genes13050731>

106. Jiang, R., Peng, H., Li, Y. Q., & Peng, D. L. (2022b). First record of the golden potato nematode *Globodera rostochiensis* in Yunnan and Sichuan provinces of China. *J. Integr. Agric*, 21, 898-899. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(21\)63845-5](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(21)63845-5)

107. Jiang, W., Cheng, Q., Lu, C., Chen, W., Zhao, D., & He, Y. (2022c). Different Host Plants Distinctly Influence the Adaptability of *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae). *Agriculture*, 12(12), 2162. <https://doi.org/10.3390/agriculture12122162>

108. Johansen, N. S., Eiken, H. G., Rossmann, S. L., & Lysøe, E. (2025). Aphid populations and virus vector potential in potato fields across seasons and regions in Norway. *Scientific reports*, 15(1), 36675. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-20355-5>

109. Jones R. A. C. (2021). Global Plant Virus Disease Pandemics and Epidemics. *Plants (Basel, Switzerland)*, 10(2), 233. <https://doi.org/10.3390/plants10020233>
110. Jones, R. A. (2014). Virus disease problems facing potato industries worldwide: viruses found, climate change implications, rationalizing virus strain nomenclature, and addressing the Potato virus Y issue. In *The potato: botany, production and uses* (pp. 202-224). Wallingford UK: CABI.
111. Jones, R. A. C., Barbetti, M. J., Fox, A., & Adams, I. P. (2021). Potato Virus Y Biological Strain Group Y^D: Hypersensitive Resistance Genes Elicited and Phylogenetic Placement. *Plant disease*, 105(11), 3600–3609. <https://doi.org/10.1094/PDIS-03-21-0534-RE>
112. Kahveci, E., Özkaynak, E., & Devran, Z. (2022). The efficacy of molecular markers-linked to Ry. *Indian J. Genet. Plant Breed*, 82(4), 474-479. <https://doi.org/10.31742/ISGPB.82.4.11>
113. Kantor, M., Handoo, Z., Kantor, C., & Carta, L. (2022). Top Ten Most Important U.S.-Regulated and Emerging Plant-Parasitic Nematodes. *Horticulturae*, 8(3), 208. <https://doi.org/10.3390/horticulturae8030208>
114. Karelov A.V., Pylypenko L.A., Kozub N.O., & Sozinov A.A. (2013). Allelic state of the molecular marker for golden nematode (*Globodera rostochiensis*) resistance gene H1 among Ukrainian and world potato (*Solanum tuberosum* ssp. *tuberosum*) cultivars. *Cytol. Genet.* 47, 294–297. <https://doi.org/10.3103/S0095452713050058>
115. Kasai, K., Morikawa, Y., Sorri, V. A., Valkonen, J. P., Gebhardt, C., & Watanabe, K. N. (2000). Development of SCAR markers to the PVY resistance gene Ryadg based on a common feature of plant disease resistance genes. *Genome*, 43(1), 1–8. <https://doi.org/10.1139/GEN-43-1-1>
116. Kneib, R. Kneib, R., Pereira, A., Castro, C. (2017). Allele dosage of PVY resistance genes in potato clones using molecular markers. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 17, 306-312. [10.1590/1984-70332017v17n4a47](https://doi.org/10.1590/1984-70332017v17n4a47).

117. Kourelis, J., & van der Hoorn, R. A. L. (2018). Defended to the Nines: 25 Years of Resistance Gene Cloning Identifies Nine Mechanisms for R Protein Function. *The Plant cell*, 30(2), 285–299. <https://doi.org/10.1105/tpc.17.00579>
118. Kreike, C. M., de Koning, J. R., Vinke, J. H., & Stiekema, W. J. (1993). Mapping of loci involved in quantitatively inherited resistance to the potato cyst-nematode *Globodera rostochiensis* pathotype Ro1. TAG. *Theoretical and applied genetics. Theoretische und angewandte Genetik*, 87(4), 464–470. <https://doi.org/10.1007/BF00215092>
119. Kreuze, J.F., Souza-Dias, J.A.C., Jeevalatha, A., Figueira, A.R., Valkonen, J.P.T., Jones, R.A.C. (2020). Viral Diseases in Potato. In: Campos, H., Ortiz, O. (eds) *The Potato Crop. Springer, Cham.* (pp.389-430). https://doi.org/10.1007/978-3-030-28683-5_11
120. Kumar, G., & Dasgupta, I. (2021). Variability, Functions and Interactions of Plant Virus Movement Proteins: What Do We Know So Far? *Microorganisms*, 9(4), 695. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9040695>
121. Kumar, R. R., Ansar, M., Rajani, K., Kumar, J., & Ranjan, T. (2020). First report on molecular basis of potato leaf roll virus (PLRV) aggravation by combined effect of tuber and prevailing aphid. *BMC research notes*, 13(1), 523. <https://doi.org/10.1186/s13104-020-05370-1>
122. Kumar, R., Tiwari, R. K., Jeevalatha, A., Kaundal, P., Sharma, S., & Chakrabarti, S. K. (2019). Potato viruses and their diagnostic techniques: an overview. *J Pharmacogn Phytochem*, 8(6), 1932-1944.
123. Lacomme C, & Jacquot E (2017) General characteristics of potato virus Y (PVY) and its impact on potato production: An Overview. In: Lacomme C, Glais L, Bellstedt, D et al (eds) *Potato virus Y: biodiversity, pathogenicity, epidemiology, and management. Springer, Cham.* (pp. 1-19). https://doi.org/10.1007/978-3-319-58860-5_1
124. Lacomme, C., Pickup, J., Fox, A., & Hullé, M. (2017). Transmission and epidemiology of Potato virus Y. *Potato virus Y: biodiversity, pathogenicity,*

epidemiology and management, (pp. 141-176). https://doi.org/10.1007/978-3-319-58860-5_6

125. Lahlali, R., Gachara, G., Özer, G., & Touseef, H. (2023). Editorial: Perspective challenges for applied research in potato pathogens: From molecular biology to bioinformatics. *Front. Microbiol.* 14:1140107. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1140107>

126. Lee, P. Y., Costumbrado, J., Hsu, C. Y., & Kim, Y. H. (2012). Agarose gel electrophoresis for the separation of DNA fragments. *Journal of visualized experiments : JoVE*, (62), 3923. <https://doi.org/10.3791/3923>

127. Leesutthiphonchai, W., Vu, A. L., Ah-Fong, A. M. V., & Judelson, H. S. (2018). How Does *Phytophthora infestans* Evade Control Efforts? Modern Insight Into the Late Blight Disease. *Phytopathology*, 108(8), 916–924. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-04-18-0130-IA>

128. Li, G., Shao, J., Wang, Y., & Cai, X. (2022). Rychc Confers Extreme Resistance to Potato virus Y. *Potato. Cells*, 11(16), 2577. <https://doi.org/10.3390/cells11162577>

129. Li, Q., Feng, Y., Li, J., & Tang, W. (2024). Multi-omics approaches to understand pathogenicity during potato early blight disease caused by *Alternaria solani*. *Frontiers in microbiology*, 15, 1357579. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1357579>

130. Li, W.L., Guo, W., Xiao, J.P., & Gui, H.C. (2017). Germplasm evaluation and molecular selection of potato (*Solanum tuberosum* L.) cultivars with disease resistance in China. *Czech J. Genet. Plant Breed.* 53(3), 114-121. <https://doi.org/10.17221/101/2016-CJGPB>

131. Liu, J., Yue, J., Wang, H., & Zhou, H. (2023). Strategies for Engineering Virus Resistance in Potato. *Plants*, 12(9), 1736. <https://doi.org/10.3390/plants12091736>

132. Loebenstein, G. (2008). Plant Virus Diseases: Economic Aspects. In *Encyclopedia of Virology* (Third Edition); Mahy, B.W.J., Van

Regenmortal, M.H.V., Eds.; Academic Press: Cambridge, MA, USA,; (pp. 197–201).

133. Lombard, L., Dekker-Nooren, C.C.E.M., Wuijster, B. & van Heese E. Y. J. (2024). Comparing the effectiveness of real-time PCRs to simultaneously detect and identify viable *Globodera pallida* and *G. rostochiensis*. *Eur J Plant Pathol*, 169, 681–696. <https://doi.org/10.1007/s10658-024-02864-7>

134. Long, Y., Zhao, C., Wu, H., & Hu D. (2025). Discovery of Poaceae-based virion-assembly inhibitor for managing potato virus Y. *BMC Plant Biol*, 25, 1314. <https://doi.org/10.1186/s12870-025-07404-x>

135. Lopez M., Riege R., Lizana C., & Behn A. (2015). Identification of virus and nematode resistance genes in the Chilota Potato Genebank of the Universidad Austral de Chile. Chilean journal of agricultural research versión Online. Chilean J. Agric. Res. 75(3). Chillán set. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-58392015000400008>.

