

Геном *Solanum tuberosum* L.: от удвоенного моноплоида к пангеному картофеля

Е. В. Рогозина

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Елена Вячеславовна Рогозина, erogozina@vir.nw.ru

Обзорная статья представляет результаты исследования генома картофеля за последние 15 лет: с момента секвенирования первого генома *Solanum tuberosum* L. до настоящего времени – создания линейного и графического пангеномов сортов и родственных видов секции *Petota* Dumort. рода *Solanum* L. Геномный анализ селекционных и местных сортов, гибридных линий и диких видов картофеля обнаружил колоссальное аллельное разнообразие генного пула, комплексность и динамичность наследственной основы одной из ключевых для мирового и российского агропроизводства культур. Анализ структурной вариативности геномов культурного картофеля и его диких родичей выявил их сложную эволюционную историю и влияние доместикизации на разнообразие геномов, локусы и аллели, связанные с важными агрономическими признаками, с устойчивостью к абиотическим и биотическим стрессорам, генетическую основу инбридинговой депрессии. Прогресс в развитии геномики картофеля способствует лучшему пониманию природы фенотипического разнообразия этой важной продовольственной культуры, расширяет возможности исследователей, которые занимаются решением проблем эволюции клубнеобразующих видов рода *Solanum*, частной генетикой и селекцией новых сортов, отвечающих современным требованиям.

Ключевые слова: собранный геном, структурные вариации, ген, аллель, гаплотип, сорт, гибрид, виды секции *Petota*, эволюция, интрогрессия

Благодарности: работа выполнена в рамках реализации Программы развития Национального центра генетических ресурсов растений по соглашению с Минобрнауки России от 26 февраля 2025 года № 075-02-2025-1584.

Для цитирования: Рогозина Е.В. Геном *Solanum tuberosum* L.: от удвоенного моноплоида к пангеному картофеля. *Бюллетень ВИР*. 2025;(246):19-37.

Прозрачность финансовой деятельности: автор не имеет финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах. Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы. Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы.

© Рогозина Е.В., 2025

Review article

The genome of *Solanum tuberosum* L.: from a doubled monoploid to the potato pangenome

Elena V. Rogozina**N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia****Corresponding author:** Elena V. Rogozina, erogozina@vir.nw.ru

The review presents the results of potato genome research over the past 15 years: from the sequencing of the first *S. tuberosum* L. genome till nowadays, when linear and graphical pangenomes of cultivars and related species in the *Petota* Dumort. section of the *Solanum* L. genus were created. Genomic analysis of cultivars and landraces, hybrid lines, and wild potato species revealed the enormous allelic diversity of the gene pool, as well as the complexity and dynamics of the genetic basis of one of the key crops for global and Russian agricultural production. Analysis of the structural variability of the cultivated and wild potato genomes revealed their complex evolutionary history and the impact of domestication on genomic diversity, loci, and alleles associated with important agronomic traits, resistance to abiotic and biotic stressors, and the genetic basis of inbreeding depression. Progress in the development of potato genomics contributes to a better understanding of the nature of the phenotypic diversity of this important food crop, expanding the capabilities of researchers engaged in solving problems of the evolution of tuber-forming *Solanum* spp., crop genetics, and breeding of new cultivars that would meet modern requirements.

Keywords: assembled genome, structural variants, gene, allele, haplotype, cultivar, hybrid, *Petota* section species, evolution, introgression

Acknowledgments: the work was carried out as part of the implementation of the Development Program of the National Center for Plant Genetic Resources under Agreement No. 075-02-20251584 with the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation dated February 26, 2025.

For citation: Rogozina E.V. The genome of *Solanum tuberosum* L.: from a doubled monoploid to the potato pangenome. *VIR Bulletin*. 2025;(246):19-37. (In Russ.).

Financial transparency: the author has no financial interest in the presented materials or methods. The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work. The journal's opinion is neutral to the presented materials, the author, and his employer.

© Rogozina E.V., 2025

В современном мире геномика растений приобретает все большее значение в обеспечении продовольственной безопасности населения земного шара. Знание генетической основы развития растений способствует эффективному использованию существующего разнообразия и открывает перспективы создания сортов с улучшенными признаками или новых форм, не имеющих аналогов в природе.

Первый геном растения, *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., был опубликован в декабре 2000 года (Arabidopsis Genome Initiative, 2000). Это модельное растение широко используется во всем мире, и секвенирование его генома ознаменовало начало эры геномики растений. В последующие 25 лет секвенирование геномов значительно продвинулось вперед, и в 2024 году в базе данных NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>) было опубликовано 4604 ядерных генома растений, что соответствует 1482 видам, большинство из которых (90%) относятся к покрытосеменным (Bernal-Gallardo, de Folter, 2024). Получены геномные сборки 100 наиболее значимых для человечества сельскохозяйственных культур. Многие виды имеют более одной сборки геномов, к ним относятся сельскохозяйственные и экономически значимые представители Brassicales, Cucurbitales, Fagales, Malvales, Rosales и Solanales (Abbas et al., 2024). Секвенированные геномы растений размещены и в других базах данных, таких как Phytozome (<https://phytozome-next.jgi.doe.gov/>) и PLAZA (<https://bioinformatics.psb.ugent.be/plaza>), или на порталах, специализирующихся на определенных культурах или семействах (сахарный тростник, тыквенные, пасленовые).

Картофель (*Solanum tuberosum* L.) является жизненно важной культурой для обеспечения продовольственной безопасности и занимает третье место в мире по значимости среди продовольственных культур после риса и пшеницы. Картофель относится к роду *Solanum* L. (Паслен) – одному из крупнейших родов семейства Solanaceae L. (Пасленовые), в составе которого ценные для человечества виды овощных и плодовых, декоративных и лекарственных растений (Knapp et al., 2004). Томат (*Solanum lycopersicum* L.) – наиболее близкий родич картофеля, играющий заметную роль в качестве модельного растения в классических генетических исследованиях, тогда как картофель является трудным объектом для генетического изучения (Gebhardt, 2016). Сорта картофеля, возделываемые в мировом агропроизводстве за пределами центра происхождения культуры на территории Южной Америки, являются высокогетерозиготными автотетраплоидами, селекция которых представляет длительный и трудоемкий процесс. В селекционных программах США и Европейских стран за последние 100 лет не удалось существенно увеличить урожайность картофеля (Agha et al., 2023). Полиплоидная природа сортового картофеля в значительной степени осложняла работы по секвенированию его генома.

С начала эры геномики растений непрерывно шел процесс совершенствования стратегий секвенирования и сборки геномов, улучшения и разработки новых

технологий, развития методов вычислительного анализа, инструментария по сборке геномов, снижения затрат (Michael, VanBuren, 2020; Henry, 2022). Особенно актуальны эти усовершенствования для расшифровки полиплоидных геномов и геномов с высоким уровнем гетерозиготности (картофель как раз относится и к тем и к другим).

Понимание ограниченности одного референсного генома, который не может представить полный набор геномных вариаций, встречающихся внутри вида, привело к формированию концепции пангенома. Пангеномы представляют геномную изменчивость, естественным образом встречающуюся внутри популяции или вида, могут быть ориентированы на гены или же на вариации геномной последовательности, включая однонуклеотидные варианты, вставки, делеции и структурные варианты для данной популяции (Matthews et al., 2024). В 2007 году концепция пангенома, состоящего из ядерного генома и дополнительного генома, впервые применена к растениям путем описания аллельных вариаций и наличия транспозонов в геномах инбредных линий кукурузы (Morgante et al., 2007). Применение пангеномов в изучении разнообразия и изменчивости растений постепенно приводит к их превращению в новые эталонные геномы (Bayer et al., 2020). Благодаря быстрому накоплению данных геномного секвенирования и расширению масштабов исследований растений, это направление постепенно эволюционировало от исследований отдельных видов к исследованиям нескольких видов, что привело к появлению концепции суперпангенома, охватывающего все геномные последовательности в пределах таксономической группы на уровне рода (Hou, Pang, 2024).

С момента получения первой последовательности генома *S. tuberosum* в 2011 году (Potato Genome Sequencing Consortium et al., 2011) достигнут заметный прогресс в секвенировании, сборке и анализе геномов картофеля и родственных видов, построены пангеномы сортового картофеля, южноамериканских культивируемых и дикорастущих видов. Цель обзорной статьи – обобщение публикаций по расшифровке геномов культурных видов, сортов и селекционных клонов картофеля, выявлению отличительных особенностей генома, эволюции и функциональной геномики этой важной сельскохозяйственной культуры.

Создание и совершенствование референсного генома картофеля

В истории исследований по расшифровке генома картофеля можно выделить несколько ключевых моментов, связанных с созданием и совершенствованием референсного генома, секвенированием и сборкой геномов культурных и диких видов, в том числе полиплоидных видов картофеля, сборкой гаплотип-разрешенного генома сортов и построением пангенома картофеля (рис. 1).

В 2011 году была опубликована первая (черновая) сборка генома картофеля, созданная для удвоенного моноплоидного клона DM1-3 516 R44(DM), использование

которого позволило преодолеть трудность работы по расшифровке генома высокогетерозиготного тетраплоидного картофеля (Potato Genome Sequencing Consortium et al., 2011). Гомозиготный двойной гаплоид DM1-3 516 R44(DM) был получен в культуре пыльников диплоидного культурного вида *S. phureja* Juz. et Buk. путем удвоения хромосом (Paz, Veilleux, 1999). Последовательности бактериальной искусственной хромосомы (BAC) диплоидного гибридно-

го клона RH89-039-16 ($2n = 2x = 24$), в родословной которого представлены дигаплоиды коммерческих сортов, таких как 'Katahdin', 'Chippewa' и 'Primura', послужили для установления последовательностей контигов сборки. Первая версия референсного генома культурного картофеля имела размер 705,8 Мб (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/?taxon=4113>).



