Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017;21(1):7-15
DOI 10.18699/VJ17.219

Мобилизация, сохранение и изучение генетических ресурсов культивируемого и дикорастущего картофеля

С.Д. Киру ✉, Е.В. Рогозина

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

Сегодня в крупнейших картофельных генбанках мира, включая мировую коллекцию картофеля ВИР, хранится около 98 тыс. образцов картофеля и его диких родичей. Этот генофонд, накапливавшийся на протяжении почти столетия, представляет собой огромное генетическое разнообразие клубнеобразующих видов рода *Solanum* L., имеющего огромное значение для фундаментальных и прикладных научных исследований и для продовольственной безопасности человечества. Генные банки картофеля и других сельскохозяйственных растений выполняют три весьма важные задачи: постоянное пополнение коллекционного материала; обеспечение его сохранности при помощи разных способов хранения (семенное размножение и хранение в вегетативном состоянии); его всестороннее использование в фундаментальных и прикладных исследованиях для решения вопросов повышения эффективности сельскохозяйственного производства. Выполнение вышеперечисленных задач в генбанках и научных организациях большинства стран, занимающихся хранением, изучением и использованием гермоплазмы картофеля, позволяет получать довольно высокие результаты как в области биологии картофеля, так и в области улучшения продовольственных качеств культуры. Вместе с тем пути выполнения обозначенных трех задач нуждаются в усовершенствовании в связи с произошедшим за многие десятилетия прогрессом, в частности в области фундаментальных и прикладных наук. В настоящей работе дан краткий анализ состояния дел в области сохранения, изучения и использования генетических ресурсов картофеля и его диких родичей в отечественной и зарубежной селекции, а также рассмотрены пути решения проблем в этих направлениях. Большим прорывом сегодня является использование молекулярно-генетических методов в генотипировании коллекционного материала для целей идентификации и инвентаризации коллекционных образцов в генных банках, а также для использования материала в фундаментальных и прикладных исследованиях, в том числе в селекционных программах. Координация усилий по сбору диких видов картофеля, которые отсутствуют в коллекциях или представлены малым числом образцов, а также обмен материалом и информацией о нем будут способствовать расширению как генетического разнообразия в генбанках, так и знаний о биологических особенностях картофеля.

Ключевые слова: картофель; коллекция; генетические ресурсы; изучение; методы; признаки; вид; селекция; сорт.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:
Киру С.Д., Рогозина Е.В. Мобилизация, сохранение и изучение генетических ресурсов культивируемого и дикорастущего картофеля. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017;21(1):7-15. DOI 10.18699/VJ17.219

HOW TO CITE THIS ARTICLE:
Kiru S.D., Rogozina E.V. Mobilization, conservation and study of cultivated and wild potato genetic resources. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2017;21(1):7-15. DOI 10.18699/VJ17.219

Received 31.10.2016
Accepted for publication 18.12.2016
© AUTHORS, 2017

✉ e-mail: s.kiru@vir.nw.ru

Mobilization, conservation and study of cultivated and wild potato genetic resources

S.D. Kiru ✉, E.V. Rogozina

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

Nowadays, the world's largest Potato Genebanks, including VIR Potato Genebank, hold about 98 thousand accessions of potato and its wild relatives. This gene pool, which has been accumulated for almost a century, represents a huge genetic diversity of tuber bearing species of the genus *Solanum* L., which has a great importance for basic and applied research in general, and for human food security. The genebanks of potato and other crops have three highly important tasks such as permanent replenishment of collection material, ensuring its preservation by various storage and maintaining methods, including seed and vegetative propagation, its all-round use in basic and applied research, as well as the improvement of the efficiency of agricultural production. Analysis of performance of the above tasks in genebanks and research institutes in most countries concerned with storage, study and use of potato germplasm, shows great results and achievements, both in terms of its biology and its improvement as a food crop. However, the above three ways to perform tasks still need to be improved in connection with progress made over past decades, in particular in the field of basic and applied sciences. In this paper, a brief analysis of the status of conservation, study and use of potato genetic resources and its wild relatives in the domestic and foreign breeding, as well as solutions of problems in these areas are provided. A great leap forward today is the use of molecular genetic methods for genotyping collection material in gene banks to identify and itemize collection samples, as well as for using this material in basic and applied research, including breeding programs. Coordination of efforts for the collection of wild species that are not in the collections or are represented by a small number of samples, as well as the exchange of material and information about it, will help expand genetic diversity in genebanks and knowledge of the biological features of the potato.

Key words: potato; collection; genetic resources; evaluation; characters; methods; species; breeding; variety.

Картофель по своей значимости как продовольственная культура занимает четвертое место в мире после пшеницы, риса и кукурузы. Он возделывается более чем в 180 странах, и его потребление растет с каждым годом (FAO, 2015). В 2015 г. Китай произвел более 41 млн т картофеля, Российская Федерация, по валовому производству занимающая второе место, – более 30 млн т, Польша – 23.5 млн т, Соединенные Штаты – 22.5 млн т, Индия – более 17 млн т, Украина – 15.4 млн т. Вместе с тем урожайность этой культуры в нашей стране (17–19 т/га) значительно меньше, чем в ведущих картофелепроизводящих странах – Нидерландах (40–45), США (38–40), Германии (35–38), Великобритании (30–33 т/га) и др., что объясняется низким уровнем семеноводства и агротехники возделывания. К чести отечественных селекционеров, следует отметить, что они достигли значительных успехов в создании высокопродуктивных сортов, обладающих комплексом признаков, в том числе устойчивостью к болезням, вредителям и климатическим стрессам.

Сегодня биологическая продуктивность лучших российских сортов достигает 50–60 т/га при испытании на опытных делянках и сортоучастках. Однако в производственных условиях их урожайность резко снижается из-за влияния различных факторов, в том числе поражений вирусными, грибными болезнями, и слабой устойчивости к меняющимся условиям среды. Расширение направлений использования клубней картофеля требует создания не только высокопродуктивных сортов, устойчивых к биотическим и абиотическим факторам среды, но и непременно пригодных для высокотехнологических приемов возделывания, длительного хранения, с высокой лежкостью, для переработки на обладающие высокими питательными достоинствами различные виды продуктов.

Достижения последнего десятилетия в области биологических и сельскохозяйственных наук (генетики, ботаники, физиологии, молекулярной биологии) способствуют значительному усовершенствованию методов селекции. Залогом успешной селекции новых сортов являются наличие широкого генетического разнообразия исходного материала, его генетическая изученность, методы гибридизации и отбора перспективных гибридов (Будин, 1986). Сегодня селекционерам доступна уникальная, одна из крупнейших в мире коллекция картофеля, хранящаяся в Федеральном исследовательском центре Всероссийский институт генетических ресурсов растений (ВИР) им. Н.И. Вавилова.

История создания и пополнения мировой коллекции картофеля ВИР

Теоретические основы расширения генофонда картофеля для целей селекции заложены гениальным ученым-генетиком Н.И. Вавиловым, по инициативе которого в 1925–1932 гг. были организованы экспедиции по сбору генетических ресурсов возделываемых растений в Центральную и Южную Америку. В 2016 г. исполнилось 90 лет со времени первой экспедиции по сбору диких и культурных форм картофеля в Центральной и Южной Америке. Благодаря этой экспедиции и на основе собранных образцов началась новая эра в селекции картофеля.