136. Lorenzen, J. H., Meacham, T., Berger, P. H., & Kopp, H. (2006). Whole genome characterization of Potato virus Y isolates collected in the western USA and their comparison to isolates from Europe and Canada. *Archives of virology*, 151(6), 1055–1074. <https://doi.org/10.1007/s00705-005-0707-6>

137. Luo, G., Najafi, J., Correia, P. M. P., & Palmgren, M. (2022). Accelerated Domestication of New Crops: Yield is Key. *Plant & cell physiology*, 63(11), 1624–1640. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcac065>

138. MacKenzie T.D.B., Lavoie J., Nie X., & Singh M. (2018). Differential Spread of Potato virus Y (PVY) Strains O, N:O and NTN in the Field: Implications for the Rise of Recombinant PVY Strains in New Brunswick, Canada. *Am. J. Potato Res*, 95, 301–310. <https://doi.org/10.1007/s12230-018-9632-6>.

139. MacKenzie T.D.B., Nie X., Bisht V., Singh M. (2019). Proliferation of recombinant PVY strains in two potato-producing regions of Canada, and symptom expression in 30 important potato varieties with different PVY strains. *Plant Dis*, 103(9), 2221–2230. <https://doi.org/10.1094/PDIS-09-18-1564-RE>.

140. Maina, S., Donovan, N. J., Plett, K., Bogema, D., & Rodoni, B. C. (2024). High-throughput sequencing for plant virology diagnostics and its potential in plant health certification. *Frontiers in Horticulture*, 3, <https://doi.org/10.3389/fhort.2024.1388028>
141. Manasseh, R., Sathuvalli, V., & Pappu, H. R. (2024). Transcriptional and functional predictors of potato virus Y-induced tuber necrosis in potato (*Solanum tuberosum*). *Frontiers in plant science*, 15, 1369846. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1369846>
142. Manoussopoulos, I. N. (2001). Acquisition and retention of potato virus Y helper component in the transmission of potato aucuba mosaic virus by aphids. *Journal of Phytopathology*, 149: 103-106. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0434.2001.00580.x>
143. Mao, Y., Sun, X., Shen, J., & Bai, Y. (2019). Molecular Evolutionary Analysis of Potato Virus Y Infecting Potato Based on the VPg Gene. *Frontiers in microbiology*, 10, 1708. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01708>
144. Martín, B., Collar, J. L., Tjallingii, W. F., & Fereres, A. (1997). Intracellular ingestion and salivation by aphids may cause the acquisition and inoculation of non-persistently transmitted plant viruses. *The Journal of general virology*, 78 (Pt 10), 2701–2705. <https://doi.org/10.1099/0022-1317-78-10-2701>
145. Masler, E. P., & Perry, R. N. (2018). Hatch, survival and sensory perception. *Cyst nematodes*. 44-73. Wallingford UK: CAB International.
146. Milczarek, D., B. Flis, and A. Przetakiewicz, (2011): Suitability of molecular markers for selection of potatoes resistant to *Globodera* spp. *Am. J. Potato Res.* 88, 245—255. <https://doi.org/10.1007/s12230-011-9189-0>
147. Milczarek, D., Podlewska-Przetakiewicz, A., Plich, J., Tatarowska, B., & Flis, B. (2021). The relations of broad nematode resistance to quality characteristics as a consequence of marker-assisted selection in potato breeding programs. *Breeding science*, 71(5), 609–614. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.20121>
148. Milczarek, D., Przetakiewicz, A., Kamiński, P., & Flis, B. (2014). Early selection of potato clones with the H1 resistance gene - the relation of nematode

- resistance to quality characteristics. *Czech J. Genet. Plant Breed.* 50(4), 278-284. <https://doi.org/10.17221/114/2014-CJGPB>
149. Milczarek, D., Śliwka, J., Tatarowska, B., Przetakiewicz, A., Plich, J. (2025). Quantitative trait loci for *Globodera pallida* resistance derived from wild potato species *Solanum gourlayi*. *Journal of applied genetics*. <https://doi.org/10.1007/s13353-025-01023-w>
 150. Molnar, I., & Rakosy-Tican, E. (2021). Difficulties in Potato Pest Control: The Case of Pyrethroids on Colorado Potato Beetle. *Agronomy*, 11(10), 1920. <https://doi.org/10.3390/agronomy11101920>
 151. Mondal, S., Wintermantel, W. M., & Gray, S. M. (2023). Infection Dynamics of Potato Virus Y Isolate Combinations in Three Potato Cultivars. *Plant disease*, 107(1), 157–166. <https://doi.org/10.1094/PDIS-09-21-1980-RE>
 152. Mori, K., Sakamoto, Y., Mukojima, N. & Hosaka, K. (2011). Development of a multiplex PCR method for simultaneous detection of diagnostic DNA markers of five disease and pest resistance genes in potato. *Euphytica*, 180, 347–355. DOI: 10.1007/s10681-011-0381-6
 153. Mostafa, M., & Hossain, M. M. (2024). The Impact of Climate Factors on the Epidemiology and Management of Potato virus Y. *OnLine Journal of Biological Sciences*, 24(4), 858-876. <https://doi.org/10.3844/ojbsci.2024.858.876>
 154. Moxnes, J. & Hausken, K. (2007). The population dynamics of potato cyst nematodes. *Ecological Modelling*, 207, 339-348. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.06.020>.
 155. Musango, J.K., Waceke, J.W., and Kahuthia-Gathu R. (2021). Assessment of potential fungi in the management of potato cyst nematodes *Globodera* spp on potato in Nyandarua, Kenya. *J. Agri. Res. Adv.*, 03(04), 33-39. <http://ir-library.ku.ac.ke/handle/123456789/23270>
 156. Mwangi, J. M., Mwangi, Grace N., Finckh, Maria R., Kiewnick, S. (2021): Biology, pathotype, and virulence of *Globodera rostochiensis* populations from Kenya. *Journal of Nematology*, 53(1), 1-13. <https://doi.org/10.21307/jofnem-2021-003>

157. Ngou, B. P. M., Ding, P., & Jones, J. D. (2022). Thirty years of resistance: Zig-zag through the plant immune system. *The Plant Cell*, 34(5), 1447-1478. <https://doi.org/10.1093/plcell/koac041>
158. Nie, X., Lalany, F., Dickison, V., & Murphy, A. (2016). Detection of molecular markers linked to Ry genes in potato germplasm for marker-assisted selection for extreme resistance to PVY in AAFC's potato breeding program. *Canadian Journal of Plant Science*, 96(5), 737–742. <https://doi.org/10.1139/cjps-2015-0335>
159. Niraula, P. M., Baldrich, P., Cheema, J. A., & Fondong, V. N. (2024). Antagonism and Synergism Characterize the Interactions between Four North American Potato Virus Y Strains. *International Journal of Plant Biology*, 15(2), 412-428. <https://doi.org/10.3390/ijpb15020032>
160. Nolte, P., Whitworth, J.L., Thornton, M.K., McIntosh, C.S. (2004). Effect of seedborne Potato virus Y on performance of Russet Burbank, Russet Norkotah, and Shepody potato. *Plant Dis*, 88(3), 248-252. <https://doi.org/10.1094/PDIS.2004.88.3.248>
161. Nyakio, M., Were, M., Wekesa, C., & Were, Hassan. (2024). Molecular Footprints of Potato Virus Y Isolate Infecting Potatoes (*Solanum tuberosum*) in Kenya. *Advances in Virology*. 19. [10.1155/2024/2197725](https://doi.org/10.1155/2024/2197725).
162. Ochola, J.A., Cortada, L., Ng'ang'a, M., & Torto, B. (2020). Mediation of potato–potato cyst nematode, *Globodera rostochiensis* interaction by specific root exudate compounds. *Frontiers in Plant Science*, 11, 649. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00649>
163. Onditi, J.O., & Whitworth, J.L. (2025). Potato Cyst Nematodes (PCN), *Globodera Rostochiensis* and *G. Pallida* as a New Challenging Problem of Potato Production in Africa. *Am. J. Potato Res.* 102, 1–12. <https://doi.org/10.1007/s12230-024-09968-0>
164. Othman, B., Handak, E., Abo-Senna, A., & El-Attar, A. (2019). Molecular identification of Egyptian Potato virus Y NTN isolate. 8. 937-946