Фазированный геном (phased genome) представляет ДНК-последовательность, распределенную на два гаплотипа / A phased genome presents the DNA sequence which is distributed into two haplotypes

Рис. 1. Основные этапы познания генома картофеля

Fig. 1 Key stages in understanding the potato genome

В то время секвенирование Illumina, как более точное и производительное, приходило на смену ранее доступным технологиям. Последовательность референсного генома картофеля была расшифрована на основе комбинации прочтений размером 36 нуклеотид (нт) с платформы Illumina Genome Analyzer, упорядочивание которых было произведено за счет более длинных концевых прочтений последовательностей из фосмидных и бактериальных искусственных хромосомных клонов, созданных с использованием технологии секвенирования по Сэнгеру. В результате получена высокофрагментированная сборка генома картофеля, представляющая 12 «псевдомолекул», но только 623 Мб (86%) генома и 90% из 39 031 предполагаемых генов были привязаны к местоположению на хромосомах. Отмечена отличительная особенность генома картофеля – разнообразие между гаплотипами и внутри них – и сделан вывод о двух случаях полногеномного дуплицирования (185 млн лет назад и 67 млн лет назад) в эволюции картофеля (Potato Genome Sequencing Consortium et al., 2011).

Первый вариант референсной последовательности генома картофеля постепенно совершенствовался. S. K. Sharma с соавторами (Sharma et al., 2013), применив комбинированный подход, улучшили порядок, ориентацию и привязку к местоположению на 12 хромосомах в сравнении с первоначальной сборкой генома картофеля (рис. 1). Создание расщепляющейся дупликационной картирующей популяции, в которой клон DM1-3 516 R44 выступал в качестве родителя, и плотной генетической карты на основе STS-маркеров, а также использование карты сверхвысокой плотности (UHD)

диплоидного генотипа картофеля RH89-039-16 (RH) (Van Os et al., 2006) и генетической эталонной карты томата EXPEN 2000 (Fulton et al., 2002) позволили получить улучшенную версию референсного генома DM v4.03. В новой версии геном размером 727 Мб был упорядочен в 12 «псевдомолекул», которые представляли 674 Мб (~93%) сборки генома и 37 482 (~96%) из 39 031 предсказанного гена; в этой версии были значительно улучшены порядок и ориентация суперскафolds внутри псевдомолекул и включены многие суперскафolds, ранее не закрепленные (Sharma et al., 2013). Позже геном картофеля был ресеквенирован и использован для изучения генетической изменчивости 12 клонов – моноплоидов и удвоенных моноплоидов, полученных в культуре пыльников диплоидных образцов *S. tuberosum* группы Phureja (Hardigan et al., 2016). Геномная ДНК, выделенная из тканей листьев и стеблей клона DM, была секвенирована по технологии Illumina HiSeq, и добавление новых 110,765 контигов (55,7 Мб), отсутствующих в версии DM v4.03, улучшило референсный геном до версии DM v4.04 (Hardigan et al., 2016).

Крупным достижением в геномике картофеля стало создание новой версии DM v6.1 на основе длинных считываний, полученных на платформе Oxford Nanopore Technologies в сочетании с технологией лигирования (Hi-C), которые были повторно аннотированы с использованием обширных данных транскриптов, включая полноразмерные кДНК (Pham et al., 2020) (см. рис. 1). Геном DM v6.1 представляет собой 741,6 Мб последовательности (87,8%) из предполагаемых 844 Мб генома, из которых 741,5 Мб не имеют пробелов, а 731,2 Мб закрепле-

ны на 12 хромосомах. Обновленный геном картофеля аннотировали с помощью набора данных 438 библиотек РНК-секвенирования, представляющих 18 функциональных состояний и ткани разных органов растений: ягоды, цветы, листья (под влиянием абиотического и биотического стресса, длинного и короткого дня), корни, стебли, клубни (развитие и влияние короткого дня, повреждения), а также чувствительность сеянцев картофеля к засолению. Комплексный подход значительно улучшил качество последовательности референсного генома картофеля и аннотирования генов. В сборке DM v6.1, по сравнению с DM v4.04, улучшена смежность за счет 595-кратного увеличения размера контига N50 – одного из ключевых параметров оценки качества генома, представляющего собой длину самого короткого контига; вместе с остальными, более длинными, они покрывают 50% общей длины генома. В версии генома DM v6.1, по сравнению с DM v4.04, достигнуто 99-процентное сокращение количества контигов и в 44 раза увеличен размер скаффолда N50 – показателя качества сборки генома, представляющего собой длину самого короткого скаффолда (набора упорядоченных контигов), при котором не менее 50% всей длины собранного генома содержится в скаффолдах такого размера или больше. В версии референсного генома картофеля DM v6.1 аннотированы 32 917 белок-кодирующих генов (Pham et al., 2020).

Однако в DM v6.1 оставался 161 пробел, а структуры центромеры и теломер были неполными. Учитывая важность генома DM в геномике, генетике и селекционных исследованиях картофеля, X. Yang с соавторами (Yang et al., 2023) создали сборку T2T (telomere-to-telomere, геном без разрывов между теломерами), то есть полную сборку генома – версию DM8.1 (см. рис. 1). Полная сборка генома DM8.1 способствовала идентификации крупных тандемных кластеров генов функциональной важности. Всего в новых дополненных последовательностях был идентифицирован 181 ген, что соответствует 161 области пробелов в DM v6.1. Установлено, что 1117 генов в сборке DM8.1 были неправильно аннотированы в DM v6.1. Всего в версии референсного генома DM8.1 предсказано 40 155 белок-кодирующих генов, среди которых 33 972 (84,60%) функционально аннотированы, а у 24 362 генов обнаружена экспрессия; предсказано в общей сложности 956 349 мобильных элементов (transposable elements – TEs), что составляет 60,31% (465,81 Мб) генома; предсказано 4676 малых РНК.

Референсный геном *S. tuberosum* был создан на основе последовательности ДНК удвоенного моноплоидного клона, который относится к диплоидному культурному виду *S. phureja*. Этот картофель выращивает местное население в странах Южной Америки, и представители группы Phureja существенно отличаются по фенотипу и генетической природе от тетраплоидных коммерческих сортов, которые относятся к *S. tuberosum* subsp. *tuberosum*. Один референсный геном не может охватить все многообразие картофеля, но последовательность генома клона DM1-3 516 R44 стала ценным ресурсом для работ по изучению геномов других культурных

видов и диких родичей картофеля (Aversano et al., 2015; Hardigan et al., 2017; Leisner et al., 2018; Kyriakidou et al., 2020a, b; Van Lieshout et al., 2020).

Секвенирование и сборка геномов культурных видов картофеля

В селекции картофеля дикие и культурные южноамериканские виды служат источником ценных признаков, отсутствующих у сортов *S. tuberosum*: устойчивости к биотическим и абиотическим стрессам, ценных технологических качеств клубней. Интрогрессия генетического материала диких родичей в культурный картофель началась в 1908 году в Германии и в 1909 году в Великобритании при создании межвидовых гибридов с мексиканским полиплоидным диким картофелем *S. demissum* Lindl. – источником генов устойчивости к фитофторозу (Bradshaw, 2021). В родословных коммерческих сортов или селекционных клонов, созданных на протяжении прошлого века в России, Европе и Северной Америке, представлено более 20 диких видов картофеля (Rogozina, Khavkin, 2017). Референсный геном DM8.1 является высококачественной сборкой генома картофеля в масштабе хромосом. Но для прикладной геномики и селекции крайне необходимы знания о геномах представителей разных групп генофонда, в особенности диких и культурных родичей, использованных для выведения современных сортов картофеля.

Высокая степень структурной изменчивости обнаружена при секвенировании ДНК-последовательностей у растений, представляющих набор 12 моноплоидных и удвоенных моноплоидных клонов, полученных в культуре пыльников образцов из популяций диплоидного картофеля *S. tuberosum* группы Phureja. Гетерогенность геномов родственных клонов картофеля проявлялась в массовом распространении вариаций числа копий (CNV – copy number variation), охватывающих 219,8 Мб (30,2%) генома; средний размер сегментов ДНК, затронутых CNV, составлял 3,0 кб, и почти 30% генов подверглись как минимум частичной дупликации или делеции (Hardigan et al., 2016).

Последовательности ДНК сортов картофеля культурных и диких видов (всего 67 генотипов) были секвенированы на платформе Illumina HiSeq, прочтения сопоставлены с версией генома DM v4.04, что позволило оценить генетическую вариабельность культурного и дикого картофеля и выяснить роль диких видов в эволюции адаптированного к длинному дню *S. tuberosum* (Hardigan et al., 2017). Экспансию CNV в геноме культурного картофеля подтвердили М. Kyriakidou с соавторами (Kyriakidou et al., 2020a), которые секвенировали ДНК 12 образцов культурных южноамериканских и одного дикого вида картофеля и исследовали структурные геномные вариации у видов разной ploidy в сравнении с последовательностями референсного генома DM v4.04 и генома инбредного клона М6 диплоидного дикого вида *S. chacoense* Bitter (Leisner et al., 2018). В большинстве геномов, хотя число делеций превышало число дупликаций, число дуплицированных генов превышало число генов с делециями,

и в межгенных участках исследованных геномов картофеля наблюдалась высокая плотность событий вариаций числа копий. Геномы полиплоидных видов при сравнении с референсным геномом DM отличались большей изменчивостью, чем диплоидные виды. Частота вариантов составила один на 37 пн у *S. curtilobum* Juz. et Buk., один на 48 пн у *S. × juzepczukii* Juz. et Buk. и один на 58 пн у *S. tuberosum*, против одного варианта на 87–152 пн у диплоидных видов. Кластеры генов, связанных с устойчивостью к болезням, реакцией на раздражители и толерантностью к стрессу (жара, мороз), имели повышенное число копий во всех секвенированных геномах по сравнению с эталонными DM v4.04 и M6 (Kyriakidou et al., 2020a).