Создание мировой коллекции картофеля ВИР началось в 1919–1920 гг., когда по заданию Н.И. Вавилова С.М. Букасов приступил к изучению сортов картофеля в Бюро прикладной ботаники сельскохозяйственного ученого комитета, в дальнейшем преобразованном в Институт прикладной ботаники и новых культур. На первом этапе была поставлена задача собрать и размножить все лучшее, что создала к тому времени мировая селекция. С.М. Букасов организовал сбор сортов, возделываемых в стране и интродуцированных различными путями из зарубежных стран, в основном из Германии, а также пополнял коллекцию путем выписки сортов из других стран. Накопленные в коллекции образцы представляли собой многочисленные клоны от иностранных сортов, которые выращивались на полях сельских хозяйств. К 1925 г. это была самая полная коллекция сортов в стране, однако ее изучение показало, что, несмотря на все разнообразие, в ней нет сортов, обладающих устойчивостью к наиболее вредоносным заболеваниям – раку, фитофторозу, вирусам, нематоде и др.

Н.И. Вавилов понимал, что в коллекции не хватает диких родичей картофеля с его родины – Южной Америки, несколько видов которых были открыты к тому времени зарубежными ботаниками, изучавшими флору этого континента. В 1925–1929 гг. он направил в Центральную и Южную Америку С.М. Букасова и С.В. Юзепчука, которые собрали обширный материал диких видов и местных культурных образцов картофеля Мексики, Гватемалы, Колумбии, Перу, Чили. В 1932 г. Н.И. Вавилов и сам посетил эти страны, продолжив сбор образцов дикорастущих и культурных форм. Привезенные новые образцы картофеля оказались весьма ценными как исходный материал для селекции, поскольку обладали устойчивостью к раку, фитофторозу, вирусным болезням, нематодам и другим патогенам (Камераз, 1941; Букасов, Камераз, 1972).

Следует также отметить, что благодаря разнообразию коллекции сортов, собранных в 1920–1930-х гг., были выделены сорта, устойчивые к раку картофеля. Как отмечает А.Я. Камераз (1940), эта работа имела большое значение для предохранения картофелеводства страны от распространения опасного заболевания из-за рубежа. Значение своевременного изучения и выделения ракоустойчивых форм подтвердилось после Великой Отечественной войны, когда это заболевание появилось в некоторых областях европейской части страны. К тому времени картофелеводы обладали большим количеством ракоустойчивых сортов. Из коллекции ВИР были выделены, размножены и районированы в разных областях страны такие ракоустойчивые сорта, как Барановский (клоновый отбор от сорта Форан), Берлихинген, Гренцмарк, Зазерский (клоновый отбор от сорта Фрюнудель), Карнеа, Мажестик, Миттельфрюе, Остботе, Парнассия, Пауль Вагнер, Фрам, Крахмалингосес, Император, Кобблер и др. К 1965 г. эти сорта уже занимали общую площадь почти 700 тыс. га.

Экспедиции в страны Южной Америки были продолжены после войны: П.М. Жуковским – в Аргентине, Чили, Перу и Мексике; А.Г. Зыкиным – в Чили, Бразилии, Боливии (Зыкин, 1973); К.З. Будиным – в Мексике и Перу; Л.Е. Горбатенко – в Аргентине, Уругвае, Колумбии, Перу, Венесуэле (Горбатенко, 2007), а также многими другими

учеными ВИР. Образцы поступали в коллекцию ВИР также путем обмена с крупнейшими научными учреждениями зарубежных стран – США (опытные станции Белтсвил и Стьюрджен Бэй), Англии (Институт Джона Инса и от проф. Дж. Хокса из Университета Бирмингема), Перу (от проф. К. Очоа), Боливии (от проф. Карденаса), Аргентины (от проф. Брюхера) и др. (Киру, 2007). Много образцов поступило и от других ботаников Латинской Америки. В дальнейшем мировая коллекция картофеля ВИР постоянно пополнялась новыми сортами и гибридами из отечественных и зарубежных селекцентров, научных учреждений. С.М. Букасов отмечал, что ни в одной стране нет такой полной и богатой коллекции, какую собрал ВИР (Букасов, Камераз, 1972).

Сегодня образцы мировой коллекции картофеля ВИР широко используются селекционерами в качестве исходного материала для создания новых сортов. Всего же за 90-летний период мобилизации ресурсов картофеля из стран Нового и Старого Света коллекция этой культуры в ВИР пополнилась более чем 8500 образцами, в том числе более 2200 селекционных сортов, 2100 образцов 140 диких видов, 3200 образцов 6 южноамериканских культурных видов и др.

Изучение и использование в отечественной селекции мировой коллекции картофеля ВИР внесло большой вклад в развитие не только картофелеводства нашей страны, но и фундаментальных и прикладных исследований по картофелю и его диким родичам.

Систематика картофеля

Комплексные исследования коллекции картофеля, которым придавал большое значение Н.И. Вавилов, позволили в сравнительно короткий срок получить значительные результаты. Основополагающей идеей созданной С.М. Букасовым и получившей мировую известность и признание системы видов картофеля было учение Н.И. Вавилова о центрах происхождения видов растений. Изучив большое разнообразие видов, С.М. Букасов систематизировал клубненосные растения секции *Tuberarium* рода *Solanum* в подсекции, в которые входят 32 серии, включающие более 170 диких и культурных видов (Букасов, 1971). Он построил стройную систему видов картофеля и их филогении. Все изученные в живом состоянии виды были распределены в несколько серий секции *Tuberarium* (Dun). Были вновь описаны серии *Acaulia* Juz., *Demissa* Buk., *Longipedicellata* Buk., *Cardiophylla* Buk., *Transaequatorialia* Buk., *Glabrescentia* Buk., *Commersoniana* Bitt. Серия *Oxycarpa* Rydb. выделена как самостоятельная из серии *Conibaccata* Bitt., а серия *Pinnatisecta* Rydb. сужена за счет исключения из ее объема видов серий *Commersoniana* и *Glabrescentia*.

Согласно правилу приоритета, прежнее название секции картофеля *Tuberarium* Dun. в настоящее время заменено на *Petota* Dumort. В пределах секции *Petota* Dumort. подсекция *Potatoe* G. Don. объединяет все дикие и культурные виды картофеля. Теперь в соответствии с кодексом ботанической номенклатуры клубнеобразующие виды – родичи возделываемого картофеля – относят к семейству пасленовых (Solanaceae L.) роду паслен (*Solanum* L.) секции *Petota* Dumort. (=*Tuberarium* Dun.) подсекции *Potatoe* G. Don (=*Hyperbasarthrum* Bitt.). Результаты анализа хлоропластной ДНК более чем 100 видов рода *Solanum* стали основанием для предложения о пересмотре системы рода паслен и выделения в ее составе 13 групп (клад), одна из которых – *Potato* – включает картофель и томат (Bohs, 2005). Систематика секции *Petota* на протяжении XX в. подвергалась неоднократной ревизии, что объясняется различиями в принципах классификации, понимании объемов видов и серий, а также необходимостью включения новых, ранее не известных видов картофеля. Системы видов картофеля разработаны Д. Корреллом (Correll, 1962), С.М. Букасовым (1978), Дж. Хоксом (Hawkes, 1990), Л.Е. Горбатенко (2006), Д. Спунером с коллегами (Spooner et al., 2014). Разные системы видов секции *Petota* различаются как числом и составом надвидовых таксонов (серий, по классификации Коррелла, Букасова, Хокса, Горбатенко, и групп, по классификации Спунера), так и числом и группировкой видов.