165. Oztruk, M., Aksoy, H.M., Potrykus, M., Lojkowska, E. (2018). Genotypic and phenotypic variability of *Pectobacterium* strains causing blackleg and soft rot on potato in Turkey. *European Journal of Plant Pathology*, 152: 143-155. <https://doi.org/10.1007/s10658-018-1459-y>
166. Pacheco, R., García-Marcos, A., Barajas, D., & Tenllado, F. (2012). PVX-potyvirus synergistic infections differentially alter microRNA accumulation in *Nicotiana benthamiana*. *Virus research*, 165(2), 231–235. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2012.02.012>.
167. Paluchowska, P., Lim Rossmann, S., Lysøe, E., & Yin, Z. (2024). Diversity of the Rysto gene conferring resistance to potato virus Y in wild relatives of potato. *BMC plant biology*, 24(1), 375. <https://doi.org/10.1186/s12870-024-05089-2>
168. Panchariya, D. C., Dutta, P., Ananya, Mishra, A., & Kushwaha, S. K. (2024). Genetic marker: a genome mapping tool to decode genetic diversity of livestock animals. *Frontiers in genetics*, 15, 1463474. <https://doi.org/10.3389/fgene.2024.1463474>
169. Panthee, D. R., Pandey, A., & Paudel, R. (2024). Multiple foliar fungal disease management in tomatoes: a comprehensive approach. *International Journal of Plant Biology*, 15(1), 69-93. <https://doi.org/10.3390/ijpb15010007>
170. Park, J., Yang, H., De Jong, W. S., & Wang, X. (2018). An evaluation of two H1-linked markers and their suitability for selecting *Globodera rostochiensis* resistant potatoes in the New York breeding program. *American Journal of Potato Research*, 95(2), 170-177. <https://doi.org/10.1007/s12230-017-9623-z>
171. Peng, D., Liu, H., Peng, H., & Feng, M. (2023). First detection of the potato cyst nematode (*Globodera rostochiensis*) in a major potato production region of China. *Plant Disease*, 107(1), 233. <https://doi.org/10.1094/PDIS-06-21-1263-PDN>
172. Perry, R. N. (2002). Hatching. *The Biology of Nematodes*, ed. D. L. Lee (London:Taylor and Francis), 147–169.

173. Pollari, M. E., Aspelin, W. W. E., Wang, L., & Mäkinen, K. M. (2024). The Molecular Maze of Potyviral and Host Protein Interactions. *Annual review of virology*, 11(1), 147–170. <https://doi.org/10.1146/annurev-virology-100422-034124>
174. Pollari, M., Sipari, N., Poque, S., Himanen, K., & Mäkinen, K. (2023). Effects of Poty-Potexvirus Synergism on Growth, Photosynthesis and Metabolite Status of *Nicotiana benthamiana*. *Viruses*, 15(1), 121. <https://doi.org/10.3390/v15010121>
175. Price, J. A., Coyne, D., Blok, V. C., & Jones, J. T. (2021). Potato cyst nematodes *Globodera rostochiensis* and *G. pallida*. *Molecular plant pathology*, 22(5), 495–507. <https://doi.org/10.1111/mpp.13047>
176. Pulavarty, A., Egan, A., Karpinska, A., & Kakouli-Duarte, T. (2021). Plant Parasitic Nematodes: A Review on Their Behaviour, Host Interaction, Management Approaches and Their Occurrence in Two Sites in the Republic of Ireland. *Plants* (Basel, Switzerland), 10(11), 2352. <https://doi.org/10.3390/plants10112352>
177. Pulavarty, A., Singh, A., Smyth, D., & Kakouli-Duarte, T. (2022). Sustainable management of the potato cyst nematode, *Globodera rostochiensis*, with two microbial fermentation products. *Frontiers in plant science*, 13, 987059. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.987059>
178. Qi, Y. H., He, Y. J., Wang, X., & Li, J. M. (2021). Physical contact transmission of Cucumber green mottle mosaic virus by *Myzus persicae*. *PloS one*, 16(6), e0252856. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0252856>
179. Radcliffe, E. B., & Ragsdale, D. W. (2002). Aphid-transmitted potato viruses: the importance of understanding vector biology. *American journal of potato research*, 79(5), 353–386. <https://doi.org/10.1007/BF02870173>
180. Rashidi, M., Novy, R. G., Wallis, C. M., & Rashed, A. (2017). Characterization of host plant resistance to zebra chip disease from species-derived potato genotypes and the identification of new sources of zebra chip

- resistance. *PloS one*, 12(8), e0183283. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0183283>
181. Revers, F., & García, J.A. (2015). Molecular biology of potyviruses. *Adv Virus Res*, 92, 101–199. <https://doi.org/10.1016/bs.aivir.2014.11.006>.
182. Rivarez, M. P. S., Vučurović, A., Mehle, N., & Kutnjak, D. (2021). Global Advances in Tomato Virome Research: Current Status and the Impact of High-Throughput Sequencing. *Frontiers in microbiology*, 12, 671925. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.671925>
183. Rizza, M.D., Vilaró, F. L., Torres, D. G., & Maeso, D. (2006). Detection of PVY extreme resistance genes in potato germplasm from the Uruguayan breeding program. *Am J Pot Res*, 83, 297–304. <https://doi.org/10.1007/BF02871590>
184. Romero, L., Peng, H., Jiang, R., & Peng, D. (2025). Cytochrome b Gene of *Globodera pallida* Populations from Colombia Reveals Diversity Within Populations. *Phytopathology*, 115(7), 869–880. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-12-24-0395-R>
185. Ross, B. T., Zidack, N. K., & Flenniken, M. L. (2021). Extreme Resistance to Viruses in Potato and Soybean. *Frontiers in plant science*, 12, 658981. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.658981>
186. Rushton, J., Larson, B., Houser, A., & Nalam, V.J. (2024). Detection and Characterization of Potato Virus Y (PVY) Strains and Mixed Infections in San Luis Valley, Colorado. *PhytoFrontiers*TM. <https://doi.org/10.1094/phytofr-03-24-0028-r>
187. Saidi, A., Hajibarat, Z., Gorji, A.M., & Ahmadvand, R. (2024). Morphological, physiological, and molecular modification of potato under Potato virus Y (PVY), and Potato virus X (PVX), co-application of PVY/PVX, and nematode infections. *Nucleus* 68, 227–241. <https://doi.org/10.1007/s13237-024-00513-2>

188. Sarkar, S., Dias Bernardes Gil, J., Keeley, J., & Jansen, K. (2021). The use of pesticides in developing countries and their impact on health and the right to food. European Union. <https://doi.org/10.2861/28995>
189. Sato, M., Nishikawa, K., Komura, K., Hosaka, K. (2006). Potato virus Y resistance gene, Rychc, mapped to the distal end of potato chromosome 9. *Euphytica* 149:367–372. <https://doi.org/10.1007/s10681-006-9090-y>
190. Schaveling, A. S., Te Molder, D. M., Heeres, P., & Sterken, M. G. (2026). The potato cyst nematode *Globodera pallida* overcomes major potato resistance through selection on standing variation at a single locus. *The New phytologist*, 10.1111/nph.70886. Advance online publication. <https://doi.org/10.1111/nph.70886>
191. Schultz, L., Cogan, N.O.I., McLean, K., Slater, A.T. (2012). Evaluation and implementation of a potential diagnostic molecular marker for H1-conferred potato cyst nematode resistance in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Plant Breed*, 131(2), 315–321. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2012.01949.x>
192. Seesao, Y., Gay, M., Merlin, S., Audebert, C. (2017). A review of methods for nematode identification. *Journal of Microbiological Methods*, 138, 37-49. S0167701216301270. doi:10.1016/j.mimet.2016.05.030
193. Sett, S., Prasad, A., & Prasad, M. (2022). Resistance genes on the verge of plant-virus interaction. *Trends in plant science*, 27(12), 1242–1252. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2022.07.003>
194. Sharma, R., Yang, C. J., Rossi, N., & Dawson, I. K. (2025). Integrating molecular genetics with plant breeding to deliver impact. *Plant physiology*, 198(3), kiaf087. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiaf087>
195. Shimizu, K., Akiyama, R., Okamura, Y., & Mizutani, M. (2023). Solanoeclepin B, a hatching factor for potato cyst nematode. *Science advances*, 9(11), eadf4166. <https://doi.org/10.1126/sciadv.adf4166>
196. Singha, D. L., Das, D., Paswan, R. R., Chikkaputtaiah, C., & Kumar, S. (2022). Novel approaches and advanced molecular techniques for crop