Первые сборки геномов у полиплоидных видов картофеля были получены для пяти культурных видов: *S. × chaucha* Juz. et Buk., *S. × juzepczukii* Juz. et Buk., *S. tuberosum* subsp. *andigena* Juz. et Buk., *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* и *S. curtilobum* Juz. et Buk. из коллекции Международного центра картофеля в Перу (Kyriakidou et al., 2020b). Первые (черновые) сборки геномов триплоидного, тетраплоидного и пентаплоидного картофеля оказались крайне фрагментированы (длина контига N50 составила 1193-7359 пн) вследствие высокой гетерозиготности и наличия множества повторов. Наиболее сложной оказалась сборка генома тетраплоидного вида *S. tuberosum*, а не пентаплоидного *S. curtilobum*, и, в сравнении с референсным геномом DM v4.04, геном *S. tuberosum* отличался наибольшей гетерозиготностью. Повторяющиеся последовательности ДНК составляли значительную (60,2%) часть генома тетраплоидного *S. tuberosum* subsp. *andigena*, что согласовывалось с данными о размещении повторяющихся последовательностей на большей части (60,7% и 62,2%) геномов клона M6 *S. chacoense* и *S. tuberosum* DM соответственно (Kyriakidou et al., 2020b).

Значительным вкладом в геномику картофеля стали секвенирование, сборка и фазирование (распределение по гаплотипам и гомологичным хромосомам) генома гетерозиготного диплоидного клона RH89-039-16 (Zhou et al., 2020) (см. рис. 1). Гаплоидный, или моноплоидный, референсный геном упрощает проведение анализа, но не позволяет отразить истинный состав генома отдельного организма. Точная сборка и фазирование гаплотипов необходимы для аллель-специфического анализа сложных признаков, клонирования гетерозиготных локусов, имеющих биологическое или агрономическое значение, сравнительной геномики и маркер-опосредованной селекции (Michael, VanBuren, 2020). Гибридный клон RH89-039-16, сокращенно именуемый RH, имеет в родословной дигаплоиды сортов картофеля 'Katahdin', 'Chippewa' и 'Primura'. Геном клона RH был частично собран Консорциумом по секвенированию генома картофеля (PGSC) в 2011 году. Сборка генома *de-novo* и определение двух гаплотипов гибрида RH были выполнены с помощью комбинации нескольких стратегий секвенирования, а распределение полученных прочтений по 24 специфичным для гаплотипов группам – посредством

генетического картирования на основе секвенированной популяции F2. Геном RH v.3 размером 1,67 Гб, полученный после объединения двух геномных сборок (результат двух технологий секвенирования), отличался высоким качеством: длина контига N50 равна 1,74 Мб, аннотировано 76 394 белок-кодирующих генов (Zhou et al., 2020).

Сравнительный анализ распределенных по хромосомам сборок геномов четырех диплоидных клонов: гибрида RH, дикого вида M6 *S. chacoense*, *S. tuberosum* DM дигаплоида сорта 'Agdia' (Freire et al., 2021), выполненный V. S. Bonthala с соавторами (Bonthala, Stich, 2022), выявил обилие рассеянных по каждому геному tandemно дублированных генов (TDG – tandemly duplicated genes). В кластерах TDG найдено 16,06–18,67% (в зависимости от генома) общего числа аннотированных генов, всего в четырех геномах идентифицированы 7450 кластеров TDG, большинство кластеров состояли из двух генов. Аннотировано 4,32–15,8% генов, связанных с мобильными элементами. Число tandemно дублированных генов у образцов диплоидного картофеля оказалось больше, чем у риса, кукурузы и груши, что, по мнению исследователей, связано с особенностями видоспецифической дубликации генов у картофеля (Bonthala, Stich, 2022). В кластерах TDG представлены гены, связанные с устойчивостью к болезням, реакцией на абиотические стрессоры и путями биосинтеза важных вторичных метаболитов картофеля. Обнаружены вариации внутри TDG среди культивируемых, некультивируемых и диких генотипов картофеля и специфичная для каждой эволюционной линии картофеля субфункционализация большей части TDG, что обеспечивает адаптацию к окружающей среде и вносит значимый вклад в генетическое разнообразие картофеля и его родичей (Bonthala, Stich, 2022).

Различия в последовательностях референсного генома DM и коммерческих сортов картофеля стимулировали создание нового референсного генома на основе высокогомозиготной, самосовместимой диплоидной линии Solyntus (Van Lieshout et al., 2020). Первая сборка *S. tuberosum*, не относящаяся к Phureja, (Solyntus_v1.1), имела размер около 716,2 Мб, длина контига N50 составляла 13,367 Мб, сборка каркаса на 12 хромосомах была выполнена с использованием данных генома версии DM v4.03.

Сборка гаплотип-распределенных геномов тетраплоидных сортов и селекционных клонов картофеля

Полиплоидные растения имеют более одной копии каждой хромосомы, тогда как гомозиготный референсный геном представляет собой сложную мозаику сегментов из двух гомологичных хромосом или гаплотипов (Michael, VanBuren, 2020). Высококачественная сборка геномов автотетраплоидного картофеля долгое время была затруднена из-за их высокого уровня гетерозиготности. Смешанные гетерозиготные и гомозиготные регионы затрудняют разработку алгоритма поиска единственного уникального пути перекрывающихся прочтений, что

приводит к более фрагментированным сборкам и необходимости более высокого покрытия секвенирования. Тетраплоидные геномы имеют больше альтернативных гаплотипических версий одного и того же региона, и наибольшее препятствие в сборке *de-novo* автополиплоидного генома заключалось в различении и разделении похожих гаплотипов.

Спустя десять лет после секвенирования первого генома картофеля геномные сборки были получены для удвоенного моноплоидного клона *S. tuberosum* группы Phureja DM 1-3 R44 (v6.1) (Pham et al., 2020), инбредного диплоидного клона *S. tuberosum* группы Tuberosum Solyntus_v1.1 (Van Lieshout et al., 2020), диплоидных и дигаплоидных линий *S. tuberosum* группы Tuberosum (Zhou et al., 2020; Freire et al., 2021; Zhang et al., 2021) и диких диплоидных видов *S. commersonii* Dunal ex Poir. (Aversano et al., 2015) и *S. chacoense* (Leisner et al., 2018). Доступные последовательности тетраплоидного генома были ограничены результатами секвенирования всего генома методом дробовика (Hardigan et al., 2017; Pham et al., 2017) или сильно фрагментированными сборками полиплоидных культурных видов картофеля (Kyriakidou et al., 2020b), которые не имели распределения данных по каждому отдельному гаплотипу.

Несмотря на большой интерес и необходимость в секвенировании геномов коммерческих сортов картофеля, разрешение четырех гаплотипов в геноме автотетраплоидного картофеля оставалось сложной задачей до 2022 года, который отмечен революционными прорывами в геномике картофеля (Rabanus-Wallace et al., 2022). Благодаря доступу к платформам секвенирования с длинными считываниями, такими как PacBio и Nanopore, дополнительным технологиям секвенирования, таким как лигирование близости и оптическое картирование, улучшенным алгоритмам сборки, значительный прогресс был достигнут в секвенировании геномов тетраплоидных коммерческих сортов картофеля (Bao et al., 2022; Hoopes et al., 2022; Sun et al., 2022; Wang et al., 2022).

В 2022 году несколько независимых групп исследователей опубликовали в общей сложности гаплотип-распределенные сборки геномов девяти сортов картофеля: (см. рис. 1). Для шести сортов картофеля из Северной Америки и Европы разного направления использования: столовых – ‘Colomba’, ‘Spunta’, производства чипсов – ‘Atlantic’, крахмала – ‘Altus’, ‘Avenger’ и заморозки – ‘Castle Russet’ опубликованы фазированные геномы, в том числе для сортов ‘Atlantic’ и ‘Castle Russet’ в масштабе хромосом (Hoopes et al., 2022). Геном сорта ‘Otava’ опубликован с разрешением на уровне хромосом, и для уточнения качества сборки по четырем гаплотипам были секвенированы его родительские формы – сорта ‘Stieglitz’ и ‘Hera’ (Sun et al., 2022). Геном сорта ‘Cooperation-88’ (C88), который занимает значительные площади на юго-западе Китая и возделывается в других странах Юго-Восточной Азии, опубликован в масштабе 48 хромосом, распределенных по гаплотипам (Bao et al., 2022). Геном сорта ‘Qingshu No.9’ (Q9), занимающего наибольшую площадь выращивания в Китае, секвенирован и распределен по

четырем гаплотипам, каждый в масштабе 12 хромосом (Wang et al., 2022).

В 2024–2025 гг. перечень сортов, для которых опубликованы сборки по 12 хромосомам каждого гаплотипа, дополнен сортами ‘Altus’ (Serra Mari et al., 2024), ‘Desiree’ (Godec et al., 2025), ‘Diacol Capiro’ (Reyes-Herrera et al., 2024), ‘Ackersegen’, ‘Belle de Fontenay’, ‘Edzell Blue’, ‘Eigenheimer’, ‘Flava’, ‘Flourball’, ‘Katahdin’, ‘Lumper’, ‘Professor Wohltmann’, ‘Russet Burbank’, ‘White Rose’ (Sun et al., 2025).