Новые сведения о происхождении и филогении клубненосных видов *Solanum* L. получены в результате изучения биогеографии андийской флоры (Luebert, Weigend, 2014). Установлено, что диверсификация растительности Анд связана с генезисом территории, и флора средних высот, в том числе клубненосные виды картофеля, имеет более древнее происхождение, чем высокогорная растительность. В соответствии с разным временем образования северной, южной и центральной части Анд, среди высокогорных видов картофеля более древние произрастают на территории южной части горной цепи, тогда как имеющие более недавнее происхождение виды – в северной части. Диверегенция предковой линии секции *Petota* рода *Solanum* L. произошла 6.5–7 млн лет назад. Дивергенция предковой линии томата – секции *Lycopersicon* – произошла примерно 2–2.5 млн лет назад (Luebert, Weigend, 2014).

Вопросам классификации клубненосных видов *Solanum* L., решаемым с помощью молекулярного и геномного анализа, посвящены работы (Jacobs et al., 2008, 2011; Bradeen, Haynes, 2011; Spooner et al., 2014; Machida-Hirano, 2015). Родственные взаимоотношения и таксономия видов картофеля продолжают оставаться дискуссионными. Классификация видов неоднократно пересматривалась с учетом дополнения морфологических характеристик данными молекулярного анализа. Для выяснения генетических отношений между видами картофеля использовались разные типы ядерных и пластидных маркеров, но полученные результаты не позволили прийти к однозначному выводу (Machida-Hirano, 2015). Последняя версия таксономической классификации клубненосных видов секции *Petota* рода *Solanum* L. представлена на сайте http://solanaceaesource.org/. Однако большинство исследователей (Bradshaw, 2009; Jansky et al., 2013; и др.), работающих в области предселекции и селекции картофеля, используют классификации Дж. Хокса (Hawkes, 1990) или Д. Спунера (Spooner, Salas, 2006).

Вопросы поддержания и сохранения генофонда

Генетические ресурсы культурных растений и их диких родичей являются одним из важнейших компонентов рас-

тительного биологического разнообразия (биоразнообразия), так как имеют фактическую или потенциальную ценность для производства продуктов питания, устойчивого развития экологически безопасного сельского хозяйства, создания сырья для промышленности. Именно поэтому проблемы сбора, сохранения, изучения и рационального использования генетических ресурсов культурных растений и их диких родичей относятся к государственным, стратегически важным и непосредственно связаны с обеспечением как национальной, так и глобальной продовольственной, биоресурсной и экологической безопасности.

Вопросы сохранения разнообразия клубненосных видов *Solanum* L. в условиях *in situ* и *ex situ* продолжают оставаться актуальными и привлекают внимание многих ученых. Итоги недавних обследований и изучения современных растительных сообществ на территории Боливии представлены в трудах (Cadima, 2014; Coca-Morante, Coca-Salazar, 2014), результаты экспедиций в Колумбию изложены в статье (Vélez et al., 2016). Исследователями проведен сбор гербария, оценено состояние диких видов в условиях *in situ*, экология их местообитаний и сохранность растительных сообществ. Выявлено исчезновение в некоторых районах Колумбии популяций *S. colombianum* из-за вырубки леса и интенсивного развития сельского хозяйства, прежде всего скотоводства (Vélez et al., 2016). Подтверждена локализация центра разнообразия диких видов картофеля в Андах в районе, относящемся к территории Боливии и Перу, и определены приоритетные области для сохранения эндемичных видов в условиях *in situ* (Cadima, 2014).

По данным FAO, в настоящее время 30 стран поддерживают обширные *ex situ* коллекции картофеля, в которых сохраняется около 98 тыс. образцов (Machida-Hirano, 2015). Коллекция ВИР на втором месте по числу образцов – более 8500 (9 %). Разнообразие генофонда картофеля, представленного в ВИР, так же как и в крупнейших мировых коллекциях – Международном центре по картофелю CIP (Перу, 6300 обр.), Национальном генбанке картофеля США (Стьюржен Бэй, 6000 обр.), Центре генетических ресурсов растений Германии (Гросс-Люзевиц, 3050 обр.), Центре генетических ресурсов растений Нидерландов (Вагенинген, 2700 обр.), Обьединенной Британской коллекции картофеля (CPC, Данди, 1500 обр.) (http://www.pgrportal.nl/en/Potato-genetic-resources), изучается с применением современных методов молекулярно-генетического анализа (Gavrilenko et al., 2010; Cadima, 2014; Bamberg, del Rio, 2016). Анализ данных о сохранении *ex situ* диких родичей картофеля с целью определения видов, приоритетных для сбора, и выработки стратегии их изучения и использования для улучшения культурного картофеля проведен Н. Кастанеда-Альварес с соавт. (Castañeda-Álvarez et al., 2015). Из 74 видов только 3 вида имеются в достаточном количестве в коллекциях генных банков, а 32 (43.8 %) оценены как высокоприоритетные для дальнейших сборов. В генных банках картофельной гермоплазмы не представлены виды *S. ayacuchense*, *S. neovavilovii*, *S. olmosense*, *S. salasianum*. Приоритетными для сбора и сохранения являются еще 28 видов, из которых 21 вид эндемичный, и большинство произрастают на территории Перу (Castañeda-Álvarez et al., 2015).

Различия в технологии воспроизводства семенных репродукций в разных генных банках могут повлиять на генотипическую структуру депонированных образцов, которая у образцов диких видов картофеля, депонированных в *ex situ* коллекциях, может быть более разнообразной, чем у популяций соответствующего вида в естественных условиях, где существует давление естественного отбора (Bamberg, del Rio, 2016). Координированные исследования фенотипического и генотипического разнообразия дикорастущих видов *Solanum* L. в коллекциях картофеля должны быть продолжены с целью их рациональной организации и эффективного использования. Хотя, по мнению Д. Спунера (Spooner et al., 2009), генетическое и фенотипическое разнообразия кажутся не связанными в отношении устойчивости к вредным организмам, некоторые авторы полагают, что такая связь существует (Bamberg, del Rio, 2016).

Полевые коллекции картофеля, поддерживаемые традиционным способом, несут значительные потери из-за воздействия экстремальных факторов внешней среды, накопления в растениях вирусных, бактериальных и грибных заболеваний. *In vitro* коллекции оздоровленных растений являются обязательной и неотъемлемой частью современных генбанков растительных ресурсов. При хранении больших коллекций возникает проблема контроля и идентификации сохраняемого генофонда, которая особенно актуальна для *in vitro* коллекций, поскольку у пробирочных растений невозможно определить весь комплекс свойственных каждому сорту морфологических и хозяйственно ценных признаков. В последнее десятилетие для генотипирования сортов картофеля все шире применяются молекулярные методы, основанные на использовании ДНК-маркеров. Несомненное преимущество *in vitro* коллекций – возможность компактного хранения многих сотен и тысяч коллекционных образцов в контролируемых условиях среды, а также возможность обмена свободными от патогенов образцами между различными генбанками и селекционными центрами (Киру и др., 2007).

В ВИР коллекции *in vitro* картофеля формируются с целью решения следующих задач: сохранение генетического разнообразия культурных растений; поддержание дублетной, наиболее важной части полевой коллекции; хранение образцов, свободных от патогенов, в контролируемых условиях среды. В коллекции *in vitro* хранится более 300 образцов диких, культурных видов картофеля и селекционных сортов; кроме того, в условиях *in vitro* сохраняются образцы три- и пентаплоидных культурных видов (*S. juzepczukii*, *S. chaucha*, *S. curtilobum*), которые не могут быть воспроизведены семенами. Создание, поддержание и длительное хранение коллекций *in vitro* включают три основные задачи: 1) оздоровление растений от болезней и вредителей на основе общепринятых методов культуры меристем и хемотерапии; 2) длительное сохранение *in vitro* коллекций в условиях минимального роста (коллекции картофеля сохраняются в микроклубнях в темноте при температуре +2 °C; в зависимости от генотипа образцы растений хранятся в культуре *in vitro* один-три года без переноса на свежие питательные среды); 3) генотипирование образцов *in vitro* растений на основе использования современных молекулярно-генетических методов.