- improvement. *Plant-microbe interactions* (pp. 1-27). CRC Press.
<https://doi.org/10.1201/9781003171416-1>
197. Sivasankara P., S., & Dandurand, L. M. (2021). Effect of Steroidal Glycoalkaloids on Hatch and Reproduction of the Potato Cyst Nematode *Globodera pallida*. *Plant disease*, 105(10), 2975–2980.
<https://doi.org/10.1094/PDIS-02-21-0247-RE>
198. Slater, A. T., Schultz, L., Lombardi, M., & Forster, J. W. (2020). Screening for Resistance to PVY in Australian Potato Germplasm. *Genes*, 11(4), 429.
<https://doi.org/10.3390/genes11040429>
199. Soare, E., & Chiurciu, I. A. (2021). Study on the dynamics of potato production and worldwide trading during the period 2012-2019.
https://www.researchgate.net/publication/357328970_STUDY_ON_THE_DYNAMICS_OF_POTATO_PRODUCTION_AND_WORLDWIDE_TRADING_DURING_THE_PERIOD_2012-2019
200. Song, Y. S., Hepting, L., Schweizer, G., Hartl, L., Wenzel, G., & Schwarzfischer, A. (2005). Mapping of extreme resistance to PVY (Ry (sto)) on chromosome XII using anther-culture-derived primary dihaploid potato lines. *TAG. Theoretical and applied genetics*, 111(5), 879–887.
<https://doi.org/10.1007/s00122-005-0010-7>
201. Song, Y., & Schwarzfischer, A. (2008). Development of STS Markers for Selection of Extreme Resistance (Rysto) to PVY and Maternal Pedigree Analysis of Extremely Resistant Cultivars. *American Journal of Potato Research*, 85, 392-393. <https://doi.org/10.1007/s12230-008-9012-8>
202. Sood, S., Bhardwaj, V., Bairwa, A., Dalamu, Sharma, S., Sharma, A. K., Kumar, A., Lal, M., & Kumar, V. (2023). Genome-wide association mapping and genomic prediction for late blight and potato cyst nematode resistance in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Frontiers in plant science*, 14, 1211472.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1211472>

203. Southey, J.F. (1986) Laboratory methods for work with plant and soil nematodes. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food Reference Book No. 402, 202 p. HMSO, London, UK.
204. Spooner, D. M., McLean, K., Ramsay, G., Waugh, R., & Bryan, G. J. (2005). A single domestication for potato based on multilocus amplified fragment length polymorphism genotyping. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(41), 14694–14699. <https://doi.org/10.1073/pnas.0507400102>
205. Sridhar, J., Venkateswarlu, V., Shah, M.A., & Chakrabarti, S.K. (2022). Species Composition and Distribution of the Vector Aphids of PVY and PLRV in India. *Potato Research*, 65, 601 - 617. <https://doi.org/10.1007/s11540-022-09540-5>
206. Stridh, L.J., Mostafanezhad, H., Andersen, C.B., & Erland Liljeroth (2022). Reduced efficacy of biocontrol agents and plant resistance inducers against potato early blight from greenhouse to field. *J Plant Dis Prot*, 129, 923–938 <https://doi.org/10.1007/s41348-022-00633-4>
207. Sudha, R., Bairwa, V., Bhardwaj, A., & Sharma R. (2016). Identification of potato cyst nematode resistant genotypes using molecular markers. *Scientia Horticulturae*. 198. 21-26. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.11.029>.
208. Syller J. (2012). Facilitative and antagonistic interactions between plant viruses in mixed infections. *Molecular plant pathology*, 13(2), 204–216. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2011.00734.x>
209. Tamisier, L., Fabre, F., Szadkowski, M., & Moury, B. (2024). Within-plant genetic drift to control virus adaptation to host resistance genes. *PLoS pathogens*, 20(8), e1012424. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1012424>
210. Tankam Chedjou, I., Montarry, J., Fournet, S., & Hamelin, F. M. (2024). Combining Masculinizing Resistance, Rotation, and Biocontrol to Achieve Durable Suppression of the Potato Pale Cyst Nematode: A Model. *Evolutionary applications*, 17(9), e70012. <https://doi.org/10.1111/eva.70012>

211. Thomas-Sharma S., Abdurahman A., Ali S., & Forbes G. (2016). Seed degeneration in potato: the need for an integrated seed health strategy to mitigate the problem in developing countries. *Plant Pathology* 65(1), 3-16. <https://doi.org/10.1111/ppa.12439>.
212. Toyota, K., Shirakashi, T., Sato, E., Wada, S., & Min, Y. Y. (2008). Development of a real-time PCR method for the potato-cyst nematode *Globodera rostochiensis* and the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* . *Soil Science and Plant Nutrition*, 54(1), 72–76. <https://doi.org/10.1111/j.1747-0765.2007.00212.x>
213. Valkonen J.P. (2015) Elucidation of virus-host interactions to enhance resistance breeding for control of virus diseases in potato. *Breed Sci*, 65(1), 69-76. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.65.69>.
214. Valkonen J.P.T, Wiegmann K, Hämäläinen JH et al (2008). Evidence for utility of the same PCR-based markers for selection of extreme resistance to Potato virus Y controlled by Rysto of *Solanum stoloniferum* derived from different sources. *Annals of Applied Biology*, 152, 121-130. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2007.00194.x>
215. Valkonen, J. P. T., Gebhardt, C., Zimnoch-Guzowska, E., & Watanabe, K. N. (2017). Resistance to Potato virus Y in Potato. *Potato Virus Y: Biodiversity, Pathogenicity, Epidemiology and Management*, 207–241. https://doi.org/10.1007/978-3-319-58860-5_8
216. Valkonen, J. P. T., Puurand, Ü, Slack, S. A., & Saarma, M. (1995). Three strain groups of potato A potyvirus based on hypersensitive responses in potato, serological properties, and coat protein sequences. *Plant Dis.* 79, 748–753. <https://doi.org/10.1094/PD-79-0748>
217. van de Vossenbergh, B. T. L. H., Voogd, J. G. B., Westenberg, M., & Karssen, G. (2014). Comparison of three conventional PCR test (Bulman & Marshall,) versions for the molecular identification of *G. lobodera pallida* and *G. rostochiensis* cysts and juveniles. *EPPO Bulletin*, 44(1), 27-33. <https://doi.org/10.1111/epp.12101>

218. van de Vossenberg, B. T. L. H., Warris, S., Nguyen, H. D. T., & van der Lee, T. A. J. (2019). Comparative genomics of chytrid fungi reveal insights into the obligate biotrophic and pathogenic lifestyle of *Synchytrium endobioticum*. *Scientific reports*, 9(1), 8672. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-45128-9>
219. van Steenbrugge, J. J. M., van den Elsen, S., Holterman, M., & Helder, J. (2021). Comparative genomics of two inbred lines of the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis* reveals disparate effector family-specific diversification patterns. *BMC genomics*, 22(1), 611. <https://doi.org/10.1186/s12864-021-07914-6>
220. Verchot, J. (2022). Potato virus X: A global potato-infecting virus and type member of the Potexvirus genus. *Molecular Plant Pathology*, 23(3), 315-320. <https://doi.org/10.1111/mpp.13163>
221. Wainer, J., & Dinh, Q. (2021). Taxonomy, Morphological and Molecular Identification of the Potato Cyst Nematodes, *Globodera pallida* and *G. rostochiensis*. *Plants*, 10(1), 184. <https://doi.org/10.3390/plants10010184>.
222. Wang, X., Lei, R., Peng, H., & Peng, D. (2022). Rapid Diagnosis and Visual Detection of Potato Cyst Nematode (*Globodera rostochiensis*) Using Recombinase Polymerase Amplification Combination with Lateral Flow Assay Method (RPA-LFA). *Agronomy*, 12(10), 2580. <https://doi.org/10.3390/agronomy12102580>
223. Weber, E. L., Busse, J. S., & Bethke, P. C. (2021). Current-Season Infection With Ordinary and Recombinant Strains of Potato virus Y Has Detrimental Effects on Chipping Potato Yield and Tuber Quality. *Plant disease*, 105(2), 450–455. <https://doi.org/10.1094/PDIS-06-20-1281-RE>
224. Wu, X., Valli, A., García, J. A., Zhou, X., & Cheng, X. (2019). The Tug-of-War between Plants and Viruses: Great Progress and Many Remaining Questions. *Viruses*, 11(3), 203. <https://doi.org/10.3390/v11030203>
225. Xue, M., Arvy, N., & German-Retana, S. (2023). The mystery remains: How do potyviruses move within and between cells?. *Molecular plant pathology*, 24(12), 1560–1574. <https://doi.org/10.1111/mpp.13383>

226. Yang, Y., Feng, R., Hong, B., & Chang, Q. (2025). Chromosome-level genome assembly of the sweet potato rot nematode *Ditylenchus destructor*. *Scientific data*, 12(1), 174. <https://doi.org/10.1038/s41597-024-04293-x>
227. Zelya, A., Zelya, G., Oliynyk, T., & Ghunchak, V. (2018). Screening of potato varieties for multiple resistance to *Synchytrium endobioticum* in the western region of Ukraine. *Agricultural Science and Practice*, 5(3), 3-11. <https://doi.org/10.15407/agrisp5.03.003>
228. Zemek, R., Konopická, J., Jozová, E., & Skoková Habušťová, O. (2021). Virulence of *Beauveria bassiana* Strains Isolated from Cadavers of Colorado Potato Beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. *Insects*, 12(12), 1077. <https://doi.org/10.3390/insects12121077>
229. Zhang, W., Sun, X., Wei, X., & Bai, Y. (2021). Geography-Driven Evolution of Potato Virus A Revealed by Genetic Diversity Analysis of the Complete Genome. *Frontiers in microbiology*, 12, 738646. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.738646>
230. Zuheer D., Ali H. (2023). Biological, serological and molecular characterization of Potato virus Y strains isolated from potato (*Solanum tuberosum* L.). *Revis Bionatura*, 8 (4) 60. <http://dx.doi.org/10.21931/RB/2023.08.04.60>
231. Антіпов, І. О., Спиридонов, В. Г., & Мельничук, М. Д. (2007). Філогенетичний аналіз генів капсидних білків українських ізолятів вірусів картоплі. Науковий вісник Ужгородського університету: серія: Біологія. Ред.: В.І. Ніколайчук, М.Я. Співак та ін. Ужгород Говерла, 2007. 20. С. 220–225.
232. Бабич А.Г., Сухарева Р.Д., Бабич О.А., Приходько І.В. (2020). Прикладні проблеми виявлення та ідентифікації золотистої картопляної нематоди. *Biological systems: theory and innovation*. 11,(4), 87-95. <https://doi.org/10.31548/biologiya2020.04.008>
233. Бондарчук А.А. (2007). Виродження картоплі та прийоми боротьби з ним. Біла Церква, БДАУ. 104 с.

