

Состав коллекции примитивных культурных видов секции *Petota* Dumort. рода *Solanum* L. и актуальные направления их исследования

DOI: 10.30901/2227-8834-2020-3-190-202



УДК 633.491+57.063

Поступление/Received: 06.02.2020

Принято/Accepted: 21.09.2020

Е. В. РОГОЗИНА, А. А. ГУРИНА

Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова,
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44
✉ erogozina@vir.nw.ru

Composition of the collection of primitive
cultivated species within the *Solanum* L.
section *Petota* Dumort. and contemporary
trends in their research
E. V. ROGOZINA, A. A. GURINA

N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources,
42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000,
Russia
✉ erogozina@vir.nw.ru

Сохраняемая в ВИР коллекция генетических ресурсов картофеля является одним из первых в мире собраний образцов примитивных культурных видов – аборигенных сортов картофеля, возделываемых индейским населением стран Южной Америки. Самые старые образцы поступили в коллекцию в 1927 г. Примерно одна пятая часть коллекции (106 образцов из 573) является уникальным материалом, собранным в ходе экспедиций ВИР в Боливии, Колумбии, Эквадоре и Перу. Обнаруженное экспедициями ВИР разнообразие возделываемых высокогорных картофелей, согласно системе С. М. Букасова, относится к видам *Solanum ajanhuiri* Juz. et Buk., *S. × chaucha* Juz. et Buk., *S. mamilliferum* Juz. et Buk., *S. phureja* Juz. et Buk., *S. rybinii* Juz. et Buk., *S. goniocalyx* Juz. et Buk., *S. stenotomum* Juz. et Buk., *S. tenuifilamentum* Juz. et Buk., *S. × juzepczukii* Buk. и *S. × curtilobum* Juz. et Buk. В этой группе выделяют виды *S. × ajanhuiri*, *S. phureja*, *S. stenotomum*, которые по своим признакам наиболее близки ранним domesticiрованным формам клубнеобразующих видов рода *Solanum* L. В статье представлен аналитический обзор современного состава коллекции примитивных культурных видов картофеля и результатов их изучения за предшествующий период. Приведены эколого-географические характеристики мест возделывания культурных родичей картофеля, сведения об источниках поступления образцов в коллекцию ВИР. Масштабная оценка образцов примитивных культурных видов картофеля по комплексу признаков, проведенная в полевых и лабораторных опытах, отражает селекционный потенциал и является первичной информацией для проведения более углубленных исследований. Обсуждается значимость изучения *S. phureja* и близкородственных культурных видов для разработки фундаментальных проблем биологии растений. Накопленный объем данных позволяет сегодня осуществить точечный выбор образцов наиболее перспективных для молекулярно-генетического изучения разнообразия генофонда видов картофеля.

Ключевые слова: картофель, близкородственные виды, *ex situ*, клубнеобразование, период покоя клубней, ДНК-анализ, гены хозяйственно ценных признаков.

The diversity of potato genetic resources in the VIR gene-bank harbors one of the world's first collections of primitive cultivated species. These accessions are native potato varieties cultivated by the indigenous population of South America. The oldest accessions in the collection are traced back to 1927. Approximately one fifth of the collection (106 accessions out of 573) is the unique material procured by VIR's collecting missions to Bolivia, Colombia, Ecuador, and Peru. According to S. Bukasov's potato classification, the diversity of South American highland potatoes explored by VIR's collectors belongs to spp. *Solanum ajanhuiri* Juz. et Buk., *S. × chaucha* Juz. et Buk., *S. mamilliferum* Juz. et Buk., *S. phureja* Juz. et Buk., *S. rybinii* Juz. et Buk., *S. goniocalyx* Juz. et Buk., *S. stenotomum* Juz. et Buk., *S. tenuifilamentum* Juz. et Buk., *S. × juzepczukii* Buk., and *S. × curtilobum* Juz. et Buk. Within this group of species, *S. × ajanhuiri*, *S. phureja* and *S. stenotomum* are the closest in their characteristics to ancient domesticated forms of tuber-bearing *Solanum* spp. This publication is an analytical review of the current composition of the primitive cultivated potato species collection and the results of its earlier studies. Ecogeographic descriptions of the sites native for cultivated potatoes and information on the sources of the accessions are presented. A large-scale evaluation of primitive cultivated potato accessions by a set of characters, carried out in field and laboratory experiments, uncovers their breeding potential and serves as the primary information platform for further in-depth research. Studying *S. phureja* and closely related cultivated potato species is important for finding solutions of fundamental problems in plant biology. The data arrays accumulated today would facilitate targeted selection among accessions to identify most promising ones for molecular genetic studies into the gene pool diversity of potato species.

Key words: potato, relative species, *ex situ*, tuberization, dormancy, DNA analysis, genes of valuable agronomic traits.

Введение

Создание коллекций культурных растений и их дикорастущих родичей было начато около ста лет тому назад благодаря научной и организационной деятельности выдающегося российского ученого Н. И. Вавилова. Его гениальное предвидение необходимости сбора, сохранения и изучения растительного разнообразия реализовано мировым сообществом в создании генных банков (коллекций *ex situ*). В современном мире существуют 1625 генных банков, которые сохраняют растительный генофонд для использования в селекции возделываемых культур, исследовательских и образовательных программах (FAO, 2010). Основными проблемами мировых коллекций сельскохозяйственных растений и диких родичей сегодня являются: правильная идентификация и выявление дублетных образцов, недостаточная изученность большей части коллекций, ограниченное использование генофонда в практической селекции (FAO, 2010). Даже крупные международные центры не располагают исчерпывающей информацией о сохраняемом растительном материале. Например, в Международном центре картофеля (CIP), коллекция которого насчитывает более 5800 образцов картофеля и родственных видов, данные дескрипторов наиболее полно описывают морфологию растений, тогда как характеристика по другим признакам сделана для разного числа – от 2 до 5000 образцов (Anglin et al., 2018).

Последние десятилетия XX и начало XXI века отмечены бурным развитием молекулярной биологии, информационных технологий, биоинформатики. Новые научные направления – геномика, протеомика, метаболомика – обеспечили колоссальный прогресс во многих отраслях человеческой деятельности, в том числе в генетике и селекции растений. Достижения молекулярной генетики и геномные технологии могут быть реальным катализатором эффективной работы по сохранению, изучению и использованию растительного разнообразия, собранного в генных банках (Wambugu et al., 2018).

В составе коллекции генетических ресурсов растений ВИР сохраняется одно из крупнейших в мире собраний картофеля и родственных видов – представителей секции *Petota* Dumort. рода *Solanum* L. (FAO, 2010). Сохраняемый генофонд представляют более 8000 образцов, в том числе 2700 селекционных сортов, 2000 образцов диких видов, 3200 образцов культурных видов и около 800 клонов межвидовых гибридов картофеля (Kiru, Rogozina, 2017). Формирование коллекции картофеля ВИР было начато сто лет назад С. М. Букасовым, который в 1919–1920 гг. по заданию Н. И. Вавилова приступил к сбору отечественных и интродукции зарубежных сортов картофеля. Экспедиции Института растениеводства по сбору мировых сортовых растительных ресурсов в горных районах Центральной и Южной Америки обнаружили «...десятки новых, неизвестных науке, культурных и близких к ним диких видов картофеля, используемых индейскими племенами» (Vavilov, 1935, p. 58). На протяжении XX столетия коллекция ВИР пополнялась новыми образцами, изучение биологических особенностей которых способствовало развитию знаний о разнообразии генетических ресурсов картофеля и родственных видов, решению задач практической селекции.

Картофелеводство относится к числу ведущих отраслей мирового и российского агропроизводства. Основным фактором, обеспечивающим его устойчивое и стабильное функционирование, являются высокоурожайные, устойчивые к болезням и вредителям сорта, качества

во продукции которых соответствует требованиям потребителей. Методы маркер-ориентированной и геномной селекции ускоряют процессы селекции картофеля, но для их эффективного применения необходимы фундаментальные исследования в области геномики и транскриптомики образцов культивируемого картофеля и его дикорастущих сородичей, выявление целевых генов и их аллельного разнообразия (Khlestkina et al., 2016; Bykova et al., 2017).

Международный консорциум, организованный для секвенирования генома картофеля, опубликовал в 2011 г. последовательность удвоенного моноплоида *S. phureja* DM1-3 516R44 (Xu et al., 2011). Этот референсный геном служит основой для изучения различий в геномах других диплоидных форм – селекционных линий и диких родичей картофеля, выявления полиморфизма у тетраплоидных сортов и гибридов. Секвенирование геномов диких видов *S. commersonii* Dun. (Aversano et al., 2015), *S. chacoense* Bitt. (Leisner et al., 2018), развитие технологий целевого секвенирования дали импульс масштабному изучению геномных последовательностей растений секции *Petota* рода *Solanum* (Hardigan et al., 2017; Li et al., 2018).

Сохраняемая в ВИР коллекция генетических ресурсов картофеля представляет особый интерес для исследования, поскольку является одним из старейших в мире собраний образцов культурных видов. Воспроизводство коллекционных образцов на протяжении длительного периода времени в условиях *ex situ* сопровождалось наблюдениями за их развитием, изучением онтогенеза и хозяйственно ценных признаков. Образцы, сохраняемые в коллекции ВИР, представляют уникальный материал для фундаментальных исследований и практического использования разнообразия возделываемого картофеля и родственных видов в селекции.

Целью настоящей работы является аналитический обзор информации о составе и результатах изучения сохраняемой в ВИР коллекции примитивных культурных видов картофеля; определение перспективных направлений их исследования для решения задач рационального сохранения и эффективного использования в селекции.