Разные стратегии секвенирования и сборки тетраплоидных геномов были использованы для картофеля: данные о секвенированных последовательностях ДНК соотносили с данными о последовательностях РНК (Bao et al., 2022; Hoopes et al., 2022; Sun et al., 2022; Godec et al., 2025); проводили картирование потомства от самоопыления сорта (Bao et al., 2022), от скрещивания сорта, геном которого намереваются расшифровать, с другим сортом (Serra Mari et al., 2024), секвенировали ДНК ядер отдельных клеток пыльцы (Sun et al., 2022). Гаплотип-разрешенные геномы тетраплоидных сортов картофеля отличаются размерами, качеством сборки, не все из них аннотированы (таблица).

Полная информация о собранных геномах Atlantic v3, Cooperation-88 v1, Castle Russet v2 и Otava v1 опубликована на сайте SpudDB (<https://spuddb.uga.edu/index.shtml>), о геномах сортов ‘Desiree’, ‘Diacol Capiro’, ‘Ackersegen’, ‘Belle de Fontenay’, ‘Edzell Blue’, ‘Eigenheimer’, ‘Flava’, ‘Flourball’, ‘Katahdin’, ‘Lumper’, ‘Professor Wohltmann’, ‘Russet Burbank’, ‘White Rose’ – на сайте NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/?taxon=4113>). Для сорта ‘Altus’ и потомства от скрещивания Altus × Colomba в базе NCBI представлены только данные прочтений на платформах PacBio HiFi, Oxford Nanopore, Illumina. Информация для сорта ‘Qingshu No.9’ размещена на сайте NGDC (National Genomics Data Center, China National Center for Bioinformation / Beijing Institute of Genomics, Chinese Academy of Sciences) (<https://ngdc.cncb.ac.cn/gwh/submit/27179/step?status=1>).

Сравнение геномов шести коммерческих сортов с версиями DM v6.1 и RH v.3 подтвердило сложность тетраплоидного генома, внутри- и межгеномную вариабельность сортового картофеля (Hoopes et al., 2022). Выравнивание псевдомолекул ‘Atlantic’ и ‘Castle Russet’ с эталонным геномом DM-сборки выявило сильную коллинеарность по всем эухроматическим плечам, за исключением хромосомы 12, в которой все четыре гомолога содержали инверсию относительно генома DM. В фазированных геномах сортов ‘Atlantic’ и ‘Castle Russet’ найдено только 80,1–86,0% теоретически возможного тетраплоидного набора генов из 32 917 генов, аннотированных в сборке DM v6.1 (см. таблицу). В геномах ‘Atlantic’ и ‘Castle Russet’ число однокопийных генов сокращено до 5,3% и 8,9% соответственно по сравнению с эталонными геномами RH (22,1%) и DM (91,3%), увеличена частота неактивных и вредных аллелей, подтверждена ранее установленная (Pham et al., 2017; Zhou et al., 2020) дифференциальная экспрессия генов. Вредные/дисфункциональные мута-

Таблица. Сорта картофеля, гаплотип-разрешенные геномы которых опубликованы
(по: <https://www.europotato.org/varieties/view/Otava-E>; <https://www.plantbreeding.wur.nl/PotatoPedigree>; <https://www.nature.com/nature/articles>; Bao et al., 2022; Hoopes et al., 2022; Sun et al., 2022; Reyes-Herrera et al., 2024; Sun et al., 2025)

Table. Potato cultivars whose haplotype-resolved genomes have been published
(from: <https://www.europotato.org/varieties/view/Otava-E>; <https://www.plantbreeding.wur.nl/PotatoPedigree>; <https://www.nature.com/nature/articles>; Bao et al., 2022; Hoopes et al., 2022; Sun et al., 2022; Reyes-Herrera et al., 2024; Sun et al., 2025)

Сорт / Cultivar	Происхождение / Origin	Родительские формы / Ancestry	Размер генома Гб / Genome size, Gb	Размер контига N50, Мб / The N50 contig length, Mb	% генома, распределенного по хромосомам / Genome proportion distributed on chromosomes, %	Число аннотированных генов / Number of annotated genes
'Atlantic'	США	'Wauseon' × 'Lenape'	2,71	36,91	97,8	114 021
'Castle Russet'	США	'PA 00V6-4' × 'PA 01N22-1'	2,52	26,00	97,5	105 449
'Otava'	Чехия	'Stieglitz' × 'Hera'	3,10	7,10	нд	152 855
'C88'	Китай	'I-1085' × <i>S. andigenum</i>	3,15	18,78	96,0	150 853
'Q9'	Китай	нд	2,67	2,19	99,2	126 070
'N8-4'	Китай	нд	1,65	1,47	94,5	нд
'Altus'	Нидерланды	'KA 87-2306' × 'Kartel'	2,78	7,54	нд	нд
'Diacol Capiro'	Колумбия	<i>S. andigenum</i>	2,36	50,58	88,2	154 114
'Desiree'	Нидерланды	'Urgenta' × 'Depesche'	3,30	10,8	99,6	181 929
'Ackersegen'	Германия	'Hindenburg' × 'Allerfruheste Gelbe'	2,95	5,34	99,1	159 346
'Belle de Fontenay'	Франция	Неизвестно	3,00	4,48	98,7	162 958
'Edzell Blue'	Великобритания	Неизвестно	2,93	5,03	99,4	164 779
'Eigenheimer'	Нидерланды	'Blaue Riesen' × 'Jaune d'Or'	2,92	6,21	98,9	174 552
'Flava'	Германия	'Erdgold' × 'Jaune d'Or'	2,93	5,11	99,3	182 058
'Flourball'	Великобритания	Синоним 'Sutton's Flourball'	2,94	5,16	99,0	150 575
'Katahdin'	США	'USDA 40568' × 'USDA 24642'	2,95	5,43	99,3	164 244
'Lumper'	Ирландия	Неизвестно	2,89	4,10	99,3	173 585
'Professor Wohltmann'	Германия	'Daber' × 'Erste von Fromsdorf'	2,84	3,95	99,4	159 037
'Russet Burbank'	США	Мутант сорта 'Burbank'	3,08	5,17	99,0	175 885
'White Rose'	США	Сеянец сорта 'Jackson'	2,94	5,30	98,5	161 592

ции, как и преимущественно экспрессируемые аллели, чаще встречались в генах из мультиаллельных групп по сравнению с однокопийными генами (Hoopes et al., 2022).

В сборках всех шести сортов – 'Atlantic', 'Castle Russet', 'Colomba', 'Spunta', 'Altus' и 'Avenger' – выявлена интрогрессия генетического материала 20 диких видов картофеля. Наиболее заметен вклад *S. candolleianum* Berth.,

интрогрессия которого в размере 1,5–2,0% присутствует во всех сортах; интрогрессия *S. spegazzinii* Bitter присутствует в пяти сортах (кроме 'Colomba'). Отцовская форма сорта 'Atlantic' – сорт 'Lenape' – создан с участием вида *S. chacoense*, что совпадает с 2% интрогрессии генетического материала этого дикого родича в геноме 'Atlantic'. Отмечено, что области интрогрессии обогащены генами, участвующими в адаптации к абиотическому и био-

тическому стрессу, что согласуется с отбором в генофонде картофеля на приспособление к разнообразным условиям среды (Hoopes et al., 2022).

В геноме сорта 'Otava' размеры всех четырех гаплотипов каждой хромосомы в значительной степени соответствуют друг другу, а также размерам сборок DM и RH, за исключением неизменно более коротких сборок хромосомы 10, что, по мнению исследователей, указывает на наличие крупномасштабных хромосомных перестроек. У сорта 'Otava' обнаружено множество участков, сходных между гаплотипами, около 50% генома не имели структурных различий, структурные перестройки затрагивали около 20% генома. Инверсии, дупликации и транслокации составляли 3,8–42,9% в зависимости от гаплотипа, охватывали 15,0–65,8% каждой хромосомы, при этом каждый гаплотип сорта 'Otava' включал 11,0–42,5% уникальной последовательности, которую нельзя было выровнять ни с одним из других гаплотипов. В геноме 'Otava' повторяющиеся последовательности составляли 66% сборки, при этом LTR (long terminal repeats) – ретротранспозоны с длинными концевыми повторами – являлись наиболее многочисленным классом (Sun et al., 2022).

В отличие от сорта 'Atlantic', у которого только 32,3% генов присутствовали во всех четырех гаплотипах, у сорта 'Otava' из аннотированных 152 855 генов 53,6% присутствовали во всех четырех гаплотипах. Аналогично результатам анализа сортов 'Atlantic' и 'Castle Russet' (Hoopes et al., 2022) и более ранним сведениям о влиянии вариации числа копий (CNV) на экспрессию генов (Pham et al., 2017) гены с большим количеством аллельных копий демонстрировали заметно повышенную экспрессию, по сравнению с генами с меньшим количеством аллельных копий. Наибольший процент вариаций отмечен у генов NLR-семейства (nucleotide-binding leucine-rich repeat – нуклеотид-связывающих лейцин-обогащенных повторов), участвующих в обеспечении устойчивости к вредным организмам.

Сборка генома 'C88' выполнена более качественно, чем генома сорта 'Otava', как по непрерывности – размер контигов N50 составляет 18,78 Мб против 7,1 Мб, так и по полноте – показатель BUSCO (benchmarking universal single-copy orthologs – сравнительный анализ универсальных однокопийных ортологов) составляет 98,4% против 97,3%, что объясняется различиями в методологии сборки полученных считываний (Bao et al., 2022). У сорта 'C88' также обнаружены множественные структурные вариации в геноме (SNP и вставки/делеции), которые были неслучайным образом распределены между гаплотипами. Разнообразие гаплотипов было специфичным для отдельных хромосом: заметна дивергенция между гаплотипами 2, 4, 9 и 11, тогда как гаплотипы хромосом 1, 3, 5, 6, 7, 8, 10 и 12 были сгруппированы в две или три группы.