234. Бондус Р.О., Харченко Ю.В., Рябчун, В.К., & Кириченко С.О. (2024). Науково-методичні рекомендації з формування навчальних колекцій генетичного різноманіття картоплі секції *Tuberarium* (Dun.) Вук. роду *Solanum* L. Друкарня СП ТОВ «Християнська Зоря». С – 68.
235. Бородай В.В., Парфенюк А.І. (2018) Поширеність та розвиток основних хвороб картоплі (*Solanum tuberosum* L.) в Україні. *Агроекологічний журнал*, 4, 82-87. <https://doi.org/10.33730/2077-4893.4.2018.161774>
236. Волкова, І. В., Решотько, Л. М., & Дмитрук, О. О. (2021). Поширення збудників вірусних хвороб картоплі в зонах вирощування культури. *Сільськогосподарська мікробіологія*, 32, 67-73. <https://doi.org/10.35868/1997-3004.32.67-73>
237. Демчук, І. В., Волкова, І. В., Вишневська, О. В., & Решотько, Л. М. (2023). Поширення у-вірусу картоплі в агроценозах України. *Сільськогосподарська мікробіологія*, 38, 69-78. <https://doi.org/10.35868/1997-3004.38.69-78>
238. Дмитрук , О., Дмитрук , Ю., Бова , Т., Пиріг , О., & Коломієць , Л. (2012). Моніторингові дослідження вірусних хвороб на посадках картоплі полісся України. *Сільськогосподарська мікробіологія*, 15, 140-149. <https://doi.org/10.35868/1997-3004.15.140-149>
239. Дуніч А.А., Міщенко Л.Т., Кириченко С.О., Бондус Р.О., Козуб Н.О., Міщенко І.А., Пожилов І.М. (2025). Діагностика вірусів у насадженнях картоплі та їх вплив на урожай. *Фітосанітарна безпека*, (71), 45-61. <https://doi.org/10.36495/PHSS.2025.71.44-60>
240. Дуніч, А., Кириченко, С., Міщенко, І., Молодченкова, О., Бондус, Р., Дашченко, А., & Міщенко, Л. (2024). Діагностика найнебезпечніших вірусів картоплі та сої у 2024 р. — як перший етап пошуку донорів генів стійкості до вірусів. *Карантин і захист рослин*, (4), 12-17. <https://doi.org/10.36495/2312-0614.2024.4.12-17>

241. Калатур, К. А., & Янсе, Л. А. (2021). Фітонематоди як обмежуючий біотичний чинник аграрного виробництва у світі (огляд). *Наукові праці Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків*, (29), 13–46. <https://doi.org/10.47414/np.29.2021.244423>
242. Кириченко, С. О., Созінова, О. І., Бондар, Т. І., & Борзих, О. І. (2022). Дослідження українських сортозразків картоплі з використанням ДНК-маркера гена стійкості H1 проти золотистої цистоутворюючої нематоди *Фітосанітарна безпека*, (68) 114-125. <https://doi.org/10.36495/1606-9773.2022.68.114-125>
243. Кириченко, С., & Козуб, Н. (2023). Скринінг ліній картоплі за генами стійкості Rychc та Ryadg проти вірусу Y картоплі. *Карантин і захист рослин*, (2), 9-13. <https://doi.org/10.36495/2312-0614.2023.2.9-13>
244. Кириченко, С., Борзих, О., Бондус, Р., & Козуб, Н. (2025). Молекулярна ідентифікація генів стійкості Ryadg Rychc і Rysto до Y-вірусу картоплі у колекційних зразках картоплі. *Карантин і захист рослин*, (4), 3-7. <https://doi.org/10.36495/2312-0614.2025.4.3-7>.
245. Неїлик М.М., Лутковська С.М., Ткачук О.П., Циганський В.І. (2023). Нематода:біологія, моніторинг, захист і нормативна база: монографія. Вінниця: ТВОРИ, 260 с.
246. Пінчук Н.В., Вергелес П.М., Коваленко Т.М. (2020). Дослідження динаміки поширення золотистої картопляної нематоди в Україні та окремих чинників її регулювання. *Сільське господарство та лісівництво*, 16, 149-159. <https://doi.org/10.37128/2707-5826-2020-1-11>
247. Плотницька Н. М., Невмержицька О. М., Гурманчук О. В., & Невідомський Р. В. (2024). Ефективність біологічних препаратів проти мікозів картоплі. *Подільський вісник: сільське господарство, техніка, економіка*, 4(45), 45-49. <https://doi.org/10.37406/2706-9052-2024-4.6>
248. Подгаєцький А. А., Піка М. А. (1990). Виділення вірусостійких міжвидових гібридів картоплі. *Картоплярство*. Вип. 21. С. 27–32.

249. Райчук Т.М. (2010). Збудники плямистостей картоплі. Видовий склад у Північному Лісостепу. *Карантин і захист рослин*, (3), 15–16.
250. Сігарьова Д. Д., Пилипенко Л. А., Борзих О. І., Ковтун А. М. (2017). Сільськогосподарська нематологія. Київ. *Аграрна наука*, 340 с.
251. Сігарьова, Д., Бондар, Т., & Нікішичева, К. (2024). Оцінка стійкості до *Globodera rostochiensis* (Ro-1) новоствореного селекційного матеріалу картоплі. *Карантин і захист рослин*, (3), 32-38. <https://doi.org/10.36495/2312-0614.2024.3.32-38>
252. Тактаєв, Б., Подберезко, І., Фурдига, М., & Чередниченко, Л. (2022). Випробування селекційного матеріалу картоплі на стійкість до вірусних хвороб. Міжвідомчий тематичний науковий збірник "Картоплярство", (46), 19-29. <https://potato-journal.com.ua/index.php/journal/article/view/3>
253. Тимко Л. В. (2019). Адаптивна здатність та урожайність насіннєвого матеріалу сортів картоплі різних груп стиглості в умовах Полісся України. Умань: КП "Малинська РД".
254. Трибель С.О., Пилипенко Л.А., Бондарчук А.А., & Захарчук Н.А. (2013). Методологія оцінювання сортозразків картоплі на стійкість проти основних шкідників та збудників хвороб. за наук. ред. докторів сільськогосподарських наук, професорів С.О. Трибеля і А.А. Бондарчука. *Аграр. наука*, 264 с. +8с. дод.

ДОДАТКИ

ДОДАТОК А

Таблиця 1. Результати візуальної оцінки ступеня стійкості рослин картоплі до вірусних хвороб в польових умовах (природний інфекційний фон), бали, 2022р. (Інформацію надано Бондус Р.О.)

ДОДАТОК Б

Акт впровадження результатів наукових досліджень 22.09.2025 № 191 наданий Устимівською дослідною станцією рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України.