Таксономический состав и географическое происхождение примитивных культурных видов картофеля в коллекции ВИР

Таксономический состав коллекции примитивных культурных видов картофеля

Картофель, в сравнении с другими сельскохозяйственными культурами, уникален по разнообразию родственных культурных и диких видов (Hawkes, 1990; Vincent et al., 2013). До настоящего времени нет единой системы классификации видов секции *Petota* рода *Solanum*, но общепризнана значимость и недостаточная изученность разнообразия картофеля и родственных клубненосных видов (Bradshaw, 2009).

Первые работы по классификации клубнеобразующих видов рода *Solanum* бельгийского ботаника Бартеlemi Дюмортье (Barthélemy Dumortier), француза Мишеля Феликса Дюналя (Michel Félix Dunal), немца Фридриха Августа Георга Биттера (Friedrich August George Bitter) и американского ботаника Перы Акселя Ридберга (Per Axel Rydberg) выполнены на гербарном материале или привезенных растениях (by Ochoa, 2004). После открытия экспедициями сотрудников ВИР разнообразия куль-

тивируемых и дикорастущих клубнеобразующих видов в местах их естественного обитания, в странах Центральной и Южной Америки, таксономическое изучение картофеля получило новый импульс. Однако до настоящего времени нет единой, общепризнанной мировым научным сообществом системы клубнеобразующих видов рода *Solanum*.

Сложность классификации видов секции *Petota* отмечали многие исследователи (Cortell, 1962; Hawkes, 1990; Ochoa, 2004). В XXI веке молекулярно-генетические методы использованы для разрешения спорных вопросов таксономии и уточнения филогенетических взаимоотношений клубнеобразующих *Solanum* spp. (Gavrilenko et al., 2013; Jacobs et al., 2011; Ovchinnikova et al., 2011; Spooner et al., 2014). Результаты исследователей не вполне согласовывались и не давали однозначного подтверждения какой-либо из существующих систем видов картофеля.

В основу нашей работы с культурными видами картофеля положена система разграничения видов секции *Petota*, разработанная С. М. Букасовым (Bukasov, 1978). В коллекции ВИР представлено разнообразие клубнено-снотых видов *Solanum*, собранное выдающимися учеными-соланологами С. М. Букасовым, С. В. Юзепчуком и их последователями. Необходимость следования разработанной в ВИР системе видов картофеля вызвана самой историей формирования коллекции – на основе первых экспедиционных сборов российских ученых в 1925–1928 гг., а затем дополняемой и структурируемой в соответствии с системой С. М. Букасова. Согласно системе С. М. Букасова, культурные аборигенные виды картофеля Южной Америки сгруппированы в три серии: *Andigena* Buk., в составе которой девять диплоидных (*S. × ajanhuiri* Juz. et Buk., *S. boyacense* Juz. et Buk., *S. cañarensis* Buk., *S. gonocalyx* Juz. et Buk., *S. kesselbrenneri* Juz. et Buk., *S. multijugum* Buk. et Bavyko, *S. phureja* Juz. et Buk., *S. rybinii* Juz. et Buk., *S. stenotomum* Juz. et Buk.), четыре триплоидных (*S. × chaucha* Juz. et Buk., *S. cuenacanum* Buk., *S. mamilliferum* Juz. et Buk., *S. tenuifilamentum* Juz. et Buk.) и один тетраплоидный (*S. andigenum* Juz. et Buk.) виды; серия *Subacaulia* Buk., в составе которой триплоидный вид *S. × juzepczukii* Buk. и пентаплоидный вид *S. × curtlobum* Juz. et Buk.; серия *Tuberosa* (Rydb.) Buk. с единственным видом *S. chilotanum* Hawkes.

Большинство зарубежных специалистов поддерживают классификацию культурных картофеля, предложенную Д. Спунером (Ovchinnikova et al., 2011; Spooner et al., 2014). По мнению Д. Спунера, все разнообразие культурных видов картофеля относится к четырем видам: *S. tuberosum*, в составе которого группа *Andigenum* объединяет диплоидные, триплоидные и тетраплоидные картофели, выращиваемые в высокогорных районах Анд, а группа *Chilotanum* – чилийские аборигенные сорта; диплоидный вид *S. × ajanhuiri*, триплоидный *S. × juzepczukii* и пентаплоидный *S. × curtlobum* (Ovchinnikova et al., 2011; Spooner et al., 2014). В группе *Andigenum* диплоидный картофель с коротким периодом вегетации и клубнями, не имеющими периода покоя, составляет подгруппу *Phureja*.

Некоторые генные банки, например Международный центр картофеля (CIP), все еще организуют свою коллекцию на основе системы видов картофеля, разработанной Д. Хоксом, который в составе серии *Tuberosa* описывает семь видов культурного картофеля: *S. × ajanhuiri*, *S. × chaucha*, *S. × curtlobum*, *S. × juzepczukii*, *S. phureja*, *S. stenotomum*, *S. tuberosum*, и большую группу диких и сорных видов (Hawkes, 1990).

Кураторы картофеля во всех генных банках признают обоснованным ревизию ранее разработанных систем видов картофеля, однако отмечают, что система Д. Хокса более удобна для управления коллекцией *ex situ* (Ellis et al., 2020).

Согласно системе С. М. Букасова, картофель, который занимает наибольшие площади в высокогорных районах Анд, – это самостоятельный тетраплоидный вид *S. andigenum*. В. С. Лехнович отмечает, что протяженность основной части ареала *S. andigenum* составляет не менее 36° широты; это узкая, не более 400 км в поперечнике полоса длиной 4000 км на территории Колумбии, Эквадора, Перу, Боливии и горной части Аргентины (Lekhnovich, 1971). Вторичная, бедная формами часть ареала охватывает высокогорья Мексики и Гватемалы. *S. andigenum* включает 10 подвидов, выделенных по географическому принципу с учетом морфологических особенностей (Lekhnovich, 1971).

Коренное население стран Южной и Центральной Америки также возделывает аборигенные сорта, которые были определены русскими ботаниками как новые таксоны при классификации генофонда картофеля. Эта группа так называемых «примитивных видов картофеля» (*primitive forms of cultivated potato = primitive cultivars*), согласно классификации С. М. Букасова (Bukasov, 1978), которые по своим признакам наиболее близки ранним доместифицированным формам клубнеобразующих видов рода *Solanum* (Hawkes, 1990). В коллекции ВИР представлено 573 образца десяти примитивных культурных видов: *S. × ajanhuiri* (8), *S. gonocalyx* (57), *S. phureja* (156), *S. rybinii* (170), *S. stenotomum* (102), *S. × chaucha* (25), *S. mamilliferum* (4), *S. tenuifilamentum* (7), *S. × juzepczukii* (10), *S. × curtlobum* (34), и 13 образцов межвидовых гибридов.

Географическое происхождение образцов примитивных культурных видов картофеля

Территория, на которой возделывает картофель коренное население стран Южной Америки, – это горы и горные долины от 12° северной до 45° южной широты, то есть от Колумбии до Чили (de Haan, Rodriguez, 2016). Культурные виды картофеля произрастают на высоте от 400 до 4300 м н. у. м. (Gorbatenko, 2006). Центр разнообразия культивируемых картофеля – приграничные районы юга Перу и северной части Боливии, в районе озера Титикака, где находится район древней культуры картофеля (Hawkes, 1990). Клубни картофеля вместе с киноа (*Chenopodium quinoa* Willd.) издавна являлись основными продуктами питания индейских племен, проживающих в этом районе Южной Америки. Монофилетическое происхождение диплоидных культурных видов картофеля и локализацию центра их формирования на территории юга Перу – северо-западной части Боливии – подтверждают данные молекулярно-генетического анализа (Spooner et al., 2005; Li et al., 2018).

Участники экспедиций ВИР и зарубежные исследователи отмечают, что культурные виды картофеля в странах Южной Америки не имеют столь четких ареалов, как дикорастущие (Gorbatenko, 2006; de Haan, Rodriguez, 2016; Hawkes, Hjerting 1989; Monteros-Altamirano et al., 2017; Zykin, 1973). Для культурных видов ограничение территорий, на которых возделывается картофель, связано с рядом причин, в том числе с климатическими (например, не все виды переносят заморозки, засуху или высокую влажность) и экономическими условиями (рентабельность выращивания картофеля в данных услови-

як по отношению к другим сельскохозяйственным культурам), а также с наличием/активностью паразитов/возбудителей болезней картофеля и с культурно-историческим различием территорий (некоторые племена отдают предпочтение определенным видам из-за их внешних или вкусовых качеств).

В целом можно выделить несколько вариантов климатических условий, в которых возделывают примитивные культурные виды картофеля.

Теплый влажный климат горных долин на восточных склонах Анд, где расположена нижняя зона культуры картофеля (2000–2750 м н. у. м.), умеренными (10–20°C) температурами, отсутствием заморозков, умеренным или значительным (от 750 до более 2000 мм) количеством осадков (Hawkes, Hjerting, 1989). Культурные виды *S. phureja*, *S. × surimana*, возделываемые на этой территории, С. М. Букасов относит к группе восточно-болливийской, ранней и теплолюбивой (by Gorbatenko, 2006).

«Вечная весна» – отсутствие четко выраженной сезонности, температуры января и июня не отличаются, но обычно они не слишком высокие (10–15°C). Значительны колебания суточной температуры. Обильные осадки выпадают летом, тогда как на протяжении зимы дождей мало или нет совсем. Такие условия характерны для территорий, расположенных на восточных и западных склонах Анд, в Перу, Боливии, Эквадоре, на высоте 2800 м н. у. м. и выше (Hawkes, Hjerting, 1989; Ochoa, 2004). Виды *S. × chaucha*, *S. goniocalyx*, *S. mamilliferum*, *S. phureja*, *S. stenotomum* выращивают в этих условиях.