Подобно сорту 'Atlantic', генетический материал диких видов выявлен в геноме сорта 'C88', участки интрогрессии на отдельных гаплотипах хромосом 1, 2, 4, 5, 7 и 9 занимали более 50% последовательности. Среди аннотированных в геноме 'C88' 150 853 белок-кодирующих

генов 2262 гена относятся к NLR-семействам, которые сгруппированы в 165 кластеров на 40 гаплотипах. На хромосомах 4, 5 и 11 расположено более половины (51,11%) всех собранных в кластеры NLR-генов, 98 кластеров перекрывались с районами интрогрессии генетического материала диких родичей.

В геноме 'C88' предсказана 57 641 вредная мутация, затрагивающая 15 942 аннотированных гена. Из 23 086 тетрааллельных локусов 33,05% содержали от одной до трех вредных мутаций, которые были равномерно распределены среди гомологичных гаплотипов, но отцовские гаплотипы в геноме 'C88' содержали больше гомозиготных по вредным мутациям локусов, чем материнские гаплотипы (Bao et al., 2022).

Геном сорта 'Qingshu No.9' (Q9) размером 2,67 Гб меньше, чем геном сорта 'Otava', размер контига N50 составляет 2,19 Мб. Из аннотированных 126 070 белок-кодирующих генов 125 077 (99,21%) закреплены на хромосомах. Наибольшее число генов имеют по два и три аллеля – 35,24% и 38,65% соответственно, 18,7% генов представлены в каждом гаплотипе и 7,34% генов – одним аллельным вариантом. В геноме сорта 'Q9' повторяющиеся последовательности составляли 63,44% сборки и мобильные элементы представлены главным образом LTR, как и в геноме сорта 'Otava'. Геномы сортов 'Q9' и 'Otava' имеют сходный паттерн распределения SNP, тогда как в геноме сорта 'Atlantic' обнаружены более протяженные участки с однонуклеотидными полиморфизмами. При сравнении геномов Q9, DM, RH и M6 найдены 16 988 семейств генов, общих для всех четырех геномов, при этом 7723 семейства генов были уникальными для Q9 (Wang et al., 2022).

С использованием культуры пыльников получена гаплотип-распределенная сборка другого китайского сорта 'Ningshu15', отличающегося высоким содержанием крахмала и устойчивостью к засухе (Gong et al., 2025). Гетерозиготное дигаплоидное растение N8-4, выращенное из пыльцы тетраплоидного сорта 'Ningshu15', использовано для секвенирования и сборки последовательностей двух гаплотипов. Общий размер генома составил 1,65 Гб, с длиной контигов N50 1,47 и 1,48 Мб для первого и второго гаплотипов соответственно, 94,5% последовательности закреплены на 12 хромосомах (см. таблицу). У дигаплоида N8-4 повторяющиеся последовательности составляют более половины (55–62%) генома, преобладают мобильные элементы (транспозоны, transposable elements, TEs), большая часть из которых – LTR, охватывающие 45,5–51,5% генома в зависимости от гаплотипа. Предсказано наличие 35 280 и 33 868 белок-кодирующих генов на двух гаплотипах N8-4. Сравнительный анализ генома N8-4 и геномов родственных видов: *S. lycopersicum*, *Capsicum annuum* L., *Nicotiana tabacum* L., *S. tuberosum* (DM v6.1), а также сладкого картофеля *Ipomoea batatas* (L.) Lam. подтвердил наличие уникальных для дигаплоида N8-4 генов, связанных с метаболизмом крахмала, сахаров, флавоноидов и биосинтезом каротиноидов. Дополнительно проведенное ресеквенирование геномов для 141 образца картофеля

различного происхождения и GWAS-анализ (genome-wide association study – полногеномное исследование ассоциаций) выявили 53 локуса количественных признаков, связанных с содержанием фруктозы, глюкозы и сахарозы; идентифицирован ген *StTST2*, отвечающий за транспорт сахарозы и тесно связанный с содержанием глюкозы. На хромосомах 1, 2, 4, 6, 7, 11 и 12 располагаются QTL, контролирующие содержание глюкозы и сахарозы; SNP, оказывающие более выраженное неблагоприятное воздействие на содержание сахаров, преимущественно обнаружены в гаплотипе 2 (Gong et al., 2025).

Для сорта ‘Altus’ геномная сборка отдельных хромосом с гаплотип-специфическим разрешением последовательности сконструирована путем объединения данных секвенирования генома ‘Altus’ на платформе PacBio HiFi с короткими последовательностями секвенирования 193 потомков от скрещивания ‘Altus’ × ‘Colomba’ на платформе Illumina (Serra Mari et al., 2024). В геноме сорта ‘Altus’ при сравнении с референсным геномом DM, как и у сорта ‘Otava’, обнаружена более короткая хромосома 10; при сравнении с геномом ‘Solyntus’ обнаружено несколько крупных структурных различий, что, по мнению исследователей, предполагает наличие либо крупной перестройки, которая отличает геномы ‘Altus’ и ‘Solyntus’, либо структурной ошибки в эталонном геноме ‘Solyntus’. У сорта ‘Altus’ повторяющиеся последовательности составляли 66,81% генома, наибольшая часть представлена LTR, что согласуется с данными для сорта ‘Otava’ (Serra Mari et al., 2024).

Сорт ‘Diacol Capiro’ представляет картофель, культивируемый в высокогорьях Анд, занимает доминирующее положение в колумбийском растениеводстве, в основном для пищевой промышленности (Reyes-Herrera et al., 2024). Этот высокогетерозиготный, автотетраплоидный сорт принадлежит к группе Andigenum и выделяется своей адаптацией к широкому спектру условий окружающей среды на высотах от 1800 до 3200 метров над уровнем моря. Сборка генома сорта ‘Diacol Capiro’ отличается высоким качеством по непрерывности и полноте: размер контига N50 составляет 50,5 Мб, оценка BUSCO равна 99,38%. В отличие от европейских и североамериканских сортов, доля повторяющихся участков в геноме ‘Diacol Capiro’ меньше, составляет 49,92%, но преобладающими классами также являются ретротранспозоны (37%) и ДНК-транспозоны (5%).

По количеству аннотированных генов и генов NLR-семейства сорт ‘Diacol Capiro’ схож с сортом ‘C88’: полная аннотация содержит 154 114 генов, из которых 2107 генов принадлежат NLR-семейству. Между сортами выявлено сходство и по составу генов: 89,13% предсказанных генов ‘Diacol Capiro’ совпали с аннотированными генами ‘C88’, при этом процент идентичных позиций превысил 70%. По родословной сорта ‘C88’ отцовское растение относится к группе Andigena (*S. tuberosum*), к которой принадлежит и сорт ‘Diacol Capiro’, что может объяснить общность сортов по большинству генов (Reyes-Herrera et al., 2024).

У сорта ‘Desiree’ повторяющиеся последовательности составляли более 70% генома, из 181 929 аннотирован-

ных генов более половины (53,6%) генов, как и в гаплотип-разрешенной сборке сорта ‘Otava’, присутствовали во всех четырех гаплотипах; выявлено 17,24% уникальных генов (Godec et al., 2025).

Сборка геномов 10 сортов картофеля, созданных в Европе и Северной Америке в конце XIX – первой трети XX века, позволила охарактеризовать генетическое разнообразие, существовавшее на заре европейской селекции картофеля (Sun et al., 2025). Секвенированы геномы размером 2,84–3,08 Гб, но показатель непрерывности секвенирования меньше, чем у других сортов: размер контигов N50 составляет 3,95–6,21 Мб (см. таблицу). Доля транспозонов составляет от 54,1% до 59,0% в зависимости от сорта, что согласуется с результатами предыдущих исследований (Bao et al., 2022; Sun et al., 2022). Выявлено высокое разнообразие между гаплотипами. В среднем для каждой пары гаплотипов 18% областей не совпадали, из 82% выровненных областей приблизительно 32% последовательности были перестроены, так что в среднем только 56% генома находились в синтении между любыми двумя гаплотипами. В пределах выровненных участков обнаружен один вариантный сайт на 16 пн по всем 40 гаплотипам, что означает самое высокое разнообразие последовательностей, зарегистрированное сегодня для возделываемых растений (Sun et al., 2025). Однако в совокупности у 10 сортов картофеля разнообразие гаплотипов оказалось поразительно ограниченным: в среднем найдено всего девять из 40 потенциально различных гаплотипов на блок гаплотипов, и в некоторых областях геномов обнаружены сходные участки протяженностью несколько десятков Мб. У европейских сортов обнаружены многочисленные и протяженные участки интрогрессий южноамериканских диких видов картофеля (*S. brevicaulis* Bitter, *S. boliviense* Dunal, *S. commersonii* и *S. vernei* Bitter et Wittmack), которые охватывали в среднем около 40% генома и совпадали с областями с высоким разнообразием последовательностей (Sun et al., 2025). Исследователи предположили, что высокое разнообразие последовательностей между гаплотипами связано с интрогрессией диких видов в процессе одомашнивания картофеля, тогда как ограниченное разнообразие гаплотипов у исследованной группы сортов соответствует многочисленным «узким местам» в истории европейского картофеля (Sun et al., 2025).

Из 10 сортов картофеля, сборки геномов которых выполнили Sun H. с соавторами, семь являются прародителями многих современных европейских сортов. Сорт ‘Eigenheimer’, выведенный в 1895 году, входит в родословные 49 сортов, сорт ‘Flava’, выведенный в 1931 году – в родословные 63 сортов. Наиболее часто использован в селекции выведенный в 1932 году сорт ‘Katahdin’, с участием которого получено 227 сортов (Sun et al., 2025). Опираясь на результаты секвенирования и низкое количество различных гаплотипов в исследованной выборке, Sun H. с соавторами делают вывод о том, что 40 гаплотипов (около 1,5 Гб по размеру) представляют около 85% общей изменчивости генофонда европейского картофеля и что потребуется секвенировать 24 дополнитель-

ных генома, чтобы охватить 95% всей изменчивости, тем самым почти завершив построение пангенома европейского картофеля (Sun et al., 2025).