ДОДАТОК В

Дані реєстрації колекційних зразків картоплі (номери Національного каталогу: UM0101055, номер свідоцтва 2573; UM0100449, номер свідоцтва 2572; UM0100458, номер свідоцтва 2683; UM0100115 номер свідоцтва 2684)

ДОДАТОК Г

Список публікацій здобувача за темою дисертації

ДОДАТОК Д

Відомості про апробацію результатів дисертації

ДОДАТОК А

**Устимівська дослідна станція рослинництва
Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України.
Результати візуальної оцінки ступеня стійкості рослин картоплі до
вірусних хвороб в польових умовах (природний інфекційний фон),
бали (Інформацію надано Бондус Р.О. 2022 рік) (фрагмент таблиці зі
статті Hadzalo et al., 2024)**

Назва сорту	Рік державної реєстрації	Зморшкувата мозаїка (збудники – <i>Potato virus Y</i> у комбінації з <i>Potato virus X</i> , <i>Potato virus S</i> , <i>Potato virus A</i> , <i>Potato virus M</i>)	Смугаста мозаїка (стрик) (збудник – <i>Potato virus Y</i>)
Фактор	2015	7	9
Божедар	1996	5	8
Гарт	1990	7	7
Зов	1989	8	9
Кобза	1995	7	7
Косень 95	1999	8	9
Молодіжна	1996	7	8
Мрія	2004	5	9

Незабудка	1981	8	9
Оksamит	2002	9	9
Посвіт	1992	7	9
Пролісок	1991	5	5
Повінь	2000	5	5
Седнівська рання	1994	7	9
Серпанок	2001	5	5
Сорокаденка біла	Украї на	7	9
Чернігівська рання	1999	5	5
Берегиня	1992	5	9
Доброчин	1995	3	7
Мавка	1982	5	5
Малич	1988	7	9
Обрій	1997	5	5
Поляна	2002	5	5
Радич	1997	8	9
Луговська	1987	8	8
Фантазія	2001	5	5
Горлиця	1996	7	9
Дзвін	2000	7	7
Лелека	2002	8	9
Либідь	1993	5	5
Поліська 96	2001	7	9
Свалявська	2001	8	9
Українська рожева	1989	7	8

Явір	2000	8	9
Зарево	1983	7	3
Воловецька	1985	8	9
Іванківська рання	2015	8	9
Ікар	1983	7	9

* Візуальна оцінка ступеня стійкості рослин картоплі до вірусних хвороб проводилась згідно методики відпрацьованої в лабораторії вихідного матеріалу Інституту картоплярства НААН України за 9-ти бальною шкалою стійкості, де балу 9 відповідала відсутність симптомів хвороби, а балу 1 – максимальний розвиток хвороби, що обумовлює значне пригнічення росту і розвитку та поширення симптомів по всій рослині (Подгаєцький А.А., Піка М.А. Виділення вірусостійких міжвидових гібридів картоплі. *Картоплярство*. 1990. Вип. 21. – С. 27–32.). Шкала оцінки вірусних хвороб наступна:

Зморшкувата мозаїка (збудники – *Potato virus Y* у комбінації з *Potato virus X*, *Potato virus S*, *Potato virus A*, *Potato virus M*): 9 – рослини без ознак ураження; 8 – початкові симптоми захворювання, 7 – хворобою уражено до 25% листків; 5 – симптоми захворювання проявляються на половині листків; 3 – до 75% листків мають ознаки хвороби; 1 – кущ відстає в рості та розвитку, всі листки дуже гофровані;

Смугаста мозаїка (стрик) (збудник – *Potato virus Y*): 9 – рослини без ознак ураження; 8 – початкові симптоми захворювання; 7 – до 25 % листків мають ознаки хвороби; 5 – на половині листків спостерігається відмирання тканини; 3 – до 75 % листків мають ознаки захворювання, нижні листки обпадають або звисають вздовж стебла; 1 – до 50 % опалих листків, решта або звисають або дуже уражені, некрози на стеблах;

Крапчастість (збудники – *Potato virus X* та *Potato virus S*): 9 – рослини без ознак ураження; 8 – початкові симптоми захворювання; 7 – ознаки хвороби спостерігаються на 10 % листків куща; 5 – до 30% листків мають ознаки хвороби; 3 – до 50% листків мають ознаки хвороби; 1 – майже всі листки куща мають ознаки хвороби.

Кучерявість (складчастість) листків (збудники – *Potato virus A* і *Potato virus M*, а також комбінації $A+X$ і $A+S$): 9 – рослини без ознак ураження; 8 – початкові симптоми захворювання, 7 – хворобою уражено до 25% листків; 5 – симптоми захворювання проявляються на половині листків; 3 – до 75% листків мають ознаки хвороби; 1 – кущ відстає в рості та розвитку, різко виражена мармуровість, великі мозаїчні плями та чітка складчастість, кучерявість всієї поверхні листків.

ДОДАТОК Б

Акт впровадження результатів наукових досліджень 22.09.2025 № 191



**УСТИМІВСЬКА ДОСЛІДНА СТАНЦІЯ РОСЛИННИЦТВА
ІНСТИТУТУ РОСЛИННИЦТВА ІМ. В.Я. ЮР'ЄВА
НАЦІОНАЛЬНОЇ АКАДЕМІЇ АГРАРНИХ НАУК УКРАЇНИ**

39074, с. Устимівка, Кременчуцького району, Полтавської області
Тел./факс +38 05365 23401, E-mail uds_st@ukr.net

від «22» 09. 2025 за № 191

Затверджую:
В. о. директора Устимівської
дослідної станції
рослиництва
Юрій ХАРЧЕНКО



АКТ

про впровадження результатів дисертаційного дослідження
«Ідентифікація генів стійкості до основних збудників хвороб у сортів і ліній
картоплі української селекції»
Кириченка Святослава Олексійовича

від 22.09.2025р.

Результати дослідження сортів картоплі української і закордонної селекції за молекулярними маркерами генів екстремальної стійкості до вірусу генів екстремальної стійкості до вірусу Y картоплі *Ry_{chc}*, *Ry_{adg}*, *Ry_{sto}* використовуються в науковій роботі Устимівської дослідної станції рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України шляхом вивчення колекції генетичного різноманіття картоплі секції *Tuberarium* (Dun.) Вук. Роду *Solanum* L. та відбору генотипів за господарсько-цінними ознаками з метою подальшого їх включення у селекційні програми.

Завідуюча лабораторії технічних,
кормових та овочевих культур,
канд. с.-г. наук, ст. наук. сп.

Росина БОНДУС

ДОДАТОК В

УКРАЇНА



СВІДОЦТВО

**про реєстрацію зразка
генофонду рослин в Україні**

№ 2572

На підставі повноважень, наданих Національною академією аграрних наук України, Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва, Національний центр генетичних ресурсів рослин України видав це свідоцтво на зразок генофонду

картоплі сорт Дзвін,

зареєстрований під номером Національного каталога UM0100449

Поєднання кількості бульб з куща 9 шт., маси однієї бульби 83 г, вмісту крохмалю 18,6 %, смакових якостей 7 б. зі стійкістю до раку звичайного біотипу 9 б., фітофторозу 7 б., парші 7 б., У-вірусу (РІУ) 9 б., за врожаєм з куща 750 г. Середньопізній (вегетаційний період 115 діб), столовий. Бульби видовженоовальні, рожеві, вічка дрібні, шкірка сітчаста, м'якуш світло-жовтий. Рекомендований для вирощування в зонах Полісся України.

Колекціонери: Бондус Р.О., Фурдига М.М., Гордісико В.В.,
Гордісико О.В., Міщенко Л.Т., Козуб Н.О., Кириченко С.О.,
Дуїч А.А.

Заявник: Інститут картоплярства НААН,
Устимівська дослідна станція рослинництва
Інституту рослинництва ім. В.Я.Юр'єва НААН

Запит № 005276 від 30.09.2024

Дата видавання свідоцтва 29.10.2024

Керівник Національного центру
генетичних ресурсів рослин України

 Віктор РЯБЧУН

УКРАЇНА



СВІДОЦТВО

про реєстрацію зразка
генофонду рослин в Україні

№ 2573

На підставі повноважень, наданих Національною академією аграрних наук України, Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва, Національний центр генетичних ресурсів рослин України видав це свідоцтво на зразок генофонду

картоплісорт Оксамит 99,зареєстрований під номером Національного каталога UM0101055

Посадження кількості бульб з куща 10 шт., маси однієї бульби 80 г, вмісту крохмалю 14,5 %, смакових якостей 7 б. зі стійкістю до раку звичайного біотипу 9 б., фитофторозу 8 б., парші 9 б., Y-вірусу (PVY) 9 б., M-вірусу (PVIM) 8 б., S-вірусу (PVIS) 8 б., за врожаєм з куща 800 г. Середньопізній (вегетаційний період 115 діб), столовий. Бульби гладенькі, овальновидовжені, рожеві вічка дрібні, шкірка сітчаста, м'якуш світло-кремовий. Рекомендований для вирощування в зонах Полісся, лісостепу, степу України.

Автор: Ільчук Р.В.,

Колекціонери: Бондус Р.О., Фурдига М.М., Гордісико В.В., Гордісико О.В., Міщенко Л.Т., Козуб Н.О., Кириченко С.О., Дуніч А.А.