Сухой и холодный климат высокогорий Анд (от 3500 до 4100 м н. у. м.): среднегодовая температура – 7–10°C, при этом максимальные температуры +20°C, минимальные зимой (май – август) варьируют от 1°C до –16°C. Заметна разница дневных и ночных температур, часты ночные заморозки. В зоне верхних пределов земледелия (3400–4500 м н. у. м.) среднегодовая температура – 0°C, но летом (сентябрь – апрель) поднимается до +15°C и даже +22°C, а в зимний период (май – август) температура понижается до –9°C, и даже до –25°C. Осадков мало – 100–500 мм. В этой зоне выращивают только морозостойкие и засухоустойчивые виды: *S. × ajanhuiri*, *S. × juzepczukii*, *S. × curtilobum* (Hawkes, Hjerting, 1989; Ochoa, 2004).

Возделываемый местным населением многих стран Южной Америки картофель часто представляет собой смесь не только форм одного вида, но нередко разных видов на одном поле. Обычна смесь тетраплоидных *S. andigenum* и диплоидных *S. stenotomum* (Bukasov, 1978). В Перу и Эквадоре фермеры выращивают на одном поле смесь генотипов картофеля, часто разного уровня пloidности (Monteros-Altamirano et al., 2017).

Сегодня специалисты, занимающиеся сбором, изучением и сохранением разнообразия клубнеобразующих видов *Solanum* в Южной Америке, для описания местных форм культурного картофеля используют термин «ландрас». Ландрас – это динамическая популяция культивируемого растения, которая имеет историческое происхождение, отчетливую идентичность и нуждается в формальном улучшении продуктивности, а также часто генетически разнообразна, адаптирована на местном уровне и связана с традиционными системами земледелия (Camacho Villa et al., 2005).

Выделяют три группы ландрасов картофеля: (1) коммерческие, или космополитичные мучнистые сорта, (2) некоммерческие мучнистые сорта и (3) горькие сорта (de Haan, Rodriguez, 2016). Коммерческие сорта, напри-

мер, диплоидная 'Peruanita' в Перу и 'Criollo Amarilla' в Колумбии, занимают большие посевные площади, пользуются спросом на рынке и признанием потребителей. Тысячи некоммерческих сортов выращивают мелкие фермеры в высокогорных районах Анд для домашнего потребления. Разнообразие горьких сортов скромнее, чем мучнистых, однако их количество, выращиваемое в Боливии и центральной части юга Перу, составляет не менее 100. Горькие сорта представляют внутривидовое разнообразие *S. × curtilobum*, *S. × juzepczukii* и некоторых форм *S. andigenum*; их используют для заморозки клубней в чуньо (chuño), морая (moraya) или тунта (tunta) (de Haan, Rodriguez, 2016).

В коллекции ВИР среди 573 образцов десяти примитивных культурных видов картофеля наиболее представлены *S. rybinii* и *S. phureja*. Число образцов других видов (*S. mamilliferum*, *S. tenuifilamentum*, *S. × ajanhuiri*) значительно меньше. Формирование коллекции картофеля ВИР происходило как за счет экспедиционных сборов, так и в результате поступлений из других генных банков. Путем обмена с генбанками интродуцированы образцы из Колумбии (CCC, Collection Central Colombiana), США (Potato Germplasm Introduction Station, United States Department of Agriculture, Agricultural Research Service), Перу (CIP, Centro Internacional de la Papa), Великобритании (CPC, Commonwealth Potato Collection) и Германии (IPK, Leibniz Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research). Распределение примитивных культурных видов в зависимости от страны происхождения и число их образцов в коллекции ВИР продемонстрировано на рисунке 1.

Наибольшее количество примитивных культурных видов картофеля в коллекции представлено образцами из Колумбии и Перу.

Перу занимает первое место среди стран Южной Америки по площади, занятой под культуру картофеля, – более 317 тыс. га (de Haan, Rodriguez, 2016). На высокогорных плато, восточных склонах Анд и в горных долинах выращивают многообразие местных форм картофеля (от 2800 до 3300 ландшафтов), но местные сорта постепенно вытесняются новыми селекционными сортами. На юге Перу граница возделывания картофеля доходит до самой большой для Южной Америки высоты, которая сегодня составляет 4400 м н. у. м. По сравнению с 1975 г. картофельные поля переместились в высотном направлении более чем на 300 м вверх (Arce et al., 2019). Из произрастающих в Перу 11 культурных видов картофеля (Gorbatenko, 2006), образцы девяти видов представлены в коллекции ВИР (см. рис. 1).

В Боливии, в зоне от 2000 до 4500 м н. у. м., представлено разнообразие культурных видов картофеля. Местное население возделывает многочисленные сорта, различающиеся по форме и окраске клубней, окраске мякоти, морфологии растений, биохимическому составу клубня, продолжительности периода покоя, скороспелости и другим признакам (Zykin, 1973). Возделываемый картофель – это разные формы, относящиеся к девяти видам: *S. phureja*, *S. rybinii*, *S. × ajanhuiri*, *S. stenotomum*, *S. × chaucha*, *S. mamilliferum*, *S. goniocalyx*, *S. × juzepczukii* и *S. × curtilobum*, и все они представлены в коллекции ВИР. Микроцентры генетического разнообразия картофеля в Боливии находятся в департаментах Ла-Пас (La Paz), Кочабамба (Cochabamba) и Потоси (Potosí) (Morante, 2019).

На территории Колумбии, по имеющимся сведениям, произрастают лишь два культурных вида – *S. rybinii* и *S. andigenum*, которые составляют основу поступлений

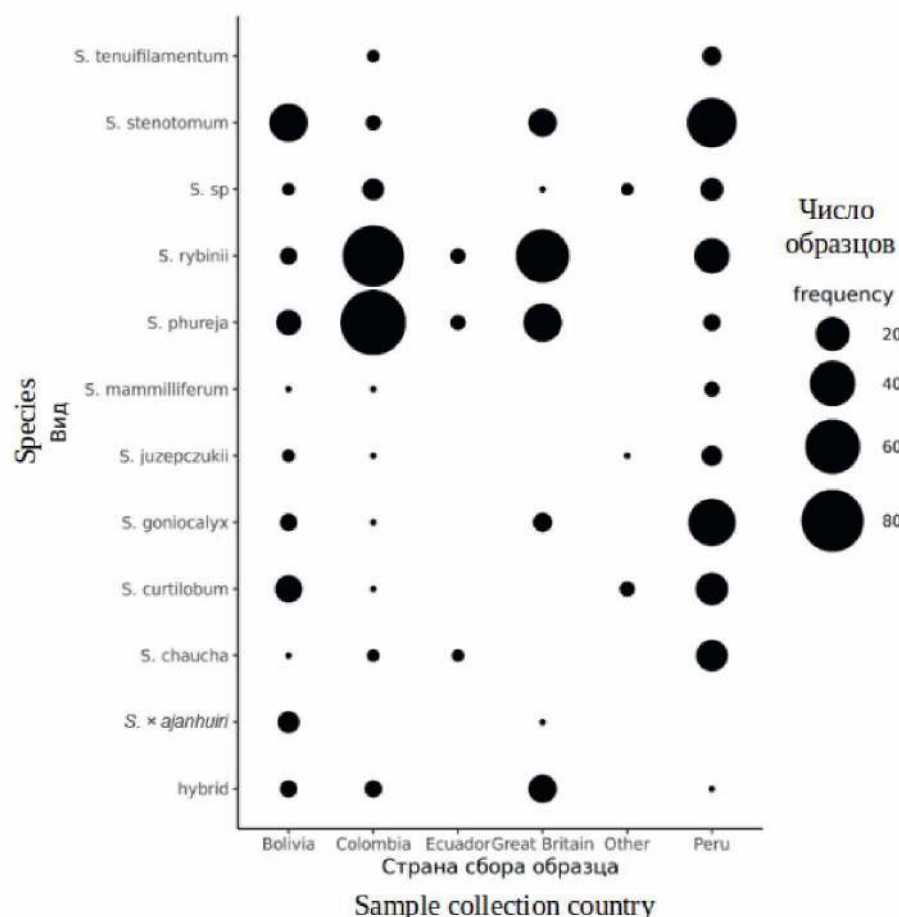


Рис. 1. Распределение примитивных культурных видов картофеля в коллекции ВИР по стране происхождения образцов

Fig. 1. Distribution of primitive cultivated potato accessions across the VIR collection, arranged by the species and the countries of their origin

из этой страны. Образцы остальных видов – *S. tenuifilamentum*, *S. stenotomum*, *S. x chaucha*, *S. mammilliferum*, *S. goniocalyx*, *S. x juzepczukii* и *S. x curtilobum* – поступили с Колумбийской опытной станции, и их происхождение неизвестно.

В Эквадоре произрастают три культурных вида: *S. phureja*, *S. x chaucha* и *S. tuberosum* subsp. *andigena* (Monteros-Altamirano et al., 2017). Местные специалисты применяют название *S. phureja* к виду *S. rybinii*, в соответствии с позицией Д. Хокса (Hawkes, 1990), который объединяет эти виды по единственному физиологическому признаку – отсутствию периода покоя клубней. В соответствии с системой Д. Спунера (Spooner et al., 2014), в Национальном университете Колумбии образцы местных сортов картофеля относят к группе Phureja (Juub et al., 2015). С. М. Букасов отмечал, что *S. phureja* возделывается в узком ареале, ограниченном лишь Боливией, в нижней зоне культуры картофеля в Андах (2000–2750 м н. у. м.). Это зона восточных склонов с теплым влажным климатом. Диплоидные сорта картофеля от Эквадора до Венесуэлы, по мнению С. М. Букасова, относятся к *S. rybinii* (Bukasov, 1978).