Пангеном сортов и близкородственных видов картофеля

Термин «пангеном» впервые был использован F. Sigaux в 2000 году для описания геномных различий на нуклеотидном уровне, наблюдаемых в опухолях, нормальных клетках и экспериментальных моделях (Sigaux, 2000). В 2005 году H. Tettelin с соавторами использовали тот же термин для описания наличия и отсутствия генов в восьми геномах *Streptococcus agalactiae* Lehmann and Neumann (Tettelin et al., 2005). Сегодня различают три основных типа пангеномов: пангеном, основанный на вариациях присутствия/отсутствия (PAV, presence-absence variation) генов, то есть представляющий совокупность всех генов в популяции, которые составляют «ядерный геном» и «дополнительный геном»; пангеном репрезентативной последовательности, который состоит из тщательно отобранных геномных последовательностей таким образом, чтобы как можно больше геномных вариаций популяции было представлено с использованием

как можно меньшего количества последовательностей, и графический пангеном, который моделирует вариации геномных последовательностей, а также их расположение относительно других геномных последовательностей из популяции или моделирует гены, обнаруженные в популяции, и их порядок относительно других членов популяции (Matthews et al., 2024).

В исследовании M. Hardigan с соавторами (Hardigan et al., 2016) впервые был определен основной набор генов картофеля (core gene – ядерный геном), состоящий из 30 401 гена (77,4%), и выявлены необязательные 7183 гена (dispensable genes – дополнительный геном). Первый пангеном для тетраплоидного картофеля сконструирован G. Hoopes с соавторами (Hoopes et al., 2022) на основе геномных сборок шести сортов картофеля из Северной Америки и Европы (см. рис. 1). Из 713 568 генов, аннотированных в шести геномах, 562 550 (78,8%) отнесены к основным, то есть присутствовали во всех гаплотипах шести сортов, 142 225 (19,9%) идентифицированы как гены «оболочки» (shell genes), так как отсутствовали по крайней мере в одном гаплотипе, и 8793 (1,2%) гена отнесены к периферическим генам (cloud genes – гены «облака»), поскольку присутствовали только в одном гаплотипе (рис. 2).

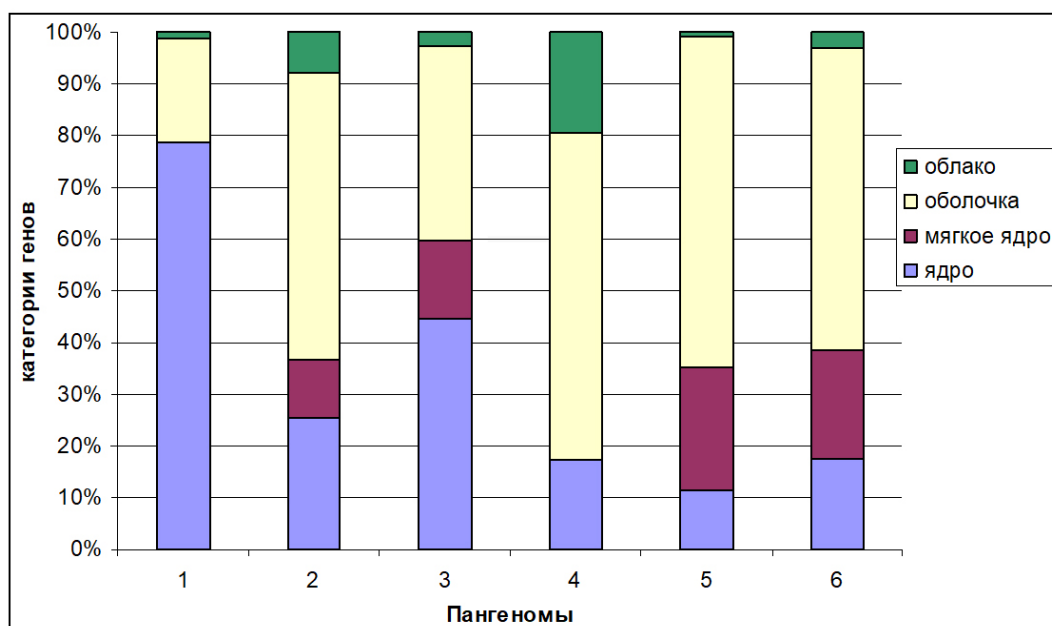


Рис. 2. Состав пангенома картофеля по данным: 1 – Hoopes et al., 2022; 2 – Tang et al., 2022; 3 – Karetnikov et al., 2023; 4 – Bozan et al. 2023; 5 – Sun et al., 2025; 6 – Zhu et al., 2025

Fig. 2. Potato pangenome composition according to: 1 – Hoopes et al., 2022; 2 – Tang et al., 2022; 3 – Karetnikov et al., 2023; 4 – Bozan et al., 2023; 5 – Sun et al., 2025; 6 – Zhu et al., 2025

Гены в пангеноме имели в среднем 0,664 копии/геном или 2,65 копии/тетраплоид, что означало обнаружение лишь некоторой части возможных вариантов (феномен the prevalence of missing alleles – распространенность отсутствующих аллелей). Основные гены имели более высокое среднее значение 0,756 копий/

геном, в сравнении с более низкими средними значениями генов оболочки и облака: 0,548 и 0,042 копий/геном соответственно. Основные гены были расположены в регионах с высокой плотностью генов, тогда как гены двух других категорий локализованы как внутри, так и за пределами регионов с высокой плотностью генов

(Hoopes et al., 2022). Исследование влияния дисфункциональных/вредных мутаций на основной протеом сорта 'Атлантик' показало, что 17 583 гена (28,6%), присутствующих в 7052 кластерах (42,5%), предположительно, имели дисфункциональный/вредный вариант, однако, лишь 272 (0,4%) гена были однокопийными, что указывало на редкую частоту мутаций аллелей основных генов. Основные гены обеспечивали биосинтез ключевых структур растительных клеток, основные гены и гены оболочки были связаны с биогенезом клеточной стенки, метаболическим процессом ксиллоглюкана и гидротропизмом; гены оболочки и облака были связаны с биологическими процессами в митохондриях и хлоропластах. К генам оболочки были отнесены ауксин-индуцированные гены и гены, отвечающие за защитные реакции.

Построение пангенома культурного картофеля представляет сложную задачу из-за чрезвычайного разнообразия этой культуры, включающей ландрасы – местные сорта, которые возделывают на территории стран Южной Америки, и многочисленные сорта картофеля в странах Северной Америки, Европы, Азии и Африки. Первый пангеном видов секции *Petota*, к которой относятся дикие и культурные виды картофеля (клубнеобразующие виды рода *Solanum*), создан Tang D. с соавторами (Tang et al., 2022). Пангеном охватывает генный пул (44 образца) диплоидных видов: все пять культурных видов (17 ландрас и три инбредные линии), *S. candolleianum* (четыре образца) и 20 диких северо- и южноамериканских видов секции *Petota*. Семь геномов – по два образца *S. tuberosum* группы *Stenotomum*, *S. tuberosum* группы *Phureja*, *S. tuberosum* группы *Tuberosum* – и один для образца *S. candolleianum* собраны на хромосомном уровне, остальные геномы представлены в виде сборок *de-novo* сырых контигов. На основе данных транскриптома, гомологии и анализа последовательностей ДНК, используя подход *ab initio* (лат. «с начала»), Tang D. с соавторами предсказали от 44 859 (у образца *S. tuberosum* группы *Stenotomum*) до 88 871 (у образца *S. tuberosum* группы *Ajanhuiri*) моделей генов и построили пангеном, сгруппировав 2 701 787 предсказанных моделей генов из 44 образцов и референсного генома DM v6.1 в 51 401 кластер. На основе частоты встречаемости кластеры классифицировали на четыре категории: 25,5% кластеров отнесены к основным (*core*) и присутствовали во всех 45 образцах; 11,2% кластеров мягкого ядра (*softcore*) присутствовали в 42–44 образцах; 55,4% кластеров оболочки (*shell*) обнаружены у 2–41 образца, и 7,9% кластеров были специфичны для образцов (см. рис. 2). К белок-кодирующим генам отнесены 80,7–89,9% генов первых двух категорий и только 43,9% и 44,3% генов оболочки и специфичных генов. Гены ядра и мягкого ядра экспрессировались в среднем в 2,2 раза выше, чем гены оболочки и специфичные гены, и демонстрировали заметно более низкие (в среднем в 1,7 раза) попарные коэффициенты несинонимичных/синонимичных замен (K_a/K_s), чем гены оболочки, что свидетельствовало об их функциональной консервативности. Гены ядра и мягкого ядра были обогащены доменами, свя-

занными с множественными функциями, участвующими в росте и развитии растений, тогда как домены, связанные с ретротранспозонами и устойчивостью к болезням, были значительно обогащены в генах оболочки и специфичных генах. У местных сортов картофеля идентифицировано только 204,4 Мб (28,0% от референсного генома DM) общей последовательности геномных регионов, что означало высокую степень дивергенции южноамериканских ландрас, и выявлено 561 433 высокодостоверных структурных вариантов (размером более 50 пн), из которых 55,5% были редкими (частота минорного аллеля $< 0,05$). Большинство структурных вариантов (в среднем около 58,2%) не затрагивали гены, располагаясь от них на расстоянии в среднем 5000 пн, только 6,4% структурных вариантов затронули экзоны (Tang et al., 2022).