Заявник: Інститут картоплярства НААН,
Устимівська дослідна станція рослинництва
Інституту рослинництва ім. В.Я.Юр'єва НААН

Запит № 005277 від 30.09.2024Дата видавання свідоцтва 29.10.2024

Керівник Національного центру
генетичних ресурсів рослин України

Віктор РЯБЧУН

УКРАЇНА



СВІДОЦТВО

про реєстрацію зразка
генофонду рослин в Україні

№ 2683

На підставі повноважень, наданих Національною академією аграрних наук України, Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва, Національний центр генетичних ресурсів рослин України видав це свідоцтво на зразок генофонду

картоплісорт Житомирянка

zareєстрований за номером Національного каталога UM0100458

Поеднання кількості бульб з куща 10 шт., маси однієї бульби 85 г, вмісту крохмалю 15 %, смакових якостей 7 б. зі стійкістю до Y-вірусу (PVY) 8 б. та L-вірусу 8 б., раку звичайного біотипу 9 б., фітофторозу 7 б., парші 7 б., чорної ніжки 7 б., кільцевої гнилі 7 б., стеблової нематоди 7 б.; за врожайності 850 г з куща. Бульби коротковальні, білі, вічка поверхневі, м'якуш світло-жовтий, не темніє до і після варіння. Середньоранній (вегетаційний період 90 діб), столового призначення. Рекомендований для вирощування в зоні Полісся.

Автори: Сидорчук В.І.

Колекціонери: Бондус Р.О., Фурдига М.М., Гордієнко В.В., Гордієнко О.В., Міщенко А.П., Козуб Н.О., Кириченко С.О., Дуніч Я.Я.

Заявник: Устимівська дослідна станція рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН, Інститут картоплярства НААН, Інститут захисту рослин НААН, Київський національний університет імені Тараса Шевченка

Запит № 005458 від 15.08.2025

Дата видавання свідоцтва 09.10.2025

Керівник Національного центру
генетичних ресурсів рослин України



Віктор РЯБЧУН

УКРАЇНА



СВІДОЦТВО

про реєстрацію зразка
генофонду рослин в Україні

№ 2684

На підставі повноважень, наданих Національною академією аграрних наук України, Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва, Національний центр генетичних ресурсів рослин України видав це свідоцтво на зразок генофонду

картоплісорт Радомишльська

zareєстрований за номером Національного каталога UM0100115

Поєднання кількості бульб з куща 10 шт., маси однієї бульби 94 г, вмісту крохмалю 15 %, смакових якостей 7 б. зі стійкістю до Y-вірусу (PVY) 8 б. та L-вірусу 8 б., раку звичайного біотипу 9 б., за врожайності 750 г з куща. Бульби овальні, білі, вічка поверхневі, м'якуш білий. Середньоранній (вегетаційний період 90 діб), столового призначення. Рекомендований для вирощування в зоні лісостепу, Полісся України.

Автори: Сидорчук В.І.

Колекціонери: Бондус Р.О., Фурдига М.М., Гордієнко В.В., Гордієнко О.В., Міщенко А.П., Козуб Н.О., Кириченко С.О., Дуніч А.А.

Заявник: Устимівська дослідна станція рослинництва Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН, Інститут картоплярства НААН, Інститут захисту рослин НААН, Київський національний університет імені Тараса Шевченка

Запит № 005459 від 15.08.2025

Дата видавання свідоцтва 09.10.2025

Керівник Національного центру
генетичних ресурсів рослин України

Віктор РЯБЧУН



ДОДАТОК Г

Публікації здобувача за темою дисертаційної роботи:

Статті у фахових виданнях України

1. Кириченко, С.О., Созінова, О.І., Бондар Т.І., Созінов І.О., Козуб Н.О., Борзих О.І. (2022). Дослідження українських сортозразків картоплі з використанням ДНК-маркера гена стійкості *NI* проти золотистої цистоутворюючої нематоди. *Фітосанітарна безпека*, 68, 114-125. <https://doi.org/10.36495/1606-9773.2022.68.114-125>

(Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, аналіз отриманих результатів, підготовка статті до друку)

2. Кириченко С.О., Козуб Н.О. (2023). Скринінг ліній картоплі за генами стійкості *Ry_{chc}* та *Ry_{adg}* проти вірусу *Y* картоплі. *Карантин і захист рослин*, 2(273), 9-13. <https://doi.org/10.36495/2312-0614.2023.2.9-13>

(Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, аналіз отриманих результатів, підготовка статті до друку)

3. Дуніч, А., Кириченко, С., Міщенко, І., Молодченкова, О., Бондус, Р., Дашченко, А., & Міщенко, Л. (2024). Діагностика найнебезпечніших вірусів картоплі та сої у 2024 р. – як перший етап пошуку донорів генів стійкості до вірусів. *Карантин і захист рослин*, (4), 12-17. <https://doi.org/10.36495/2312-0614.2024.4.12-17>

(Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, аналіз отриманих результатів, підготовка статті до друку)

4. **Кириченко, С.**, Борзих, О., Бондус, Р., Созінов, І., Міщенко, Л., Козуб, Н. (2025). Молекулярна ідентифікація генів стійкості *Ry_{adg}* *Ry_{chc}* і *Ry_{sto}* до *Y*-вірусу картоплі у колекційних зразках картоплі. *Карантин і захист рослин*, 4, 3-7. <https://doi.org/10.36495/2312-0614.2025.4.3-7>.

(Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, аналіз отриманих результатів, підготовка статті до друку)

5. Дуніч А.А., Міщенко Л.Т., **Кириченко С.О.**, Бондус Р.О., Козуб Н.О., Міщенко І.А., Пожилов І.М. (2025). Діагностика вірусів у насадженнях

картоплі та їх вплив на урожай. *Фітосанітарна безпека*, 71, 45-61.
<https://doi.org/10.36495/PHSS.2025.71.45-61>

(Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, аналіз літературних джерел)

Стаття в журналі, включеному до міжнародної наукометричної бази *Web of Science*

Hadzalo, Y. M., **Kyrychenko, S. O.**, Bondus, R. O., & Kozub, N. O. (2024). Molecular identification of extreme resistance genes to PVY among breeding lines and potato varieties of Ukrainian origin. *Agricultural Science and Practice*, 11(1), 3-13.
<https://doi.org/10.15407/agrisp11.01.003>. (WoS)

(Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, аналіз отриманих результатів, підготовка статті до друку)

Тези наукових конференцій

6. **Кириченко С.О.**, Созінова О.І., Бондар Т.І., Созінов І.О., Козуб Н.О., Борзих О.І. (2022). Визначення наявності генів стійкості *H1* та *Ryhc* серед зразків картоплі української селекції *Селекція, генетика та біотехнологія сільськогосподарських рослин: досягнення, інновації та перспективи* (с. 94-95). СГІ – НЦНС.
https://sgi.in.ua/data/documents/vidannya-institutu/materiali-konferencii/materiali_konferencii_6.pdf

(Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, аналіз отриманих результатів, підготовка тез до друку)

7. **Кириченко С.О.**, Созінова О.І., Бондар Т.І., Кучерявий І.І., Созінов І.О., Козуб Н.О., Борзих О.І. (2022). Визначення наявності гена стійкості *H1* серед українського селекційного матеріалу картоплі. У О.І. Борзих та ін. (Ред). *Захист рослин: наукові здобутки та перспективи досліджень: матеріали Міжнародної науково-практичної конференції, присвяченої 75-річчю заснування Інституту захисту рослин НААН, 150-річчю від дня народження Поспелова Володимира Петровича, 100-річчю від*

дня народження Арешнікова Бориса Андрійовича, 90-річчю від дня народження Доліна Володимира Гдаліча (с. 107-108). ІЗР НААН. https://ipp.gov.ua/wp-content/uploads/tezi_konferentsiya-do-75-richchya-izr_07_06_2022.pdf

(Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, аналіз отриманих результатів, підготовка тез до друку)

8. **Кириченко С.О.**, Созінова О.І., Кучерявий І.І., Созінов І.О., Козуб Н.О., Борзих О.І. (2022). Застосування молекулярних маркерів для ідентифікації зразків картоплі за генами стійкості до вірусу у картоплі. У О.І. Борзих та ін. (Ред). *Захист рослин: наукові здобутки та перспективи досліджень: матеріали Міжнародної науково-практичної конференції, присвяченої 75-річчю заснування Інституту захисту рослин НААН, 150-річчю від дня народження Поспелова Володимира Петровича, 100-річчю від дня народження Арешнікова Бориса Андрійовича, 90-річчю від дня народження Доліна Володимира Гдаліча.* (с. 108-109). ІЗР НААН. https://ipp.gov.ua/wp-content/uploads/tezi_konferentsiya-do-75-richchya-izr_07_06_2022.pdf

(Особистий внесок здобувача – проведення дослідів, аналіз даних, підготовка тез)

9. **Кириченко С.О.**, Созінова О.І., Созінов І.І., Козуб Н.О., Бондар Т.І. (2023). Ідентифікація у зразків картоплі вітчизняної селекції генів стійкості до вірусу Y за маркерами RY0-186 ТА RYSC-3. У Вожегова, Р., Заришняк, А., Ковальова І. та ін. (ред). *Селекція агрокультур в умовах змін клімату: напрями та пріоритети: збірник матеріалів II Міжнародної науково-практичної конференції.* (с.195-196). Одеса: Олді+, <https://icsanaas.com.ua/wp-content/uploads/2023/04/%D0%97%D0%B1%D1%96%D1%80%D0%BD%D0%B8%D0%BA.pdf>.