Довольно большую часть коллекции (116 образцов) занимают образцы, созданные в Великобритании, где путем контролируемого скрещивания получали и сохраняли потомство родительских форм, собранных в разных

местностях или обладающих разными характеристиками. Поскольку в этом случае неясно, что считать страной происхождения (например, довольно большая часть образцов появились в результате скрещивания родительских форм из Перу и Боливии), мы выделили их в отдельную группу (см. рис. 1).

Образцы примитивных культурных видов были собраны для коллекции ВИР в результате экспедиций, которые осуществили: С. М. Букасов и С. В. Юзепчук (1925–1928 гг.), А. В. Пухальский и А. Г. Зыкин (1971), К. З. Будин (1972), Н. К. Лемешев и Л. Е. Горбатенко (1973), Г. Е. Шмараев и Л. Е. Горбатенко (1976), А. Ф. Мережко и Н. П. Складорова (1979), А. Г. Зыкин (1980). Самые первые поступления в коллекцию – 13 образцов из экспедиции С. В. Юзепчука 1927 г. Это образцы *S. phureja* – к-99 (Юз 1655) и к-1713 (Юз 1296), оба из Боливии, Сората (Sorata) в департаменте Ла-Пас; *S. tenuifilamentum* – к-1185 (Юз 1185) и *S. stenotomum* – к-1664 (Юз 1172), оба из Перу, округ Помаканчи (Pomacanchi) на юге страны; *S. rybinii* – к-1662 из Колумбии; *S. mammilliferum* – к-1673 (Юз 1339) из Перу, Куско (Cusco); *S. goniocalyx* – к-1667 (Юз 571) из Перу; *S. x curtilobum* – к-1685 (Юз 1642) из Боливии, Тиванаку (Tiwanaku = Tiwanaku) в департаменте Ла-Пас; а также образцы *S. rybinii* – к-1662, к-1668, к-1680, *S. phureja* – к-1817, *S. x ajanhuiri* – к-2312, места сбора которых не установлены.

Уникальный материал, собранный в результате экспедиций ВИР, – это 106 образцов, приблизительно пятая часть коллекции. Их распределение по странам происхождения представлено на рисунке 2. Виды собраны в четырех странах, фактически именно в них сосредоточен основной ареал примитивных культурных видов картофеля. Среди образцов, привезенных из экспедиций, есть представители всех видов.

культурного картофеля серии *Andigena*, по мнению В. С. Лехновича, отличаются от серии *Tuberosa* более тонким стеблем, меньшим размером долей листа, более многочисленными ягодами, склонностью к вытягиванию растений в условиях недостатка ультрафиолетовых лучей и ареалом (Lekhnovich, 1971). У диплоидных и триплоидных видов серии *Andigena* венчик колесовидный, красно- или сине-фиолетовый, может быть белый

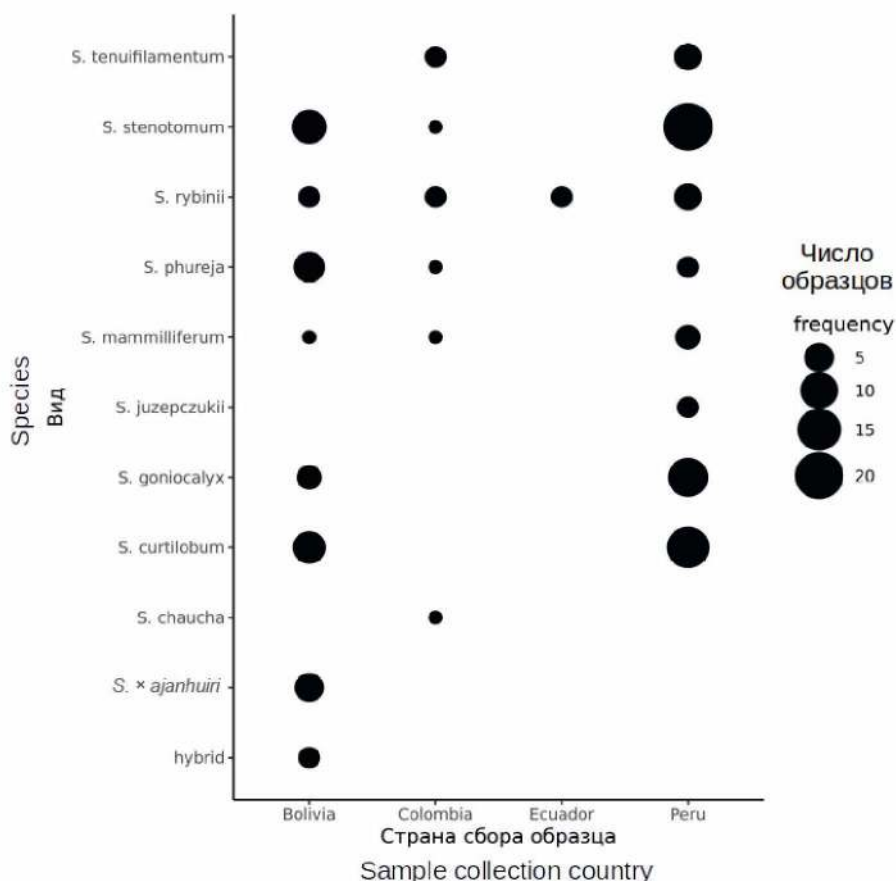


Рис. 2. Распределение образцов примитивных культурных картофелей, собранных в экспедициях ВИР, по видам и стране происхождения

Fig. 2. Distribution of primitive cultivated potato accessions delivered by VIR's collectors, arranged by the species and the countries of their origin

В целом большинство образцов коллекции (188) интродуцированы из Колумбии, но среди них мало (всего восемь) экспедиционных образцов (см. рис. 1 и 2). Наибольшее число образцов (62), собранных в экспедициях ВИР, привезено из Перу (см. рис. 2). Относительно количества видов наибольшее разнообразие – поступления из Перу и Боливии. Единичны образцы из Аргентины, Чили, всего 8 образцов из Эквадора.

Морфобиологические особенности и сохранение *ex situ* примитивных культурных видов картофеля

Описания морфологических признаков растений и клубней образцов культурных видов *Petota* опубликованы в изданиях, подготовленных учеными ВИР на основе многолетних результатов собственных исследований и по литературным данным (Bavyko, 1987, 1989; Gorbatenko, 2006; Kiru et al., 2002; Lekhnovich, 1971). Виды

(у *S. goniocalyx*, *S. rybinii*) или с белыми остроконечиями (у *S. tenuifilamentum*); остроконечия венчика с внутренней стороны преимущественно голые. Клубни разнообразны по форме и окраске, часто с глубокими глазками, могут быть роговидные (изогнутые), удлинено-овальные, овально-плоские с мелкими глазками, бугристые, веретеновидной формы, удлиненные с тупой вершиной и вдавленным столонным следом, в виде кренделей (Gorbatenko, 2006; Zykin, 1973).

S. stenotomum – вид с самым большим ареалом и разнообразием форм среди диплоидных культурных видов картофеля. Растения *S. stenotomum* имеют сильно рассеченный лист с очень узкими заостренными долями. Число пар долей листа достигает восьми, число пар промежуточных долек может быть более 20. Ширина долей в три-четыре раза меньше их длины (Bukasov, 1978). Чашечка цветка, резко отграниченная от вершины цветоножки, превышает длину половины радиуса венчика,

а ее доли имеют хорошо выраженные остроконечия (Lehkhovich, 1971). Описаны формы *S. stenotomum*, отличающиеся от типового описания вида по ширине долей (Bukasov, 1978; Hawkes, 1990).

S. × ajanhuiri – диплоидный морозостойкий вид, отличается от *S. stenotomum* меньшей величиной венчика и чашечки цветка и очень высоким сочленением цветоножки (Hawkes, 1990). Ареал возделывания *S. × ajanhuiri* наименьший в сравнении с ареалами возделывания других видов культурного картофеля. Этот эндемичный вид выращивают на высоте 3800–4100 м н. у. м. в районе озера Титикака. Вид представлен двумя группами сортов, которые отчетливо различаются по морфологии листа, соцветия, цветоножки, чашечки и венчика цветка (Huaman et al., 1980).

S. goniocalyx произрастает в высокогорных районах центрального и южного Перу, отличается от *S. stenotomum* более крупным цветком, ребристым основанием чашечки (что отражено в названии вида), более тупыми и широкими, удлинено-яйцевидной формы долями листа (Gorbatenko, 2006). Клубни *S. goniocalyx* более крупные, чем у других диплоидных видов картофеля, с нетемнеющей мякотью интенсивной желтой окраски (Bukasov, 1978; Hawkes, 1990). У растений *S. stenotomum*, *S. × ajanhuiri* и *S. goniocalyx* клубни формируются через 5–6 месяцев вегетации и имеют длительный период покоя, что отличает эти виды от *S. phureja*, *S. rybinii* и *S. × chaucha*.

S. phureja – диплоидный вид наиболее низких (1000–2750 м н. у. м.) горных долин на юге Перу и в Боливии. Растения *S. phureja* часто имеют стебли, окрашенные антоцианом, лист широкий, короткий, с небольшими хорошо выраженными стерженьками долей, сочленение цветоножки около середины. Вид отличается исключительной скороспелостью, период вегетации 3–4 месяца. Клубни имеют очень короткий период покоя, в жаркую погоду молодые клубни израстают под материнским кустом (Zykin, 1973).

S. × chaucha возделывают в Боливии и прилегающих территориях Перу. Основной отличительный признак растений этого вида – доли венчика, ширина которых в три раза превышает длину.