Методика и основные результаты изучения генофонда картофеля

Еще в 1920-е гг. Н.И. Вавилов обращал внимание на устойчивость растений отдельных сортов, видов и разновидностей к болезням и вредителям. Он отмечал явление восприимчивости к заболеваниям на примере разных культур, в том числе картофеля. Рассматривая природу устойчивости растений, Н.И. Вавилов пришел к выводу, что для создания устойчивых сортов необходимо сначала изучить специализацию паразита и генетическую дифференциацию сортов или видов (Вавилов, 1935). Большое внимание он уделял возможности наследования при гибридизации и указывал на трудность скрещивания устойчивых и неустойчивых форм с целью получения гибридов, обладающих устойчивостью к нескольким патогенам.

Дикие и культурные виды картофеля, впервые открытые учеными ВИР как источники ценных признаков для селекции, и сейчас составляют основной генофонд для селекции этой культуры на устойчивость к болезням и вредителям, климатическим стрессам, на высокое содержание в клубнях крахмала, белка, витаминов и других веществ.

Исследования, проведенные в ВИР в 1980–1990-х гг., позволили выявить ряд закономерностей в вопросах устойчивости видов рода *Solanum* L. к фитофторозу. Впервые была установлена полигенная основа устойчивости южноамериканских видов картофеля к этому заболеванию. Это теоретическое положение нашло свое экспериментальное подтверждение в создании межвидовых гибридов с высокой полевой устойчивостью к фитофторозу академиком К.З. Будиным, а позднее – профессором В.А. Колобаевым (2001).

В целях более эффективного использования источников ценных признаков для селекции, необходимо знать характер наследования в половом потомстве, а следовательно, и донорские способности генотипов, обладающих этими признаками. В отделе клубнеплодов ВИР под руководством К.З. Будина была разработана и применена технология выявления источников среди генотипов видов картофеля и введения их в селекцию путем вовлечения в сложную межвидовую гибридизацию. Это так называемый пребридинг. На первом этапе проводится исследование внутривидового полиморфизма генотипов в пределах вида, в результате чего выделяются формы, устойчивые к различным патогенам, т. е. отбираются лучшие компоненты для гибридизации с сортами. В дальнейшем, после первого скрещивания, оценки потомства и отбора клонов, наследовавших положительные признаки родительских компонентов, такой клон скрещивают с генотипом другого вида, обладающим устойчивостью к другим патогенам, которой не было в первой паре компонентов. В потомстве второго скрещивания отбирают форму или формы, которые обладают устойчивостью к ряду патогенов и высокими агрономическими свойствами, т. е. выделяют сложные межвидовые гибриды – доноры устойчивости к наиболее вредоносным патогенам и не имеющие отрицательных признаков (длинные столоны, мелкоклубневость, горький вкус и др.), свойственных многим диким видам (Будин, 1986).

Генотип дикого картофеля, обладающий устойчивостью к одному патогену или вредителю, как правило, чувствителен к другим и может иметь нежелательные признаки клубня, например высокое содержание гликоалкалоидов. Традиционный метод селекции все еще требует от 12 до 15 лет для создания нового сорта, с генами желательных признаков и без генов нежелательных признаков. Применение же таких нетрадиционных методов, как слияние протопластов, отбор из сомаклональной вариации и генетической инженерии с помощью *Agrobacterium tumefaciens*, а также картирование генов, контролирующих важные признаки, позволяет расширить масштабы селекции и ускорить темпы улучшения сортового разнообразия (Gebhardt et al., 2004, 2006; Pajerowska et al., 2005; Sattarzadeh et al., 2006; Achenbach et al., 2009).

К сожалению, еще многие современные сорта создаются путем внутривидовых скрещиваний, без привлечения аборигенных форм или дикорастущих родичей. Перспектива вовлекать в селекционный процесс дикорастущий вид, который по всем параметрам урожайности в несколько раз уступает возделываемым сортам, не выглядит привлекательной для селекционера, даже если в будущем аллели, интрогрессированные от дикорастущего предка, способны спасти культурный вид от эпифитотий (Estrada Ramos, 2000).

Использование генетического разнообразия картофеля в современной селекции

Выбор гермоплазмы для селекции продолжает оставаться одной из главных трудностей для исследователей (Bradshaw, 2009). По мнению Ш. Янски (Jansky et al., 2013), не выработана общая стратегия для характеристики и использования диких родичей картофеля в селекции. Приоритетными направлениями сегодня становятся координированная инвентаризация коллекций генных банков, сборы диких видов, отсутствующих в коллекциях или представленных малым числом образцов, усиление работы по характеристике и использованию дикорастущих родичей для улучшения культурного картофеля.

Развитие новых технологий необходимо для повышения эффективности использования гермоплазмы картофеля в предселекционной и селекционной работе, для быстрого ответа на современные и будущие вызовы сельскохозяйственного производства (Cardi, 2015). Существующая стратегия использования диких родичей возделываемых растений в селекции – это фенотипический анализ, дополненный геномным анализом (Brozynska et al., 2015). Необходимость фенотипирования больших популяций является ключевым моментом в решении поставленной задачи, так как современные технологии высокопроизводительного генотипирования и секвенирования намного опережают возможности лабораторного и полевого изучения. Интересное направление – омиксные технологии для выявления новых генов или аллельных вариантов известных генов устойчивости, например генов устойчивости к фитофторозу (Van Weymers et al., 2016).

Новый подход в стратегии использования гермоплазмы базируется на достижениях в изучении генома культурного картофеля и его диких родичей. Секвенирование генома *S. commersonii* и сопоставление полученных данных с характеристикой генома удвоенного моноплоида культурного *S. phureja* (Aversano et al., 2015) выявили

серьезные различия в генетической структуре культурного картофеля и дикого родича. Геномы *S. commersonii* и *S. phureja* имеют примерно одинаковый размер, но различаются по величине межгенных участков, количеству ДНК-повторов, числу транскриптов. Гетерозиготность (частота SNP) у *S. commersonii* значительно меньше, чем у культурного картофеля, – 1.5 и 53–59 % соответственно. Сделан вывод, что у видов *Solanum* после дивергенции линий от общего предка возникает разная организация локусов *R*-генов устойчивости к стрессовым факторам среды. Состав генов-рецепторов, обеспечивающих взаимодействие с патогенами разных видов *Solanum*, может быть индикатором биологических и внешних факторов, которые влияли на адаптацию вида. Организация *R*-генов может иметь значительное влияние на разнообразие фенотипических реакций устойчивости (Aversano et al., 2015).