(Особистий внесок здобувача – проведення дослідів, аналіз даних, підготовка тез)

10. **Kyrychenko, S.O.**, Kozyb, N.O., Bondar, T.I., Bondus, R.O. (2023). Identification of potato samples with the potato virus Y resistance genes *Ry_{chc}* and *Ry_{adg}*. *X International Conference. Bioresources and Viruses*, Kyiv, Ukraine. (p. 72).

https://www.researchgate.net/publication/374547394_ICBV_2023_Book_abstracts

(Особистий внесок здобувача – проведення дослідю, аналіз даних, підготовка тез)

11. **Кириченко С.О.**, Козуб Н.О., Созінов І.О., Бондар Т.І., Бондус Р.О., Міщенко Л.Т. (2024). Скринінг сортів картоплі української і закордонної селекції на гени стійкості до вірусу у за допомогою молекулярних маркерів. Шуст О.А., Варченко О.М., Димань Т.М. та ін. (Ред). *Аграрна освіта і наука: досягнення та перспективи розвитку: матеріали V Міжнародної науково-практичної конференції*. (с. 45-48). Біла Церква: БНАУ

https://science.btsau.edu.ua/sites/default/files/tezy/tezy_agrar_osvit_nauk_28.03.2024.pdf

(Особистий внесок здобувача – проведення дослідю, аналіз даних, підготовка тез)

12. Bondus R., Mishchenko L., Furdyha M., Hordiienko V., Hordiienko O. **Kyrychenko S.** (2024). Use of potato genetic resources in Ukraine. *6th International Scientific Conference Agrobiodiversity for Improving the Nutrition, Health, Quality of People Life and Nature* (p. 21). <https://doi.org/10.15414/2024.9788055227702>

(Особистий внесок здобувача – підготовка тез)

13. Bondus R., Mishchenko L., Shevchenko T., Furdyha M., Zakharchuk N., Hordiienko V., Hordiienko O., **Kyrychenko S.** (2024). Formation and composition of a trait collection of potatoes by starch content and technological properties. *Material of the national scientific conference with international participation*. (p.370-374). Institute of crop science

"PORUMBENI"

<https://cncps.maia.gov.md/wp-content/uploads/2024/09/Realizari-stiintifice-in-ameliorarea-porumbului-si-altor-culturi-cerealieri-3.pdf>

(Особистий внесок здобувача – підготовка тез)

14. **Кириченко С.О.**, Козуб Н.О., Созінов І.О., Бондар Т.І., Бондус Р. О., Міщенко Л.Т. (2024). Скринінг сортів картоплі української та закордонної селекції за генами стійкості Ry_{chc} та Ry_{adg} до Y-вірусу картоплі (PVY) за допомогою молекулярних маркерів. *Аграрна наука: стан та перспективи розвитку: збірник матеріалів IV Міжнародної науково-практичної конференції* (с. 185-187). Одеський державний аграрний університет. <https://osau.edu.ua/wp-content/uploads/2025/04/ZBIrnyk-ABT-28-29.11.2024.pdf>

(Особистий внесок здобувача – проведення дослідю, аналіз даних, підготовка тез)

15. Міщенко Л.Т., Бондус Р.О., Дуніч А.А., Міщенко І.А., Дашченко А.В., Козуб Н.О., **Кириченко С.О.** (2025). Лікувальна цінність картоплі та пошук джерел її вірусостійкості. *Лікарські рослини: традиції та перспективи досліджень: матеріали VII Міжнародної наукової конференції.. Київ: ТОВ «Центр поліграфії «КОМПРИНТ». с. 133-137.* Дослідна станція лікарських рослин Інституту агроєкології і природокористування. https://www.researchgate.net/publication/370221842_Likarski_roslini_tradicii_t_a_perspektivi_dosliden

(Особистий внесок здобувача – проведення дослідю, аналіз даних, підготовка тез)

16. **Кириченко С.О.**, Козуб Н.О., Бондар Т.І., Бондус Р. О., Міщенко Л. Т. (2025). Оцінка українського генетичного матеріалу картоплі на стійкість до Y-вірусу картоплі (PVY). Котвіцька А. А., Владимірова І. М., Хохленкова Н.В., та ін. (Ред). *Проблеми та досягнення сучасної біотехнології: матеріали V міжнародної наук.-практ. конф.* 208-209с.

Національний фармацевтичний університет.
https://biotech.nuph.edu.ua/wpcontent/uploads/2025/04/tezy_v_mizhnarodnoi_naukovo_praktychnoi_konferentsii_problemy_ta_dosiahnennia.pdf

(Особистий внесок здобувача – проведення дослідю, аналіз даних, підготовка тез)

17. **Kyrychenko S.**, Sozinov I., Bondar T., Bondus R., Mishchenko L., Kozub N. (2025). Analysis of Ukrainian potato varieties using the molecular marker *YES-3A* of the *Ry_{sto}* gene for the extreme resistance to Potato Virus Y. Andronic Larisa [et al.]. *Advanced Biotechnologies – Achievements and Prospects", scientific international symposium* (p. 36-37). Moldova State University Institute of Genetics, Physiology and Plant Protection https://igfpp.usm.md/sites/default/files/inline-files/Symposiun_culegereea2025%201.pdf

(Особистий внесок здобувача – проведення дослідю, аналіз даних, підготовка тез)

18. **Кириченко С.О.**, Бондус Р.О., Созінов І.О., Міщенко Л.Т., Козуб Н.О. (2025). Молекулярна ідентифікація носіїв гена стійкості *Ry_{adg}* та *Ry_{chc}* як перший етап пошуку донорів стійкості до вірусу у картоплі (pvy) серед сортів картоплі українського та закордонного походження. *Біотехнологія, генетика та біохімія сільськогосподарських рослин: тези доповідей Всеукраїнської наукової конференції* (с. 21-22). Одеса: СГІ–НЦНС. https://sgi.in.ua/data/documents/vidannya-institutu/materiali-konferencii/materiali_konferencii_30-09-2025.pdf

(Особистий внесок здобувача – проведення дослідю, аналіз даних, підготовка тез, апробація результатів)

Методичні рекомендації

19. Бондус Р.О., Харченко Ю.В., Рябчун, В.К., Богуславський Р.Л., Задорожна О.А., Докукіна К.І., Міщенко Л.Т., Подгаєцький А.А., Кравченко Н.В., Фурдига М.М., Захарчук Н.А, Гордієнко В.В., Гордієнко О.В., **Кириченко С.О.** (2024). Науково-методичні рекомендації з формування

навчальних колекцій генетичного різноманіття картоплі секції Tuberarium (Dun.) Buk. роду Solanum L. Друкарня СП ТОВ «Християнська Зоря». С- 68.

(Особистий внесок здобувача – участь у написанні методичних рекомендацій)

ДОДАТОК Д

Відомості про апробацію результатів роботи

Назва конференції	Місце і дата проведення	Тип участі
Селекція, генетика та біотехнологія сільськогосподарських рослин: досягнення, інновації та перспективи	Одеса, 26 жовтня 2022 року	Публікація тез
Міжнародна науково-практична конференції, присвячена 75-річчю заснування Інституту захисту рослин НААН, 150-річчю від дня народження Поспелова Володимира Петровича, 100-річчю від дня народження Арешнікова Бориса Андрійовича, 90-річчю від дня народження Доліна Володимира Гдаліча	Київ, 24 - 25 травня 2022 року	Публікація тез
II Міжнародна науково-практична конференція, «Селекція агрокультур в умовах змін клімату: напрями та пріоритети»	Одеса, 24 березня 2023 року);	Публікація тез
X International Conference. Bioresources and Viruses	Київ 11-13 вересня 2023 року	Публікація тез
6 th International Scientific Conference Agrobiodiversity for Improving the Nutrition, Health, Quality of People Life and Nature	Nitra, Словаччина, 8 вересня 2024	Публікація тез
National scientific conference with international participation. Institute of crop science "PORUMBENI"	Rașcani, Молдова 11-12 вересня, 2024	Публікація матеріалів
IV Міжнародна науково-практична конференція	Одеса 28-29 листопада 2024	Публікація тез
Лікарські рослини: традиції та перспективи досліджень: матеріали VII Міжнародної наукової конференції	Березоточа, 25 березня 2025	Публікація тез

Назва конференції	Місце і дата проведення	Тип участі
V міжнародна науково-практична конференція	Харків, 28 березня, 2025	Публікація тез
Advanced Biotechnologies – Achievements and Prospects", scientific international symposium	Chisinau, вересень 17-19 2025	Публікація тез
Біотехнологія, генетика та біохімія сільськогосподарських рослин: тези доповідей Всеукраїнської наукової конференції	Одеса, 25 вересня, 2025	Публікація тез, усна доповідь