S. rybinii произрастает от Колумбии до Эквадора. Растения в сравнении с другими видами культурного картофеля невысокие, имеют небольшие листья с малым числом (1–3, редко 4) пар долей, клубни округлые с мелкими глазками. Сходство растений *S. boyacense*, *S. cañariense*, *S. cuencanum*, *S. kesselbrenneri* и *S. rybinii* дало основание Л. Е. Горбатенко присоединить их в качестве форм к виду *S. rybinii* (Gorbatenko, 2006).

Растения серии *Subacaulia* видов *S. × juzepczukii* и *S. × curtlobum* в начальной стадии развития розетковидные, затем с развитыми стеблями, с морозостойкими листьями, имеют очень короткие лопасти долей венчика, формируют крупные (размером 6 × 6 × 3 см) клубни на коротком дне. Основные признаки, которые отличают *S. × curtlobum*, – это высоко расположенное сочленение цветоножки, длинный цветонос и крупный венчик (3–3,5 см в диаметре). У растений *S. × juzepczukii* сочленение цветоножки не очень выраженное, цветонос короче и венчик меньшего размера (до 2,5 см в диаметре). Эти два вида культурного картофеля приспособлены к суровым почвенно-климатическим условиям у верхних границ земледелия в странах Южной Америки. Клубни в сыром виде имеют горький вкус, их используют для приготовления чуньо и тунто, которые хранятся индейскими семьями как запасные продукты питания (Zykin, 1973).

Некоторые сорта другого морозостойкого вида *S. × ajanhuiri* (сортотип Ajawiri) образуют негорькие клубни, пригодные для непосредственного употребления в пищу (Huamán et al., 1980). У местного населения Южной Америки существует множество способов приготовления и приема пищи из картофеля, зависящих от вкуса, крахмалистости и толщины кожуры клубней. В Боливии, например, среди прочих выращивают сорта безвкусные, с твердой консистенцией мякоти, которые едят с глиной, размешанной в соленой воде (Zykin, 1973). Качество клубней культурных видов картофеля определяется генотипом, но содержание сухого вещества, содержание каротиноидов, антиоксидантов и гликоалкалоидов в значительной степени варьируют при изменении климатических или почвенных условий выращивания. Например, ландрасы Эквадора в зависимости от места выращивания проявляют широкий спектр варибельности по содержанию в клубнях редуцирующих сахаров (от 0,01–0,07% до 0,37–0,44%), фенолов (от 0,94 до 4,28 мг/г сухого вещества), каротиноидов (от 35 до 122,5 мкг/100 г сырого вещества). Высоким содержанием каротиноидов характеризуются картофели группы Phureja с желтой мякотью клубней (Cuesta Subía, 2013). В клубнях некоторых образцов *S. phureja* содержание каротиноидов достигает 1258–1840 мкг/100 г сырого вещества (Burgos et al., 2009). Вид *S. phureja* отличается повышенным (до 7,65%) содержанием белка в клубнях (Hawkes, Hjerting, 1969).

Изучение и воспроизводство образцов коллекции диких и культурных клубненосных видов *Solanum* проводится на опытном поле научно-производственной базы (НПБ) «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» под Санкт-Петербургом на протяжении более 50 лет. Многолетние наблюдения выявили особенности роста и развития растений примитивных культурных видов картофеля в природно-климатических условиях, отличных от мест естественного произрастания. При изучении 369 образцов в условиях Ленинградской обл. (Санкт-Петербург, Пушкин) в период с 1965 по 1987 г. в течение 14 лет у растений, выращенных из семян примитивных культурных видов, а также дикого вида *S. chacoense*, гибридов с этим видом и гибридов с гаплоидами *S. tuberosum* и *S. andigenum* отмечены ненаследуемые аномалии листьев (Bavyko, 1989). Аномалии выражались в изменении формы долей, рассеченности листьев, чаще отмечались на листьях, расположенных ближе к первому соцветию, предположительно являлись отклонениями онтогенетического развития (Bavyko, 1989).

В результате изучения более 250 образцов культурных видов картофеля в 90-х годах XX века установлена внутривидовая варибельность по фотопериодизму клубнеобразования (Kiru et al., 2002). Растения, выращенные из семян *S. phureja*, *S. × ajanhuiri* и *S. stenotomum* в условиях длинного дня северных широт, проявляли короткодневную или нейтральную фотопериодическую реакцию клубнеобразования в зависимости от образца. Видовая особенность – короткий период покоя клубней – оказалась стабильным признаком у всех изученных образцов *S. phureja* и у более 90% образцов *S. rybinii*. Клубни *S. × ajanhuiri* и *S. stenotomum* имели средний или длительный период покоя.

Интродукция образцов клубнеобразующих видов рода *Solanum* в коллекцию ВИР длительное время осуществлялась в виде семян и клубней (Gorbatenko, 2006). С развитием технологии хранения и воспроизводства генетических ресурсов растений в культуре *in vitro* часть образцов из зарубежных генных банков стала поступать

в виде растений *in vitro*. Введение в культуру *in vitro* или криоконсервация для надежного сохранения генофонда применяются в настоящее время для сохранения наиболее ценных генотипов картофеля и родственных видов из коллекции ВИР (Antonova et al., 2017; Gavrilenko et al., 2019).

Основной тип хранения образцов примитивных культурных видов картофеля в коллекции ВИР – в виде семян (табл. 1). В низкотемпературном хранилище ВИР в зависимости от вида сохраняется разное число образцов и разное число семенных репродукций отдельных образцов. Большинство диплоидных видов хорошо завязывают ягоды и особенно устойчиво дают семена в первые несколько лет после посева. Высокая и почти ежегодная завязываемость семян характерна для образцов наиболее распространенных диплоидных видов: *S. phureja*, *S. stenotomum*, *S. goniocalyx*. Менее стабильно образование семян у редких видов *S. mamilliferum*, *S. tenuifilamentum* и триплоидных видов *S. × chaucha*, *S. × juzepczukii* (см. табл. 1).

к-23536; *S. × curtilobum* – к-6164, к-23289; *S. goniocalyx* – к-9019; *S. rybinii* – к-9332, к-12188, к-15921, к-19323; *S. stenotomum* – к-10479; *S. tenuifilamentum* – к-13625; *S. mamilliferum* – к-16163 представлены только в полевой коллекции. Образцы *S. phureja* – к-20976; *S. × curtilobum* – к-9624 (собиран экспедицией К. З. Будина) и к-13258, к-13392; *S. rybinii* – к-9389, к-15247; *S. stenotomum* – к-13738, к-24333 представлены только в виде семенной репродукции, не заложенной на хранение.

Примитивные культурные виды картофеля – источники хозяйственно ценных признаков

Различия вестественных условиях произрастания видов и образцов одного вида обуславливают наличие у них разнообразия хозяйственно ценных признаков. Так, собранные в теплом влажном климате образцы *S. rybinii* устойчивы к некоторым бактериальным заболеваниям: бактериальному вилту (возбудитель *Ralstonia solanacearum* (Smith) Yabuuchi), черной ножке (*Erwinia* spp.). Среди примитивных культурных видов картофеля

Таблица 1. Распределение видов по типу хранения образцов в коллекции ВИР

Table 1. Distribution of the accessions of potato species, arranged by the mode of their storage in the VIR collection

Вид	Тип хранения						Всего образцов в коллекции
	Семена				клубни	in vitro	
	Число образцов	Число репродукций*	Среднее количество репродукций на образец	Максимальное количество репродукций на образец			
<i>S. × ajanhuiri</i>	8	31	3,88	6	6	4	8
<i>S. × chaucha</i>	3	13	0,59	6	3	19	22
<i>S. × curtilobum</i>	23	82	2,41	7	18	9	34
<i>S. goniocalyx</i>	53	213	3,94	8	33	24	54
<i>S. × juzepczukii</i>	4	13	1,30	5	3	7	10
<i>S. mammilliferum</i>	3	11	2,75	4	4	0	4
<i>S. phureja</i>	136	523	3,63	8	100	12	144
<i>S. rybinii</i>	159	654	3,99	7	85	11	164
<i>S. sp.</i>	23	79	3,04	6	19	1	26
<i>S. stenotomum</i>	91	337	3,66	8	60	20	92
<i>S. tenuifilamentum</i>	6	17	2,43	5	6	1	7
hybrid	22	80	3,64	6	13	1	22
Итого	531	2053	2,94	8	350	109	587

* – данные по репродукциям представлены за последние 10 лет.

* – the data concerning reproductions are given only for the past 10 years

В настоящее время только часть образцов культурных видов картофеля в коллекции ВИР представлена всеми типами хранения: 350 образцов (более половины коллекции) сохраняются в виде семян и в клубневой репродукции; 109 образцов сохраняются в форме *in vitro*. Часть генофонда представлено ограниченным числом семян или только растениями *in vitro*. Образцы *S. phureja* – к-5972, к-22242, к-22244, к-23530, к-23531,

S. phureja обладает наиболее высокой степенью устойчивости к фитофторозу (*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary), стабильной в течение многих лет (Gorbatenko, 2006). *S. phureja* является ценным источником жаростойкости, а высокогорные виды *S. × ajanhuiri*, *S. × curtilobum*, *S. × juzepczukii* – морозоустойчивости (Hawkes, Hjerting, 1989). С точки зрения селекции, наиболее интересны физиологические отличия: образцы по-разному реагируют

на удлинение светового дня, низкие температуры, некоторые не обладают выраженным периодом покоя. Многие образцы являются раннеспелыми, что дало возможность включить их в селекцию для выведения двуурожайных сортов.

ше обыкновенной (*Streptomyces scabies* (Thaxter) Waksman et Henrici) (Kiru et al., 2003). Скрининг генофонда выявил формы с высокой горизонтальной устойчивостью к фитофторозу у видов *S. phureja*, *S. rybinii*, *S. goniocalyx*, *S. mammilliferum* и *S. xcurtilobum* (см. табл. 2).