Сделанные учеными ВИР в 1930–1960-х гг. открытия в области генетического разнообразия картофеля позволили в дальнейшем выделить многочисленные источники ценных признаков для селекции, которые были использованы отечественными селекционерами в качестве исходного материала. А.Я. Камераз (1981, 1983) отмечает, что эти открытия позволили совершенно по-новому поставить селекцию картофеля. Почти все вновь создаваемые селекционные сорта были результатом межвидовой гибридизации. В 1960-х и 1970-х гг. абсолютное большинство районированных сортов в нашей стране было или выделено из мировой коллекции ВИР, или создано на ее основе. В дальнейшем организация целой сети селекцентров на базе региональных НИИ сельского хозяйства способствовала развитию селекции сельскохозяйственных культур, включая картофель. Благодаря распространению методов межвидовой гибридизации, в том числе преодоления нескрещиваемости диких видов, значительно расширился генофонд картофеля и генетическое разнообразие селекционного материала. Большинство новых сортов в 1980-х и 1990-х гг. было получено уже с вовлечением не менее 2–3 видов *Solanum* L. В родословных многих сортов, созданных в начале нового столетия, присутствуют 4 и даже 6 видов, вовлечение генов которых способствует значительному повышению потребительских качеств сорта (Лебедева, 2010; Антонова и др., 2016).

Проблема скрещиваемости – одно из главных препятствий в использовании широкого разнообразия диких видов картофеля. Успех межвидовой гибридизации картофеля намного возрастает, если преодолеть этот барьер с помощью искусственной полиплоидизации. Вовлечение в межвидовую гибридизацию видов с различным уровнем плоидности и разработка методов улучшения скрещиваемости были начаты сотрудниками ВИР еще в довоенные годы. Именно тогда были получены полиплоидные формы тетраплоидного вида *S. acaule* ($2n = 96$) и диплоидного вида *S. rybinii* ($2n = 48$). Позднее в лаборатории отдаленной гибридизации ВИР получены полиплоидные растения 30 видов картофеля, относящихся к 18 сериям (Букасов, Камераз, 1972). Впервые полиплоидные формы дикого картофеля для целей практической селекции использовала Н.А. Лебедева (1961). Всего на основе полиплоидных форм видов, несущих гены устойчивости к самым вредоносным патогенам, синтезировано более 300 гибридных комбинаций. Гибриды с участием полиплоидных форм видов, относящихся к сериям *Transaequatorialia* Buk., *Cuneolata* Hawk., *Megistacroloba* Card. et Hawk., *Longipedicellata* Buk., *Verrucosa* Buk., синтезировала Н.А. Житлова (1969). Некоторые из них впоследствии послужили в качестве исходного материала при выведении сортов картофеля в России, Беларуси, Казахстане. Так, на основе сложных межвидовых гибридов, полученных в ВИР с использованием полиплоидов, белорусскими селекционерами были созданы сорта Орбита, Талисман и Нарочь.

М.А. Вавиловой были получены и оценены по селекционно важным признакам гибриды от скрещиваний весьма далеких от культурного картофеля видов *S. commersonii* (серия *Commersoniana* Buk.) и *S. chomatophilum* (серия *Chomatophila* Gorbat.). К.З. Будин и Т.И. Соболева (1970) для вовлечения в селекцию диплоидных диких видов картофеля осуществляли их гибридизацию с дигаплоидами селекционных сортов и форм *S. andigenum* Juz. et Buk. В результате многолетней целенаправленной работы по вовлечению в селекцию разнообразия видов рода *Solanum* было создано и оценено множество межвидовых гибридов. Формы, у которых ценные признаки дикого вида сочетаются с положительными хозяйственными качествами культурного картофеля, широко рассылались в селекционные учреждения.

За последние два десятилетия в ВИР значительно расширилась работа по выделению из коллекции и созданию исходного материала для селекции картофеля различных направлений. Ежегодно изучаются сотни гибридных комбинаций межвидовой гибридизации с вовлечением в них новых источников ценных признаков, необходимых для использования в селекционных программах. Прошедшие комплексное изучение и отбор сложные межвидовые гибриды, обладающие донорскими свойствами, передаются селекционерам (Kiru et al., 2007).

Как отмечено выше, интродукция полезных признаков диких родичей в культурный картофель требует 10–15 лет работы методами традиционной селекции. Почти столетний период изучения диких клубненосных *Solanum* sp. оказался плодотворным для выявления источников селекционно-ценных признаков среди родичей культурного картофеля. Выявлены источники устойчивости к широкому кругу вредных организмов (грибам и оомицетам, бактериям, вирусам, нематодам) и к неблагоприятным факторам среды (заморозкам, повышенным температурам, засухе) (Bradshaw, 2009; Sponer et al., 2009; Machido-Hirano, 2015). Наиболее интенсивно проводился поиск источников устойчивости к фитофторозу, возбудитель которого отличается высокой степенью изменчивости и адаптивности. Актуальные характеристики видов картофеля представлены в обзорах (Castañeda-Álvarez et al., 2015; Machido-Hirano, 2015). Но в родословных возделываемых сортов картофеля представлено крайне мало видов (не более 15–17) секции *Petota* рода *Solanum* (Bradshaw, 2009; Slater et al., 2014; Castañeda-Álvarez et al., 2015).

Сведения о филогении и условиях естественных местообитаний диких видов картофеля не являются, по мнению Д. Спунера, достаточными для характеристики диких родичей картофеля как потенциальных источников устой-

чивости к вредным организмам. Анализ опубликованных данных об устойчивости образцов коллекций картофеля из разных генных банков более чем к 30 патогенным организмам (бактериям, грибам, насекомым, нематодам и вирусам) показал, что на основе биогеографических сведений можно прогнозировать устойчивость только к колорадскому жуку и М-вирусу картофеля (Spooner et al., 2009). Изучение особенностей генеративного размножения, новые способы преодоления межвидовой несовместимости (на основе технологий), совершенствование методов фенотипирования и генотипирования способствуют более рациональному и эффективному использованию разнообразия диких видов картофеля в селекции. По мнению Ш. Янски с коллегами, создание диплоидных инбредных линий картофеля позволит достигнуть прогресса в генетическом анализе и селекции картофеля (Jansky et al., 2014).

Накопленные за десятилетия знания о культурном картофеле и его дикорастущих сородичах свидетельствуют о том, что гермоплазма картофеля – огромный источник генетического разнообразия, и на основе данных оценки одного или нескольких клонов невозможно предвидеть селекционную ценность семенной популяции. Только используя современные методы молекулярно-генетических исследований, можно наиболее эффективно и за более короткое время определить эту ценность. Применение методов молекулярного анализа для исследования генетического полиморфизма позволяет получать индивидуальную характеристику (ДНК-профиль) отдельного генотипа. Новые возможности для эффективного решения одной из главных задач в процессе поддержания коллекций в генбанках – различения и идентификации видов, подвидов, сортов и т. д. – открывает микросателлитный анализ. В последнее время во многих ведущих странах Европы и США, а также в нашей стране широко используются методы микросателлитного анализа для исследования генетического разнообразия представителей рода *Solanum* на внутри- и межвидовом уровне (Van den Berg et al., 2002; Ghislain et al., 2004; Spooner et al., 2005, 2014; Велишаева и др., 2006; Sukhotu, Hosaka, 2006; Gavrilenko et al., 2010, 2013; и др.).

Весьма актуальны и эффективны молекулярно-генетические методы при изучении филогении картофеля (Hosaka, Sanetomo, 2014). Анализ материалов интенсивных экспедиционных сборов диких и культурных видов картофеля за последние три десятилетия, а также результаты морфологических и молекулярных исследований привели к удвоению числа открытых видов *Solanum* и выяснению новых отношений между и внутри таксономических серий (Spooner et al., 2014). Недавнее секвенирование генома картофеля (Visser et al., 2009) позволит уже в ближайшем будущем значительно ускорить уточнение всех аспектов биологии картофеля и решать новые задачи в области фундаментальных и прикладных исследований, в том числе спорные вопросы систематики и разнообразия *Solanum* секции *Petota*, генетики, эволюции и их значимости для дальнейшего улучшения культивируемого картофеля (Spooner et al., 2014).