В 2023 году с использованием коротких прочтений на платформе Illumina NovaSeq проведена сборка геномов 14 российских сортов картофеля и голландского 'Симфония' (Karetnikov et al., 2023) (см. рис. 1). Сборки размером от 652,7 Мб (сорт 'Удача') до 1,3 Гб (сорт 'Северное Сияние') состоят из 155 407–269 455 скаффолдов, с размером контига N50 от 4 кб до 12,4 кб в зависимости от сорта. Фрагментация геномных сборок высока, и короткие прочтения не позволили с высокой точностью реконструировать геномы, тем не менее на основе сравнения геномных последовательностей российских сортов и 12 образцов южноамериканских видов (11 образцов андийских и чилийских культурных и образец дикого вида *S. bukasovii* Juz. ex Rybin) сопоставлено генетическое разнообразие и вариация числа копий (CNV) в двух группах картофеля.

Обнаружена более высокая однородность российских сортов с точки зрения структурных перестроек генома (делеций и дупликаций) по сравнению с образцами южноамериканских культурных видов. В геномах российских сортов максимальный размер делеции меньше, в сравнении с таковыми у южноамериканских видов. Гены, связанные с иммунным ответом (содержащие домены NB-ARC, LRR и TIR), с абиотическим стрессовым ответом, участвующие в транспорте различных метаболитов и связанные с клубнеобразованием и контролем фотопериода, различались по частоте CNV у южноамериканских видов и российских сортов картофеля.

В группе российских сортов картофеля идентифицировано 103 748 ортологических групп, которые в зависимости от встречаемости в разных образцах классифицировали на четыре категории: 44,5% относятся к *core*, или ядерным генам, 15,1% – гены *softcore*, или мягкого ядра; 37,6% – гены *shell*, или оболочки, и 2,8% – гены *cloud*, или облака. По соотношению генов в этих категориях российские сорта схожи между собой, но отличаются от пангенома сортов картофеля из Северной Америки и Европы большей долей «необязательных» генов: более 40% генов оболочки и облака против 21% (см. рис. 2). Общая картина распределения функций генов в разных категориях у российских сортов аналогична результатам анализа пангенома картофеля в других работах (Hoopes et al., 2022; Tang et al., 2022). Консервативная часть генома

сортов, выращиваемых в России, обогащена генами, связанными с базовыми функциями, участвующими в росте и развитии растений (такие домены, как цитохром P450, протеинкиназы и тирозинкиназы, мотив распознавания РНК, F-box и повторы PPR), тогда как более варибельная часть пангенома связана с генами иммунного ответа и ответа на стрессовые условия окружающей среды (домены NB-ARC, мотивы LRR, интегразы, домены gag и обратные транскриптазы). В геномах российских сортов выявлены последовательности, кодирующие R-гены, идентифицировано 3404 полноразмерных белка семейства NBS-LRR, из которых 2134 белков не имели сходства с аннотированными белками NBS-LRR из референсного генома DM1-3. Авторы отмечают высокое разнообразие NBS-LRR-генов в 15 российских сортах картофеля (в среднем на геном приходится 227 белков NLR), что, по их мнению, означает наличие у российских сортов разнообразного пула R-генов, значительная доля которых уникальна для определенных геномов (Karetnikov et al., 2023).

Крупный панпloidный пангеном, основанный на вариациях присутствия/отсутствия (PAV) генов, составлен I. Bozan с соавторами для 296 образцов 60 видов, которые представляют диких родичей, ландрасы и сорта картофеля всех уровней пloidности и разного географического происхождения (Bozan et al., 2023). Для построения пангенома использовали в качестве референса гаплотипически разрешенный геном диплоидного картофеля *S. tuberosum* группы Tuberosum RH89-039-16 (Zhou et al., 2020). В результате составлен Potato super pangenome v1.0 (панпloidный пангеном *Solanum* секции *Petota*) с разрешением по 24 гаплотипам, который состоит из 12 хромосом плюс 5 148 884 контигов общим размером ~9,05 Гб. Пангеном достигает плато примерно в 80 геномов и отражает генетическое разнообразие культивируемого картофеля и его диких родичей: включает образцы с вегетативным и генеративным размножением, самонесовместимостью, репродуктивной изоляцией, интрогрессией и межвидовой гибридизацией. Potato super pangenome v1.0 и его функциональная аннотация представлены на платформе Dryad (<https://datadryad.org/dataset/doi:10.5061/dryad.cfxpnvxbn>).

Пангеном содержит 132 355 генов, минимальное число (54 867) найдено у дикого вида *S. polyadenium* Greenm., максимальное (81 246) – у пентапloidного культурного вида *S. curtilobum*. В большинстве (> 97%) образцов обнаружено 23 055 основных генов, у менее 3% образцов присутствуют 25 776 генов облака и у 3–97% образцов – 83 524 гена оболочки (см. рис. 2). Превалирование в панпloidном пангеноме семейств генов оболочки (63,1%) согласуется с данными Tang D. с соавторами (Tang et al., 2022) о составе пангенома диплоидных видов (55,4% генов оболочки). Как и в предыдущих исследованиях, установлено, что основным геном включает гены, участвующие в ключевых молекулярных и клеточных процессах, наибольшее число генов связано с процессами модификации клеточных белков и процессами метаболизма фосфора. Геном оболочки включает гены регуляции биосинтеза РНК, реакций на стресс, на посту-

пление питательных веществ и на патогены, а также гены развития и гены биосинтеза тритерпеноидов (участвующих в синтезе гликоалкалоидов – защитных метаболитов растений *Solanum*). Геном облака включает гены, связанные с регуляцией экспрессии генов, стрессовыми реакциями, фотосинтезом, и мобильные элементы (TEs).

Исходя из вариаций присутствия/отсутствия генов (PAV) построено филогенетическое дерево, группировки в котором в основном согласуются с кладистической группировкой Д. М. Спунера (Spooner et al., 2014) и группировками на основе структурной варибельности геномов культурных и диких видов картофеля (Hardigan et al., 2015), видов и сортов картофеля (Hardigan et al., 2017). В пангеномном филогенетическом дереве на основе полиморфизма PAV генов и наличия транспозонов показано, что диплоидные местные сорта (*S. phureja*, *S. stenotomum* Juz. et Buk. и *S. goniocalyx* Juz. et Buk.) имеют сходство с дикими видами группы *S. candolleianum*, в то время как сорта *S. tuberosum* (включая аборигенные андийские и чилийские сорта картофеля) имеют разную генетическую основу и обладают сходством с северо- и южноамериканскими дикими видами. Обнаружено, что гены, уникальные для каждой клады, выполняют функции, связанные с реакцией на абиотический стресс, особенно на холод, что предполагает участие PAV в адаптации к окружающей среде. Выявлены гены, отвечающие за реакцию на абиотический стресс (среди основных генов в кладах диких видов из Северной и Центральной Америки), и гены, отвечающие за цветение/клубнеобразование (среди основных генов в кладе диких видов из Южной Америки и культурных форм картофеля). Показано, что в местных сортах и культурных видах картофеля число генов увеличено по сравнению с дикими видами, что указывает на тенденцию к приобретению генов в процессе доместики картофеля, во время которой происходили изменения в фотосинтезе, метаболизме и защитных реакциях. Также отмечены различия между диким и культурным картофелем в биологических функциях, касающихся развития корней и состояния покоя.

I. Bozan с соавторами, как и другие исследователи (Hoopes et al., 2020; Bonthala, Stich, 2022), подчеркивают важную роль мобильных элементов в видообразовании секции *Petota*, активация которых могла способствовать геномному и таксономическому разнообразию, наблюдаемому у видов *Solanum* секции *Petota*, которые адаптировались к новым условиям окружающей среды, распространяясь на юг из Северной и Центральной Америки, хотя возможны и другие объяснения, такие как генетический дрейф, для этого разнообразия (Bozan et al., 2023). Содержание мобильных элементов (TEs) различалось у представителей разных филогенетических клад. У диких видов из Северной и Центральной Америки с репродуктивной изоляцией от южноамериканских диких и культурных видов обнаружено значительно более низкое содержание TEs. Высокое содержание TEs обнаружено в образцах, сохраняемых в культуре *in vitro*, что, по мнению исследователей, указывает на роль мобильных элементов в адаптации представителей секции *Petota*

к новым условиям окружающей среды, как естественным, так и искусственным (Bozan et al., 2023).

На основе геномных сборок 10 сортов картофеля, созданных в Европе и Северной Америке, Sun H. с соавторами составили гаплотипически разрешенный, почти полный (включает более 85% генетического разнообразия) пангеном автотетраплоидного картофеля (Sun et al., 2025). Анализ 40 гаплоидных геномов выявил многочисленность необязательных (совпадающих с 2–36 гаплоидными геномами) семейств генов – 64,02%. Частные семейства генов (обнаруженные только в пределах одного гаплоидного генома), семейства генов мягкого ядра (совпадающие с 37–39 гаплоидными геномами) и основного ядра (совпадающие со всеми 40 гаплоидными геномами) составляли 0,79%, 23,56% и 11,63% соответственно (см. рис. 2).

Чтобы проиллюстрировать практическое применение пангенома, Sun H. с соавторами преобразовали пангеном в геномный граф (гаплотипный граф), который использовали для генерации фазированных псевдогеномных сборок сорта ‘Russet Burbank’ – элитного коммерческого сорта, используемого для производства картофеля фри. Тем самым продемонстрирована возможность реконструкции гаплотипа псевдогеномной сборки коммерческого сорта картофеля с использованием только экономически эффективных коротких прочтений.