Таблица 2. Устойчивость примитивных культурных видов картофеля к болезням и вредителям
(по Bavyko, 1987; Kiru et al., 2003)

Table 2. Resistance of primitive cultivated potato species to diseases and pests
(according to Bavyko, 1987; Kiru et al., 2003)

Вид	Устойчивость к болезням и вредителям							
	Фитофтороз	ХБК	СБК	МБК	УБК	ЗКН	Ризоктониоз	Парша обыкновенная
<i>S. x ajanhuiri</i>	0	+	0	0	+	–	–	–
<i>S. x curtilobum</i>	+	+	0	0	+	–	+	–
<i>S. goniocalyx</i>	+	0	+	0	+	–	+	+
<i>S. mammilliferum</i>	+	0	0	0	0	–	0	0
<i>S. phureja</i>	+	+	+	+	+	–	+	+
<i>S. rybinii</i>	+	+	0	+	+	+	+	+
<i>S. stenotomum</i>	+	+	0	+	+	+	+	+
<i>S. tenuifilamentum</i>	0	+	+	0	+	–	+	+

Примечание: «+» – выделены устойчивые образцы; «0» – отсутствие признака; «–» – нет данных оценки
Note: '+' means that resistant accessions were identified; '0' means that the trait is absent; '-' means no data

Образцы культурных видов картофеля из коллекции ВИР оценены в полевых и лабораторных опытах по комплексу хозяйственно ценных признаков (скороспелости, короткому периоду покоя, компактности гнезда, устойчивости к механическим повреждениям и заморозкам), устойчивости к болезням и вредителям. Выделены источники ценных для селекции признаков: устойчивости к абиотическим и биотическим стрессовым факторам, высоких столовых и технологических качеств клубней (Bavyko, 1989; Kiru et al., 2002).

Оценка поражаемости образцов примитивных культурных видов картофеля возбудителями болезней в полевых и лабораторных опытах проводилась в 1965–1987 гг. многими НИУ – на Ленинградской и Черновицкой опытных станциях по раку картофеля, в Белорусском НИИ защиты растений, на опытных станциях ВИР: Майкопской, Устимовской, Дальневосточной и Полярной, в Московском отделении ВИР, в Пушкинских лабораториях, в Ленинградском сельскохозяйственном институте, Северо-Западном институте сельского хозяйства, на Сахалинской ОС ВНИИФ. Анализ многолетних данных показал, что большинство коллекционных образцов устойчивы к обычному патотипу возбудителя рака картофеля (*Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Percs.), устойчивы к остальным болезням и вредителям выявлена у отдельных образцов или клонов, отобранных в семенном потомстве некоторых образцов (Kiru et al., 2002).

В ВИР в 1997–2001 гг. проведено комплексное изучение генофонда культурных видов картофеля с целью выделения форм, обладающих устойчивостью к фитофторозу, X-, S-, M-, Y-вирусам, золотистой картофельной нематодой патотипа Ro1 (*Globodera rostochiensis* Woll.), ризоктониозу (*Rhizoctonia solani* J.G. Kühn) и пар-

Выделены образцы *S. phureja*, *S. rybinii*, *S. stenotomum*, *S. x curtilobum*, устойчивые к X- и Y-вирусам картофеля при искусственном заражении (Bavyko, 1987). Отмечено широкое распространение S- и M-вирусов в полевой коллекции культурных видов картофеля. Выделены единичные образцы *S. goniocalyx*, *S. phureja*, *S. tenuifilamentum* с относительной устойчивостью к S-вирусу, выделены только толерантные к M-вирусу образцы *S. phureja*, *S. rybinii*, *S. stenotomum* (см. табл. 2). Обнаружена неоднородность образцов примитивных культурных видов картофеля по восприимчивости к возбудителям ризоктониоза и разных видов парши. Среди изученных 172 образцов, представляющих виды *S. goniocalyx*, *S. phureja*, *S. rybinii*, *S. stenotomum*, *S. tenuifilamentum*, *S. mammilliferum*, доминировали образцы со слабой и средней степенью поражения клубней ризоктониозом и паршой обыкновенной, со средней и сильной степенью поражения клубней паршой серебристой (*Helminthosporium solani* Durieu & Mont.). Высокой устойчивостью к парше серебристой обладали только единичные образцы *S. goniocalyx*, *S. phureja*, *S. rybinii*, *S. stenotomum* (Kiru et al., 2003). В коллекции ВИР выделены образцы *S. rybinii*, устойчивые к черной ножке, макроспориозу (*Alternaria solani* Sorauer), ооспорозу (*Oospora pustulans* M.N. Owen et Wakef.) и фомозу (*Phoma exigua* var. *exigua*) (Bavyko, 1989).

Ценность для селекции представляют источники комплексной устойчивости к болезням и вредителям: *S. phureja* – к-1815в (устойчивость к фитофторозу, X-, S-, M-, Y-вирусам), к-9836 (устойчивость к фитофторозу, X-, M-, Y-вирусам); *S. tenuifilamentum* – к-1185 (устойчивость к X-, S-, Y-вирусам); *S. rybinii* – к-5945 (устойчивость к фитофторозу, X-, Y-вирусам); *S. stenotomum* – к-7105 (устойчивость к фитофторозу, X-, Y-вирусам), к-9357

(устойчивость к фитофторозу, золотистой нематодой, парше обыкновенной).

В коллекции ВИР выделены образцы с хорошим вкусом, нежной, нетемнеющей мякотью клубней. Хорошие столовые качества имеют клубни *S. rybinii* – к-1678, к-4442, к-5945, *S. stenotomum* – к-9971, к-10194. Содержание крахмала в клубнях образцов примитивных культурных видов картофеля варьирует от 7% до 26%. Высокое (22–24%) содержание крахмала отмечено у *S. phureja* – к-1815в; *S. rybinii* – к-1680, к-8591, к-10469, к-11545. Содержание белка в клубнях образцов коллекции ВИР составляет 1,3–4,3%. Высокое (более 4%) содержание белка отмечено у образцов *S. phureja* – к-1815в; *S. rybinii* – к-5954, к-7153, *S. stenotomum* – к-1664, *S. × curtlobum* – к-9909 (Bavyko, 1989).

Культурные виды картофеля относятся к первичному генофонду, представители которого легко скрещиваются и дают жизнеспособное гибридное потомство (Narlan, de Wet, 1971). *S. phureja* уже длительное время используется в селекции и входит в родословные многих европейских сортов картофеля. Межвидовая гибридизация диплоидного *S. phureja* и гексаплоидного североамериканского вида *S. demissum* (источника генов устойчивости к фитофторозу) позволила получить фертильные тетраплоидные гибриды, которые легко скрещивались с *S. tuberosum* (Ross, 1986). *S. rybinii* как источник устойчивости к Y-вирусу использовали при выведении сортов картофеля в SCRI – Scottish Crop Research Institute (Научно-исследовательский институт растениеводства Шотландии) (Bradshaw, 2009). Для расширения генетической базы селекции в середине XX столетия в европейских селекционных программах использовали популяции адаптированных к длинному дню образцов *S. tuberosum* subsp. *andigena* (Neotuberosum) и *S. phureja* / *S. stenotomum*. В потомстве от скрещивания адаптированной диплоидной популяции с тетраплоидными сортами картофеля выделены гибриды, урожайность которых была выше, чем внутривидовых гибридов *S. tuberosum*. Однако эти гибриды не были использованы как родительские линии при создании сортов, так как унаследовали неправильную форму клубней и отсутствие периода покоя, свойственные *S. phureja* (Bradshaw, 2009).

Российскими селекционерами созданы сорта картофеля с участием *S. phureja*, *S. rybinii*, *S. × curtlobum*. На Полярной опытной станции ВИР методом межвидовой гибридизации *S. tuberosum* и *S. boyacense* были выведены первые в мире двуурожайные сорта ‘Хибины 3’ (Epicure × *S. boyacense*) и ‘Хибинский двуурожайный’ (*S. boyacense* × Brigitta). В Московском отделении ВИР селекционер М. Рухляева создала с участием *S. × curtlobum* сорта ‘Фирменный’ и ‘Янтарный’, не возделываемые в настоящее время. По данным Л. И. Костиной, *S. phureja* присутствует в родословных 11 российских сортов – сложных многовидовых гибридов: ‘Алый парус’, ‘Бронницкий’, ‘Вдохновение’, ‘Даная’, ‘Загадка Питера’, ‘Лига’, ‘Наяда’, ‘Русская красавица’, ‘Сиреневый туман’, ‘Снегирь’, ‘Чародей’ (Kostina, Kosareva, 2017).

Детальное изучение на протяжении XX столетия морфологических признаков, физиологии, цитологии, биохимии видов секции *Petota* рода *Solanum* в коллекции ВИР имело важное теоретическое значение. Обнаруженный внутривидовой полиморфизм культурных и диких родичей картофеля по фотопериодической реакции клубнеобразования, устойчивости к различным патогенам и неблагоприятным факторам среды подтверждал концепцию Н. И. Вавилова о необходимости дифферен-

циального понимания вида (Vavilov, 1935). Для отечественной селекции картофеля практическое значение имели выявленные в пределах видов *Solanum* определенные формы, которые обладали необходимыми признаками. Межвидовые гибриды картофеля с групповой устойчивостью к фитофторозу и нематодой созданы К. З. Будиным с использованием образцов *S. phureja*, *S. rybinii* и дикорастущих видов *S. stoloniferum*, *S. vernei*. Сорт ‘Акжар’ выведен в Казахстане на основе полученной в ВИР родительской линии с участием *S. rybinii* и *S. andigenum*.