Важное значение для повышения эффективности селекции имеют также генотипирование сортов (Feingold et al., 2005; Moisan-Thiery et al., 2005) и реконструкция родословных селекционных сортов (Braun, Wenzel, 2004). Для генотипирования сортов картофеля сейчас широко применяются ДНК-маркеры, основанные на полимеразной цепной реакции: RAPD, ISSR, AFLP, SSR (Hosaka, Ogawa, 1994; Braun, Wenzel, 2004; Moisan-Thiery et al., 2005; Бирюкова и др., 2006), из которых наиболее эффективны микросателлитные или SSR-маркеры.

Исследование генетического разнообразия созданных в 1931–2015 гг. российских сортов картофеля и сортов селекции стран ближнего зарубежья из коллекции ВИР на основе изучения анализа полиморфизма SSR-локусов и маркеров *R*-генов устойчивости позволило установить связь между родословными сортов, временем их создания, составом гаплотипов и устойчивостью селекционных сортов к золотистой картофельной нематоде и возбудителю рака картофеля (Антонова и др., 2016).

Методы маркер-опосредованной селекции (Gebghardt et al., 2004) сегодня широко применяются в таких селекционных процессах, как идентификация маркеров генов, контролирующих ценные признаки при создании исходного материала, подбор родительских пар для скрещивания, анализ однородности исходного генетического материала для селекции, контроль генетической подлинности сортов и др. (Бирюкова и др., 2003; Чалая и др., 2012; Limantseva et al., 2014).

Геном культурного картофеля отличается высоким полиморфизмом, который проявляется в высокой частоте SNP, вставок, дупликаций и перестроек. Маркеры SNP потенциально пригодны для изучения семенных коллекций в генных банках, а также используются в предселекции и селекции, позволяя различать аллельные варианты и новые гены, контролирующие ценные для селекции признаки (Spooner et al., 2014; Bamberg et al., 2015).

Мировой генофонд картофеля и его диких родичей, хранящийся более чем в 30 генбанках мира, представляет огромное генетическое разнообразие, значение которого для человечества трудно переоценить. На его основе были созданы тысячи сортов картофеля, которые способствовали получению высоких урожаев этой культуры. Для обеспечения надлежащего уровня мобилизации генетических ресурсов картофеля, их сохранения и эффективного использования на благо человека необходимо шире использовать самые современные достижения в области биологических и сельскохозяйственных наук – генетики, ботаники, физиологии, молекулярной биологии.

Acknowledgments

This work was supported by the Integrated Targeted Program of the Russian Federation “Scientific support of the development of the homeland seed fund and crop protecting agents for the production of competitive agricultural products and of the development of technologies for the production and storage of such products in 2016–2025”, line “Potato industry”.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

References

Achenbach U., Paulo J., Ilarionova E., Lübeck J., Strahwald J., Tacke E., Hofferbert H.R., Gebhardt C. Using SNP markers to dissect linkage disequilibrium at a major quantitative trait locus for resistance to the potato cyst nematode *Globodera pallida* on potato chromosome V. Theor. Appl. Genet. 2009;118:619-629.

Antonova O.Y., Shvachko N.A., Novikova L.Y., Shuvalov O.Y., Kostina L.I., Klimenko N.S., Shuvalova A.R., Gavrilenko T.A. Genetic diversity of potato varieties bred in Russia and FSU countries based on the polymorphism for SSR loci and markers associated with resistance *R*-genes. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(5):596-606. DOI 10.18699/VJ16.181. (in Russian)

Aversano R., Contaldi F., Ercolano M.R., Grosso V., Iorizzo M., Tatino F., Xumerle L., Dal Molin A., Avanzato C., Ferrarini A., Delledonne M., Sanseverino W., Cigliano R.A., Capella-Gutierrez S., Gabaldón T., Frusciante L., Bradeen J.M., Carputo D. The *Solanum commersonii* genome sequence provides insights into adaptation to stress conditions and genome evolution of wild potato relatives. Plant Cell. 2015;27(4):954-968. DOI 10.1105/tpc.114.135954.

Bamberg J., del Rio A. Accumulation of genetic diversity in the US Potato Genebank Am. J. Potato Res. 2016;93(5):430-435. DOI 10.1007/s12230-016-9519-3.

Bamberg J.B., del Rio A., Douches D., Coombs J. Assessing SNPs for predicting heterogeneity and screening efficiency in wild potato species. Am. J. Potato Res. 2015;92:276-283. DOI 10.1007/s12230-014-9428-2.

Biryukova V.A., Zaitsev V.S., Khavkin E.E., Khromov L.M. Genotyping of potato varieties by analysis of moderate repeats. Voprosy kartofelevodstva = Issues of Potato Industry. Moscow, VNIIKKh Publ., 2006;54-62. (in Russian)

Biryukova V.A., Zaytsev B.C., Khavkin E.E., Khromova L.M., Shilov I.A. DNA markers in potato breeding. Dostizheniya nauki i tekhniki APK = Achievements of Science and Technology of AIC, 2003;10:38-41. (in Russian)

Bohs L. Major clades in *Solanum* based in *ndh*F sequences. A Festschrift for William G. D'Arcy: The Legacy of a Taxonomist. Eds. R.C. Keating, V.C. Hollowell, T.B. Croat. Monographs in Syst. Botany. Missouri Bot. Garden. 2005;104:27-49.

Bradeen J.M., Haynes K.G. Introduction to potato. Genetics, Genomics and Breeding of Potatoes. Eds. J.J. Bradeen, K.G. Haynes. Enfield NH: Sci. Publ., 2011;1-19.

Bradshaw J. Potato breeding at the Scottish Plant Breeding Station and the Scottish Crop Research Institute: 1920–2008. Potato Res. 2009; 52:141-172. DOI 10.1007/s11540-009-9126-5.

Braun A., Wenzel G. Molecular analysis of genetic variation in potato (*Solanum tuberosum* L.). I. German cultivars and advanced clones. Potato Res. 2004;47(5):81-92. DOI 10.1007/BF02731971.

Brozynska M., Furtado A., Henry R. Genomics of crop wild relatives: expanding the gene pool for crop improvement. Plant Biotechnol. J. 2015;14:1070-1085. DOI 10.1111/pbi.12454.

Budin K.Z. Geneticheskie osnovy selektsii kartofelya [Genetic fundamentals of potato breeding]. Leningrad: Agropromizdat Publ., 1986. (in Russian)

Budin K.Z., Soboleva T.I. Hybrids of *Solanum andigena* Juz. et Buk. dihaploids with *Solanum* diploid species. Genetika = Genetics (Moscow). 1970;6(8):5-11. (in Russian)

Bukasov S.M. The taxonomy of potato species, section *Tuberarium* (Dun.) Buk. genus *Solanum* L. Trudy po prikladnoi botanike, genetike i selektzii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding. 1971;1:46. (in Russian)

Bukasov S.M. Principles of potato taxonomy. Trudy po prikladnoi botanike, genetike i selektzii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding. 1978;62(1):3-35. (in Russian)

Bukasov S.M., Kameraz A.Y. Selektsiya i semenovodstvo kartofelya [Potato breeding and seed production]. Moscow–Leningrad, Kolos Publ., 1972. (in Russian)

Cadima F.X. Conserving the genetic diversity of Bolivian wild potatoes. Wageningen, NL: Wageningen Univ., 2014.