В последние два десятилетия методы молекулярной генетики обеспечили необычайный прогресс в исследовании разнообразия культурных растений и их родичей. Изучение примитивных культурных видов картофеля, в первую очередь диплоидных видов из коллекции ВИР, с помощью современных методов генетического анализа представляет особый интерес. В настоящее время только небольшая часть коллекций, образцы, сохраняемые в культуре *in vitro*, охарактеризована по спектру SSR-маркеров, уровню пloidности и морфологическим признакам (Gavrilenko et al., 2013). Как источники селекционно ценных признаков (источники генов устойчивости к *G. rostochiensis*) изучены лишь два образца *S. phureja* (Kochetov et al., 2017).

Многочисленные публикации зарубежных исследователей сообщают об идентифицированных генах или генах-кандидатах, участвующих в обеспечении устойчивости диплоидных видов и гибридов к фитофторозу, вирусам, нематодой, в проявлении пигментной окраски кожуры и мякоти, разнообразия формы клубней. Источники селекционно ценных признаков, выявленные среди образцов примитивных видов картофеля из коллекции ВИР, представляют перспективный материал для выяснения генетической природы устойчивости видов секции *Petota* к неблагоприятным факторам среды, физиологических особенностей, биохимических показателей.

Секвенированная последовательность генома *S. pjureja* DM1-3 516R44 является удвоенным моноплоидом и не отражает разнообразия гетерозиготных генотипов диплоидного вида. Только 86% из 844 Мб генома собрано, и существуют пробелы (gaps) в референсной последовательности, поэтому использование информации для поиска целевых генов имеет ограничения. Подробная характеристика гермоплазмы культурных родичей картофеля, изучение генетического разнообразия образцов коллекции ВИР, выявление аллельных вариантов необходимы для выяснения генетической природы ценных признаков, более эффективного использования генофонда картофеля в селекции. Ресеквенирование генотипов *S. pjureja* позволит уяснить степень генетического сходства и различия между близкородственными видами и образцами внутри вида.

Коллекция примитивных видов картофеля ВИР может стать основой для решения фундаментальных биологических проблем, например, адаптации к изменяющимся факторам среды. Большое число естественных популяций, семенных образцов примитивных культурных видов картофеля, полученных в конкретных почвенно-климатических условиях при воспроизводстве коллекции ВИР, имеют высокую ценность для характеристики вариабельности генофонда. Многолетние сборы семенных репродукций коллекционных образцов разной степени генетического родства являются основой для изучения молекулярных и генетических основ адаптивности картофеля к изменению внешних усло-

вий. Сравнение геномов близкородственных форм, представляющих популяции одного коллекционного образца, позволит выявить локусы, которые находятся под влиянием отбора.

В составе коллекции примитивных культурных видов картофеля ВИР есть уникальные образцы, собранные экспедициями ВИР, и семенные репродукции образцов, депонированных из других коллекций. Скоординированное исследование генофонда культурных родичей является новым междисциплинарным направлением «Genomic-based plant germplasm research – GPGR», которое ориентировано на выявление аллельного разнообразия в образцах (accessions), представленных в генбанках и других коллекциях *ex situ* (Jia et al., 2017). Описание растений по комплексу показателей, их морфологические и биологические особенности, сформированные в условиях, отличных от естественных мест произрастания, представляют ценную первичную информацию. Накопленный за предшествующий период объем данных позволяет сегодня осуществить точечный выбор образцов наиболее перспективных для молекулярно-генетического анализа генофонда.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0662-2019-0004 «Коллекции вегетативно размножаемых культур (картофель, плодовые, ягодные, декоративные, виноград) и их диких родичей ВИР – изучение и рациональное использование».

The research was performed within the framework of the State Task according to the theme plan of VIR, Project No. 0662-2019-0004 “Collections of Vegetatively Propagated Crops (Potato, Fruit, Berry and Ornamental Crops, Grapes) and Their Wild Relatives at VIR: Studying and Sustainable Utilization”.

References/Литература

- Anglin N.L., Amri A., Kehel Z., Ellis D. A case of need: linking traits to genebank accessions. *Biopreservation and Biobanking*. 2018;16(5):337-349. DOI: 10.1089/bio.2018.0033
- Antonova O.Yu., Apalikova O.V., Ukhatova Yu.V., Krylova E.A., Shuvalov O.Yu., Shuvalova A.R. et al. Eradication of viruses in microplants of three cultivated potato species (*Solanum tuberosum* L., *S. phureja* Juz. & Buk., *S. stenotomum* Juz. & Buk.) using combined thermo-chemotherapy method. *Agricultural Biology*. 2017;52(1):95-104. [in Russian] (Антонова О.Ю., Апаликова О.В., Ухатова Ю.В., Крылова Е.А., Шувалов О.Ю., Шувалова А.Р. и др. Оздоровление микрорастений трех культурных видов картофеля (*Solanum tuberosum* L., *S. phureja* Juz. & Buk. и *S. stenotomum* Juz. & Buk.) от вирусов методом комбинированной термо-химиотерапии. *Сельскохозяйственная биология*. 2017; 52 (1): 95-104). DOI: 10.15389/agrobiology.2017.1.95rus
- Arce A., de Haan S., Juarez H., Burra D.D., Plasencia F., Ccanto R. et al. The spatial-temporal dynamics of potato agrobiodiversity in the highlands of Central Peru: A case study of smallholder management across farming landscapes. *Land*. 2019;8(11):169. DOI: 10.3390/land8110169
- Aversano R., Contaldi F., Ercolano M.R., Grosso V., Iorizzo M., Tatino F. et al. The *Solanum commersonii* genome sequence provides insights into adaptation to stress conditions and genome evolution of wild potato relatives. *The Plant Cell*. 2015; 27(4):954-968. DOI: 10.1105/tpc.114.135954
- Bavyko N.F. Catalogue of the VIR global collection. Issue 519. Primitive cultural potato species from South America. Leningrad: VIR; 1989. [in Russian] (Бавыко Н.Ф. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 519. Примитивные культурные виды картофеля Южной Америки. Ленинград: ВИР; 1989).
- Bavyko N.F. Tolerance and resistance in primitive cultivated potato species to single viruses. *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding*. 1987;115:49-53. [in Russian] (Бавыко Н.Ф. Толерантность и устойчивость к отдельным вирусам примитивных культурных видов картофеля. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1987;115:49-53).
- Bradshaw J. Potato breeding at the Scottish Plant Breeding Station and the Scottish Crop Research Institute: 1920–2008. *Potato Research*. 2009;52(2):141-172. DOI: 10.1007/s11540-009-9126-5
- Bukarov S.M. Principles of the systematics of potatoes. *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding*. 1978;62(1):3-35. [in Russian] (Букасов С.М. Принципы систематики картофеля. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1978;62(1):3-35).
- Burgos G., Salas E., Amoros W., Auqui M., Muñoz L., Kimura M. et al. Total and individual carotenoid profiles in *Solanum phureja* of cultivated potatoes: I. Concentrations and relationships as determined by spectrophotometry and HPLC. *Journal of Food Composition and Analysis*. 2009;22(6):503-508. DOI: 10.1016/j.jfca.2008.08.008
- Bykova I.V., Shmakov N.A., Afonnikov D.A., Kochetov A.V., Khlestkina E.K. Achievements and prospects of applying high-throughput sequencing techniques to potato genetics and breeding. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2017;21(1):96-103. [in Russian] (Быкова И.В., Шмаков Н.А., Афонников Д.А., Кочетов А.В., Хлесткина Е.К. Достижения и перспективы использования методов высокопроизводительного секвенирования в генетике и селекции картофеля. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2017;21(1):96-103). DOI: 10.18699/VJ17.227
- Camacho Villa T.C., Maxted N., Scholten M., Ford-Lloyd B. Defining and identifying crop landraces. *Plant Genetic Resources*. 2005;3(3):373-384. DOI: 10.1079/PGR200591
- Correll D.S. The potato and its wild relatives: Section *Tuberosum* of the genus *Solanum*. Renner, Texas: Texas Research Foundation; 1962.
- Cuesta Subía X. Potato quality traits: variation and genetics in Ecuadorian potato landraces [dissertation]. Wageningen: Wageningen University; 2013.
- De Haan S., Rodrigues F. Potato origin and production. In: J. Singh, L. Kaur (eds). *Advances in Potato Chemistry and Technology*. 2nd ed. San Diego: Elsevier Science Publishing Co. Inc.; 2016. p.1-32. DOI: 10.1016/B978-0-12-800002-1.00001-7
- Ellis D., Salas A., Chavez O., Gomez R., Anglin N. Ex situ conservation of potato [*Solanum* section *Petota* (Solanaceae)] genetic resources in genebanks. In: H. Campos, O. Ortiz (eds). *The Potato Crop. Its Agricultural, Nutritional and Social Contribution to Humankind*. Cham, Switzerland: Springer International Publishing; 2020. p.109-138. DOI: 10.1007/978-3-030-28683-5_4
- FAO. The Second Report on the World's Plant Genetic Resources for Food and Agriculture. Rome, Italy: FAO;