Cardi T. Cisgenesis and genome editing: Combining concepts and efforts for a smarter use of genetic resources in crop breeding. Plant Breeding. 2015;135(2):139-147. DOI 10.1111/pbr.12345.

Castañeda-Álvarez N.P., de Haan S., Juárez H., Khoury C.K., Achicanoy H.A., Sosa C.C., Bernau V.V., Salas A., Heider B., Simon R., Maxted N., Spooner D. *Ex situ* conservation priorities for the wild relatives of potato (*Solanum* L. section *Petota*). PLoS ONE. 2015;10(4):e0122599. http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone. 0122599.

Chalaya N.A., Biryukova V.A., Kiru S.D. New sources of resistance to the golden potato cyst nematode *G. rostochiensis* (Woll.) from the VIR collection of wild potato species. Izvestya SPbGAU = Proceedings of the St.-Petersburg State Agrarian Univ. 2012;26:45. (in Russian)

Coca Morante M., Coca-Salazar A. Wild potato species (*Solanum* section Petota *Solanaceae*) in the Tunari National Park, Andean Region of Cochabamba, Bolivia. Open J. Ecology. 2014;4(2):28-32. DOI 10.4236/oje.2014.42004.

Correll D.S. The potato and its wild relatives. Texas Res. Foundation, 1962.

Estrada Ramos N. La biodiversidad en el mejoramento genético de la papa. Eds. B. Hardy, E. Martinez. La Paz, Bolivia: PROINPA/CID/CIP, 2000.

Feingold S., Lloyd J., Norero N., Bonierbale M., Lorenzen J. Mapping and characterization of new EST-derived microsatellites for potato (*Solanum tuberosum* L.). Theor. Appl. Genet. 2005;111:456-466.

Gavrilenko T., Antonova O., Ovchinnikova A., Novikova L., Krylova E., Mironenko N., Pendinen G., Islamshina A., Shvachko N., Kiru S., Kostina L., Afanasenko O., Spooner D. A microsatellite and morphological assessment of the Russian National cultivated potato collection Genet. Resour. Crop. Evol. 2010;57:1151-1164. DOI 10.1007/s10722-010-9554-8.

Gavrilenko T., Antonova O., Shuvalova A., Krylova E., Alpatyeva N., Spooner D.M., Novikova L. Genetic diversity and origin of cultivated potatoes based on plastid microsatellite polymorphism. Genet. Resour. Crop. Evol. 2013;60:1997-2015.

Gebhardt C., Ballvora A., Walkemeier B., Oberhagemann P., Schüler K. Assessing genetic potential in germplasm collections of crop plants by marker-trait association: a case study for potatoes with quantitative variation of resistance to late blight and maturity type. Mol. Breeding. 2004;13:93-102.

Gebhardt C., Bellin D., Henselewski H., Lehmann W., Schwarzfischer J., Valkonen J.P.T. Marker-assisted combination of major genes for pathogen resistance in potato. Theor. Appl. Genet. 2006; 112:1458-1464.

Ghislain M., Spooner D.M., Rodríguez F., Villamón F., Núñez J., Vásquez C., Waugh R., Bonierbale M. Selection of highly informative and user-friendly microsatellites (SSRs) for genotyping of cultivated potato. Theor. Appl. Genet. 2004;108:881-890.

Gorbatenko L.Y. Vidy kartofelya Yuzhnoy Ameriki (ekologiya, geografiya, introduktsiya, sistematika, selektsionnaya znachimost') [Potato species of South America: Ecology, geography, introduction, taxonomy, and role in breeding]. St. Petersburg, 2006. (in Russian)

Gorbatenko L.Y., Kiru S.D. History of creation of VIR potato germplasm. Trudy po prikladnoi botanike, genetike i selektzii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding. 2007;163:22-38. (in Russian)

Hawkes J. The Potato, Evolution, Biodiversity and Genetic Resources. London: Belhaven Press, 1990. Solanaceae Source. Available at http://solanaceasource.org/

Hosaka K., Ogawa K. Genetic diversity in Japanese and North American potato cultivars evaluated by RAPD analysis. Sci. Rep. Faculty of Agriculture, Kobe Univ. 1994;21:39-42.

Hosaka K., Sanetomo R. Comparative differentiation in mitochondrial and chloroplast DNA among cultivated potatoes and closely related wild species. Genes Genetic Systems. 2009;84:371-378.

Hosaka K., Sanetomo R. Application of a PCR-based cytoplasm genotyping method for phylogenetic analysis in potato. Am. J. Potato Res. 2014;91(3):246-253. DOI 10.1007/s12230-013-9344-x.

Jacobs M.M.J., Smulders M.J.M., van den Berg R.G., Vosman B. What's in a name: genetic structure in *Solanum* section *Petota* studied using population-genetic tools. BMC Evol. Biol. 2011;11:42. DOI 10.1186/1471-2148-11-42.

Jacobs M.M.J., van den Berg R.G., Vleeshouwers V.G.A.A., Visser M., Mank R., Sengers M., Hoekstra R., Vosman B. AFLP analysis reveals a lack of phylogenetic structure within *Solanum* section *Petota*. BMC Evol. Biol. 2008;8:145. DOI 10.1186/1471-2148-8-145.

Jansky S.H., Chung Y.S., Kittipadukal P. M6: A diploid potato inbred line for use in breeding and genetic research. J. Plant. Registr. 2014;8(2):195-199. DOI 10.3198/jpr2013.05.0024crg.

Jansky S.H., Dempewolf H., Camadro E.L., Simon R., Zimnoch-Guzowska E., Bisognin D.A., Bonierbale M. A case for crop wild relative preservation and use in potato. Crop Sci. 2013;53(3):746-754. DOI 10.2135/cropsci2012.11.0627.

Kameraz A.Y. Use of *S. andigenum* forms in potato breeding. Vestnik sotz. Rastenievodstva = Herald of Socialist Plant Industry. 1940;5:12-25. (in Russian)

Kameraz A.Y. Wild Chilean potatoes (*S. leptostigma* Juz., *S. molinae* Juz.) in potato breeding. Vestnik sotz. rastenievodstva = Herald of Socialist Plant Industry. 1941;1:10-15. (in Russian)

Kameraz A.Y. Use of the global gene pool in potato breeding for resistance to major diseases and pests. Tez. Dokl. Vsesyuznoi konferentzii po selektzii kartofelya "Problemy i puti povysheniya ustoichivosti rasteni k boleznyam i extremalnym usloviyam sredy v svyazi s zadachami selektzii" [Abstracts from the All-Union conference on potato breeding "Problems and approaches to the increase of plant resistance to diseases and environmental factors in connection with breeding tasks"]. Leningrad, 1981;53-54. (in Russian)

Kameraz A.Y. VIR world potato collection as the base of modern potato breeding. Vestnik Selskokhozyaystvennoy Nauki = Herald of Agricultural Sciences. 1983;4:60-64. (in Russian)

Kiru S.D. The VIR potato collection has 80 years. Trudy po prikladnoi botanike, genetike i selektzii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding. 2007;163:5-21. (in Russian)

Kiru S.D., Gavrilenko T.A., Kostina L.I., Rogozina E.V., Antonova O.Y., Truskinov E.V., Shvachko N.A., Krylova E.A., Smirnova A.B. Conservation, evaluation and use in breeding of potato genetic diversity at N. Vavilov Institute of Plant Industry (VIR). Potato Production and Innovative Technologies. Eds. A. Havercort, B. Anisimov. Netherlands: Wageningen Acad. Publ., 2007;353-362.