2010. Available from: <http://www.fao.org/3/i1500e/i1500e00.htm> [accessed May 06, 2020].
- Gavrilenko T., Antonova O., Shuvalova A., Krylova E., Alpatyeva N., Spooner D.M. et al. Genetic diversity and origin of cultivated potatoes based on plastid microsatellite polymorphism. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2013;60(7):1997-2015. DOI: 10.1007/s10722-013-9968-1
- Gavrilenko T.A., Shvachko N.A., Volkova N.N., Ukhatova Yu.V. A modified droplet vitrification method for cryopreservation of shoot tips from *in vitro* potato plants. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(4):422-429. [in Russian] [Гавриленко Т.А., Швачко Н.А. Волкова Н.Н., Ухатова Ю.В. Модифицированный метод дроблет-витрификации для криоконсервации апексов *in vitro* растений картофеля. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2019;23(4):422-429]. DOI: 10.18699/VJ19.505
- Gorbatenko L.E. Potato species of South America: ecology, geography, introduction, systematics, and breeding significance. (Vidy kartofelya Yuzhnoy Ameriki: ekologiya, geografiya, introduktsiya, sistematika, selektsionnaya znachimost). St. Petersburg: VIR; 2006. [in Russian] [Горбатенко Л.Е. Виды картофеля Южной Америки: экология, география, интродукция, систематика и селекционная значимость. Санкт-Петербург: ВИР; 2006].
- Hardigan M.A., Laimbeer F.P.E., Newton L., Crisovan E., Hamilton J.P., Vaillancourt B. et al. Genome diversity of tuber-bearing *Solanum* uncovers complex evolutionary history and targets of domestication in the cultivated potato. *PNAS*. 2017;114(46):E9999-E10008. DOI: 10.1073/pnas.1714380114
- Harlan J.R., de Wet J.M.J. Toward a rational classification of cultivated plants. *Taxon*. 1971;20(4):509-517. DOI: 10.2307/1218252
- Hawkes J.G. The potato: Evolution, biodiversity and genetic resources. London: Belhaven Press, 1990.
- Hawkes J.G., Hjerting J.P. The potatoes of Argentina, Brazil, Paraguay and Uruguay. Biosystematic Study. Oxford: Clarendon Press; 1969.
- Hawkes J.G., Hjerting J.P. The potatoes of Bolivia: Their breeding value and evolutionary relationships. Oxford: Clarendon Press; 1989.
- Huamán Z., Hawkes J.G., Rowe P.R. *Solanum ajanhuiri*: An important diploid potato cultivated in the andean altiplano. *Economic Botany*. 1980;34(4):335-343. DOI: 10.1007/BF02858307
- 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 Evolutionary Biology*. 2011;11:42. DOI: 10.1186/1471-2148-11-42
- Jia J., Li H., Zhang X., Li Z., Qiu L. Genomics-based plant germplasm research (GPGR). *The Crop Journal*. 2017;5(2):166-174. DOI: 10.1016/j.cj.2016.10.006
- Juyó D., Sarmiento F., Álvarez M., Brochero H., Gebhardt C., Mosquera T. Genetic diversity and population structure in diploid potatoes of *Solanum tuberosum* group Phureja. *Crop Science*. 2015;55(2):760-769. DOI: 10.2135/cropsci2014.07.0524
- Kiru S.D., Bavyko N.F., Palekha S.V., Evstratova L.P. Catalogue of the VIR global collection. Issue 738. Cultivated potato species. St. Petersburg: VIR; 2002. [in Russian] [Киру С.Д., Бавыко Н.Ф., Палеха С.В., Евстратова Л.П. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 738. Культурные виды картофеля. Санкт-Петербург: ВИР; 2002].
- Kiru S.D., Palekha S.V., Makovskaya S.A., Patrikeeva M.V., Evstratova L.P. South American cultivated potato species as gene sources in breeding for resistance to pathogens. (Yuzhnoamerikanskiye kulturnye vidy kartofelya kak geneticheskiy istochnik dlya selektsii na ustoychivost k patogenam). *Plant Protection News*. 2003;2:48-53. [in Russian] [Киру С.Д., Палеха С.В., Маковская С.А., Патрикеева М.В., Евстратова Л.П. Южноамериканские культурные виды картофеля как генетический источник для селекции на устойчивость к патогенам. *Вестник защиты растений*. 2003; 2:48-53].
- Kiru S.D., Rogozina E.V. Mobilization, conservation and study of cultivated and wild potato genetic resources. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2017;21(1):7-15. [in Russian] [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
- Khlestkina E.K., Shumny V.K., Kolchanov N.A. Marker-assisted selection and examples of its application in world potato growing. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2016;30(10):5-8. [in Russian] [Хлесткина Е.К., Шумный В.К., Колчанов Н.А. Маркер-ориентированная селекция и примеры ее использования в мировом картофелеводстве. *Достижения науки и техники АПК*. 2016;30(10):5-8].
- Kochetov A.V., Glagoleva A.Y., Strygina K.V., Khlestkina E.K., Gerasimova S.V., Ibragimova S.M. et al. Differential expression of NBS-LRR-encoding genes in the root transcriptomes of two *Solanum phureja* genotypes with contrasting resistance to *Globodera rostochiensis*. *BMC Plant Biology*. 2017;17 Suppl 2:251. DOI: 10.1186/s12870-017-1193-1
- Kostina L.I., Kosareva O.S. Genealogy of domestic potato varieties. (Genealogiya otechestvennykh sortov kartofelya). St. Petersburg: VIR; 2017. [in Russian] [Костина Л.И., Косарева О.С. Генеалогия отечественных сортов картофеля. Санкт-Петербург: ВИР; 2017].
- Lekhnovich V.S. Cultivated potato species (Kulturnye vidy kartofelya). In: P.M. Zhukovsky, S.M. Bukasov (eds). *Flora of Cultivated Plants. Vol. 9. Potato*. Leningrad: Kolos; 1971. p.41-304. [in Russian] [Лехнович В.С. Культурные виды картофеля. В кн.: *Культурная Флора СССР. Т. 9. Картофель* / под ред. В.С. Жуковского, С.М. Букасова. Ленинград: Колос; 1971. С.41-304].
- Leisner C.P., Hamilton J.P., Crisovan E., Manrique-Carpintero N.C., Marand A.P., Newton L. et al. Genome sequence of M6, a diploid inbred clone of the high-glycoalkaloid-producing tuber-bearing potato species *Solanum chacoense*, reveals residual heterozygosity. *The Plant Journal*. 2018;94(3):562-570. DOI: 10.1111/tpj.13857
- Li Y., Colleoni C., Zhang J., Liang Q., Hu Y., Ruess H. et al. Genomic analyses yield markers for identifying agronomically important genes in potato. *Molecular Plant*. 2018;11(3):473-484. DOI: 10.1016/j.molp.2018.01.009
- Monteros-Altamirano A., Buitrón-Bustamante J., Orbe-Vergara K., Cuesta-Subía X. Ecuadorian potato landraces: traditional names and genetic identity. *Revista Fitotecnia Mexicana*. 2017;40(4):481-489.
- Morante M.C. Potato production system in the Andean region of Bolivia: Modern seed potato production, the use of agricultural technology, and genetic erosion. *Research and Reviews: Journal of Agriculture and Allied Sciences*. 2019;8(1):86-95.

- Ochoa C.M. The potatoes of South America: Peru, Part 1. The wild species. Lima, Peru: CIP; 2004.
- Ovchinnikova A., Krylova E., Gavrilenko T., Smekalova T., Zhuk M., Knapp S., Spooner D. Taxonomy of cultivated potatoes (*Solanum* section *Petota*: Solanaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2011;165(2):107-155. DOI: 10.1111/j.1095-8339.2010.01107.x
- Ross H. Potato breeding: Problems and perspectives. *Journal of Plant Breeding*. 1986; Suppl 13:132.
- Spooner D.M., Ghislain M., Simon R., Jansky S.H., Gavrilenko T. Systematics, diversity, genetics, and evolution of wild and cultivated potatoes. *The Botanical Review*. 2014;80(4):283-383. DOI: 10.1007/s12229-014-9146-y
- Spooner D.M., McLean K., Ramsay G., Waugh R., Bryan G.J. A single domestication for potato based on multilocus amplified fragment length polymorphism genotyping. *PNAS*. 2005;102(41):14694-14699. DOI: 10.1073/pnas.0507400102
- Vavilov N.I. Botanical and geographical principles of breeding (Botaniko-geograficheskiye osnovy selektsii). In: *Theoretical Principles of Plant Breeding*. Vol. 1 (*Teoreticheskiye osnovy selektsii*. T. 1). Moscow; Leningrad; 1935. [in Russian] (Вавилов Н.И. Ботанико-географические основы селекции. В кн.: *Теоретические основы селекции растений*. Т.1. Москва; Ленинград; 1935).
- Vincent H., Wiersema J., Kell S., Fielder H., Dobbie S., Castañeda-Álvarez N.P. et al. A prioritized crop wild relative inventory to help underpin global food security. *Biological Conservation*. 2013;167:265-275. DOI: 10.1016/j.biocon.2013.08.011
- Wambugu P.W., Ndjondjop M.N., Henry R.J. Role of genomics in promoting the utilization of plant genetic resources in genebanks. *Briefings in Functional Genomics*. 2018;17(3):198-206. DOI: 10.1093/bfpg/ely014
- Xu X., Pan S., Cheng S., Zhang B., Mu D., Ni P. et al. Genome sequence and analysis of the tuber crop potato. *Nature*. 2011;475(7355):189-195. DOI: 10.1038/nature10158
- Zykin A.G. The potato of Bolivia. *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding*. 1973;50(3):241-267. [in Russian] (Зыкин А.Г. Картофели Боливии. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1973;50(3):241-267).

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Рогозина Е.В., Гурина А.А. Состав коллекции примитивных культурных видов секции *Petota* Dumort. рода *Solanum* L. и актуальные направления их исследования. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2020;181(3):190-202. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-3-190-202

Rogozina E.V., Gurina A.A. Composition of the collection of primitive cultivated species within the *Solanum* L. section *Petota* Dumort. and contemporary trends in their research. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2020;181(3):190-202. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-3-190-202

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2020-3-190-202>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Rogozina E.V. <http://orcid.org/0000-0002-2743-068x>

Gurina A.A. <http://orcid.org/0000-0002-1791-3063>