Kiru S.D., Gavrilenko T.A., Kostina L.I., Rogozina E.V., Antonova O.Y., Truskinov E.V., Shvachko N.A., Krylova E.A., Smirnova A.B. Conservation, evaluation and use in breeding of potato genetic diversity at the Vavilov Institute of Plant Industry (VIR). Dostizheniya nauki i tekhniki APK = Achievements in Science and Technology, Agroindustrial complex. 2007;7:2-6. (in Russian)

Kolobayev V.A. Printsipy i metody sozdaniya vysokoeffektivnykh donorov gorizontal'noy ustoychivosti kartofelya k fitoftorozu. Metodicheskie rekomendatsii [Fundamentals and methods of the creation of highly efficient donors of horizontal resistance to late blight in potato. Methodological recommendations]. St.-Petersburg, VIZR Publ., 2001. (in Russian)

Limantseva L., Mironenko N., Shuvalov O., Antonova O., Khiutti A., Novikova L., Afanasenko O., Spooner D., Gavrilenko T. Characterization of resistance to *Globodera rostochiensis* pathotype Ro1 in cultivated and wild potato species accessions from the Vavilov Institute of Plant Industry. Plant Breeding. 2014;133(5):660-665. DOI 10.1111/pbr.12195.

Lebedeva N.A. Polyploids of wild potato species and hybrids with polyploids in the long-term planting. Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal. 1961;6:14-15. (in Russian)

Lebedeva V.A. Selektsiya kartofelya na osnove mezhvidovoy gibridizatsii (Obobshchenie 60-letnego opyta nauchnoy raboty) [Potato breeding based on interspecific hybridization (Overview of 60-year practice)]. St.-Petersburg, Renome Publ., 2010. (in Russian)

Luebert F., Weigend M. Phylogenetic insights into Andean plant diversification. Front. Ecol. Evol. 2014;2:27. DOI 10.3389/fevo.2014. 00027.

Machida-Hirano R. Diversity of potato genetic resources. Breed. Sci. 2015;65(1):26-40.

Moisan-Thiery M., Marhadour S., Kerlan M., Dessenne N., Perramant M., Gokelaere T., LeHingrat Y. Potato cultivar identification using simple sequence repeats markers (SSR). Potato Res. 2005;48: 191-200. DOI 10.1007/BF02742376.

Pajerowska K.M., Parker J.E., Gebhardt C. Potato homologs of *Arabidopsis thaliana* genes functional in defense signaling – identification, genetic mapping, and molecular cloning. Mol. Plant-Microbe Interactions. 2005;18(10):1107-1119.

Sattarzadeh A., Achenbach U., Lübeck J., Strahwald J., Tacke E., Hofferbert H.R., Rothsteyn T., Gebhardt C. Single nucleotide polymorphism (SNP) genotyping as basis for developing a PCR-based marker highly diagnostic for potato varieties with high resistance to *Globodera pallida* pathotype Pa2/3. Mol. Breeding. 2006;18(4):301-312.

Slater A., Cogan N., Benjamin J., Hayes B., Lee S., Finlay M., Dale B., Glenn J., Bryan J., Forster W. Improving breeding efficiency in potato using molecular and quantitative genetics. Theor. Appl. Genet. 2014;127(11):2279-2292. DOI 10.1007/s00122-014-2386-8.

Spooner D., Nunez J., Rodriguez F., Naik P.S., Ghislain M. Nuclear and chloroplast DNA reassessment of the origin of Indian potato varieties and its implications for the origin of the early European potato. Theor. Appl. Genet. 2005;110(6):1020-1026.

Spooner D.M., Ghislain M., Simon R., Jansky S., Gavrilenko T. Systematics, diversity, genetics, and evolution of wild and cultivated potatoes. Bot. Rev. 2014;80(4):283. DOI 10.1007/s12229-014-9146-y.

Spooner D.M., Jansky S.H., Simon R. Tests of taxonomic and biogeographic predictivity: resistance to disease and insect pests in wild relatives of cultivated potato. Crop Sci. 2009;49(4):1367-1376.

Spooner D.M., Salas A. Structure, biosystematics and genetic resources. Handbook of Potato Production, Improvement and Postharvest Management. Eds. J. Gopal, S.M.P. Khurana. N.Y.: Haworth Press, 2006;1-39.

Sukhotu T., Hosaka K. Origin and evolution of Andigena potatoes revealed by chloroplast and nuclear DNA markers. Genome. 2006; 49(6):636-647. URL: http://www.pgrportal.nl/en/Potato-genetic-resources.

van den Berg R.G., Bryan G.J., del Rio A., Spooner D.M. Reduction of species in the wild potato Solanum section *Petota* series *Longipedicellata*: AFLP, RAPD and chloroplast SSR data. Theor. Appl. Genet. 2002;105:1109-1114.

van Weymers P.S.M., Baker K., Chen X., Harrower B., Cooke D.E.L., Gilroy E.M., Birch P.R.J., Thilliez G.J.A., Lees A.K., Lynott J.S., Armstrong M.R., McKenzie G., Bryan G.J., Hein I. Utilizing "Omic" technologies to identify and prioritize novel sources of resistance to the oomycete pathogen *Phytophthora infestans* in Potato Germplasm Collections. Front. Plant Sci. 2016;7:672. DOI 10.3389/fpls.2016.00672.

Vavilov N.I. Uchenie ob immunitete rasteniy k infektsionnym zabolevaniyam [The doctrine of the plant immunity to infectious diseases]. Teoreticheskie osnovy selektsii. Vol. 1 [The theoretical basis of breeding]. Moscow–Leningrad, Sel'khosgiz Publ., 1935;893-939. (in Russian)

Vélez J.M., Pineda R., Galindo L., Arango R., Morales J.G. Current situation of wild *Solanum* spp. L. sect. *Petota* (*Solanum*, Solanaceae) in some Colombian regions. Genet. Resour. Crop. Evol. 2016; 63(1):47-54. DOI 10.1007/s10722-015-0234-6.

Velishaeva N.S., Khavkin E.E., Shilov I.A. Genotipirovanie kartofelya i ego dikorastushchikh sorodichey metodom polimorfizma mikrosatelitov. [Genotyping of potato and its wild relatives by microsatellite analysis]. Rossiyskaya selskokhozyaystvennaya nauka = Russian Agricultural Sciences. 2006;5:3-5. (in Russian)

Visser R.G.F., Bachem C.W.B., de Boer J.M., Bryan G.J., Chakrabati S.K., Feingold S., Gromadka R., van Ham R.C.H.J., Huang S., Jacobs J.M.E., Kuznetsov B., de Melo P.E., Milbourne D., Orjeda G., Sagredo B., Tang X. Sequencing the potato genome: outline and first results to come from the elucidation of the sequence of the world's third most important food crop. Am. J. Potato Res. 2009;86:417-429.

Zhitlova N.A. Metody polucheniya poliploidov razlichnykh vidov kartofelya. [Methods of obtaining polyploids of different potato species]. Sb. trudov aspirantov i molodykh nauchnykh sotrudnikov VIR [Collection of works of postgraduates and young scientists of VIR]. Leningrad, 1969;452-456. (in Russian)

Zykin A.G. The potatoes of Bolivia. Trudy po prikladnoi botanike, genetike i selektzii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding. 1973;50(3):241-267. (in Russian)