На основе сборки *de-novo* 60 гаплотипов диплоидного картофеля (культурных и диких видов) Cheng L. с соавторами (Cheng et al., 2025) сконструировали фазированный пангеномный граф картофеля PPG-v.1.0. По сравнению с линейным эталоном, графовый пангеном представляет собой более широкое разнообразие (3076 Мб против 742 Мб), в котором вклад диких видов (2286 Мб) больше, чем вклад культурных видов (1807 Мб). Геном PPG-v.1.0 состоит из 365 Мб консервативных последовательностей (присутствующих по меньшей мере в 90% гаплотипов) и 2711 Мб варибельных последовательностей. Установлены отличия геномов диплоидных видов секции *Petota* от референсного генома DM v6.1, построена карта вариативности гаплотипов. Обнаружено множество структурных вариантов малого (менее 50 пн) размера – более 46 млн SNP и более 3,5 млн инделов, а также крупные (размером 50 пн и больше) структурные перестройки – более 133 тыс. Среди крупных SV (структурных вариантов) преобладают мультиаллельные: 87% имели три и более различных аллеля. У всех гаплотипов среди геномных последовательностей, отсутствующих в линейном референсном геноме, в среднем 52,6% относятся к мобильным элементам (TEs), 22,7% – сателлитные повторы и 23,8% классифицированы как неповторяющиеся последовательности. Подтверждена ранее отмеченная M. Hardigan с соавторами (Hardigan et al., 2015) повышенная гетерозиготность культивируемых диплоидов по сравнению с дикими видами: дивергенция гаплотипов у культурного картофеля, оцененная на основе размеров гаплотип-специфических (гетерозиготных) вариантов для каждого образца, в 1,46 раза больше, чем наблюдаемая у дикого картофеля (приблизительно 105,2 Мб про-

тив 72,1 Мб). Обнаружены две гаплотип-специфические инверсии, распространенные у культурного картофеля, расположенные на 3-й и 10-й хромосомах. Обилие мобильных элементов и более выраженная генетическая дивергенция гаплотипов у культурного картофеля, чем у диких видов, указывает на множественные события гибридизации в эволюции культурных видов в процессе domestikации картофеля (Cheng et al., 2025).

В исследовании Zhu X. с соавторами (Zhu et al., 2025) для оценки генетического разнообразия в секции *Petota* были собраны *de-novo* 29 геномов для 28 клубнеобразующих видов, представляющих все четыре филогенетические группы (клады) по системе Д. М. Спунера (Spooner et al., 2014), и одного вида секции *Etuberosum* (Bukasov et Kameron A. Child, объединяющей виды, близкородственные картофелю и томату. Размеры сборок варьировались от 596 Мб (*S. polyadenium*) до 859,3 Мб (*S. chomatophilum* Bitter), размеры контигов N50 – от 0,8 Мб до 4 Мб, и в среднем 97,34% контигов были закреплены с помощью Hi-C на хромосомах. Для составления пангенома видов секции *Petota* дополнительно были использованы известные последовательности 22 геномов видов картофеля (Tang et al., 2022; Yang et al., 2023), а также повторно секвенированы 248 образцов дикого картофеля, местных и современных сортов. В пангеноме, основанном на последовательностях 50 геномов, 17,65% семейств генов составляют основные гены, 20,5% – гены мягкого ядра (присутствующие в 45–49 образцах), 58,65% относятся к необязательным генам (присутствующим в 2–44 образцах) и 2,96% частных генов (см. рис. 2). Подтверждена ранее отмеченная Tang D. с соавторами (Tang et al., 2022) консервативность основных генов (более низкие значения Ka/Ks, чем в наборе необязательных генов).

Поиск структурных вариантов (SV) у видов секции *Petota* Zhu X. с соавторами провели с использованием сборки DM8.1 без пробелов (Yang et al., 2023) в качестве эталонного генома. Количество SV в среднем затрагивало 128,36 (58,59–223,41) Мб геномной последовательности в зависимости от образца. В общей сложности было выявлено 194 330 достоверных (nonredundant) структурных вариантов, включая 149 344 PAV (обозначающих инсерции/делеции > 50 пн), 26 305 дупликаций, 16 918 транслокаций и 1763 инверсии, распределение которых было неравномерным, затрагивая некоторые участки (горячие точки структурных вариантов) на отдельных хромосомах. В 49 образцах обнаружены большие вставки (всего 6980 генов), которые отсутствовали в эталонном образце DM8.1. Например, вставка размером 32 кб, расположенная на хромосоме 10 *S. chacoense*, содержала пять генов, связанных с устойчивостью к болезням. Транскриптомный анализ тканей различных органов (корень, стебель, лист, клубень, стolon и цветок) *S. chacoense* показал наличие экспрессии 77,6% новых генов, уровень которой, однако, был ниже, чем экспрессия генов, «общих» для *S. chacoense* и DM8.1. У 51 образца секций *Petota* и *Etuberosum* в общей сложности идентифицированы 12 949 кластеров R-генов: от 90 у *S. candolleianum* до 447 у *S. tuberosum* RH, в которых представлено 222–1210

NLR-генов (Zhu et al., 2025).

Для масштабного изучения структурных вариантов в генетическом пуле картофеля Zhu X. с соавторами построили графический пангеном размером 1,71 Гб путем интеграции в геном DM8.1 новых 194 330 структурных вариантов (приблизительно 743,5 Мб) и дополнительно секвенировали 248 образцов, включающих 117 диких видов, 40 местных и 91 коммерческий сорт. С помощью высокопроизводительного метода жидкостной хроматографии – tandemной масс-спектрометрии (ЖХ-МС/МС, LC-MS/MS) получены данные по метаболому 157 образцов и обнаружены 9321 структурных варианта, значительно ассоциированные с 1258 различными метаболитами, включая метаболиты флавоноидов, фенольных кислот и фосфолипидов. Для облегчения использования ресурсов пангенома разработана комплексная платформа – база данных PPDB (Potato Pangenome Database), размещенная на сайте SpudDB (<https://spuddb.uga.edu/index.shtml>). На платформе представлены: 51 сборка и аннотации геномов; полные каталоги SNP, полученные из 248 образцов на основе референсного генома DM8.1; данные транскриптома листьев, стеблей, корней и столонов из 5 образцов. Эта база данных включает в себя индекс генов, индекс вариаций, поиск транскриптома, разработку праймеров, обогащение GO, анализ путей KEGG, браузер генома, функции BLAST и загрузку ресурсов. Пользователи могут использовать Jbrowse для визуализации подробной информации о генах и характеристиках прилегающих последовательностях генома.

Сложный и динамичный геном культурного картофеля

В настоящее время на сайте NCBI размещены 97 геномов культурного картофеля, которые представлены в виде гаплоидной ДНК-последовательности. Для сортов 'Desiree', 'Ackersegen', 'Belle de Fontenay', 'Edzell Blue', 'Eigenheimer', 'Flava', 'Flourball', 'Katahdin', 'Otava', 'Lumper', 'Professor Wohltmann', 'Russet Burbank', 'White Rose' размещены по четыре последовательности (гаплотипа) каждого сорта. Для гибрида RH89-039-16 представлены последовательности двух гаплотипов. Референсные геномы DM1-3 516 R44, Solyntus, геномы российских сортов 'Fritella', 'Golubizna', 'Grand', 'Gusar', 'Krasa Meshchery', 'Krasavchik', 'Krepysch', 'Meteor', 'Nevsky', 'Nikulinsky', 'Severnoe Siyanie', 'Sudarinya', 'Udacha', 'Zhukovsky Ranny', голландского сорта 'Symphonia', геномы дигаплоидов, клонов межвидовых гибридов и образцов *S. tuberosum* из коллекции CIP представлены в виде одной последовательности (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/?taxon=4113>). Эти данные вместе с информацией с других сайтов – SpudDB (<https://spuddb.uga.edu/index.shtml>) и NGDC (<https://ngdc.cncb.ac.cn/gwh/submit/27179/step?status=1>) – являются всеобщим ресурсом для фундаментальных исследований и практической селекционной работы с картофелем.

Проведенные за 15 лет исследования в области геномики картофеля подтвердили более ранние сведения

о сложности генетической природы тетраплоидных коммерческих и аборигенных сортов, а также диплоидных и полиплоидных культурных видов картофеля из стран Южной Америки. Получены новые доказательства высокой гетерогенности, аллельного разнообразия и изменчивости генома картофеля, интрогрессии генетического материала диких видов в культурный картофель.

Продemonстрирована внутригеномная и межгеномная изменчивость тетраплоидных сортов картофеля. Обширная структурная изменчивость обнаружена между тетраплоидными геномами и в пределах одного тетраплоидного генома (то есть изменчивость между гаплотипами и внутри гаплотипов). В сравнении с другими сельскохозяйственными культурами (сахарная свекла, кукуруза, соя) у сортов картофеля наиболее высока вариативность последовательности генома: в зависимости от образца *S. tuberosum* и участка генома частота вариантов может составлять один на 16–58 пн (Uitdewilligen et al., 2013; Kyriakidou, et al., 2020a; Sun et al., 2025). Количество структурных вариаций и гаплотип-специфических последовательностей у картофеля намного выше, чем сообщалось для любого другого вида сельскохозяйственных культур. У картофеля идентифицировано разнообразие структурных вариантов: мобильные элементы (TEs – transposable elements), сегментные дубликации, tandemные повторы и сателлитные повторы (Cheng et al., 2025). В совокупности эта внутри- и межгеномная вариативность означает, что картофель имеет один из самых сложных геномов среди всех сельскохозяйственных культур. В создание структурных вариаций генома картофеля и родственных видов основной вклад вносят мобильные элементы, которые являются важным фактором эволюции видов секции *Petota* и влияют на структуру и функции генома сортового картофеля. Среди транспозонов ретротранспозоны идентифицированы как наиболее многочисленный класс в геномах тетраплоидных сортов (Hoopes et al., 2022), диплоидных и полиплоидных видов картофеля (Bozan et al., 2023). Аллельное разнообразие картофеля включает однонуклеотидные полиморфизмы (SNP), небольшие вставки/делеции и крупные структурные перестройки, включая делеции размером до 575 кб (Hardigan et al., 2017; Pham et al., 2017). Культивируемый картофель отличается большим количеством различных аллелей, часто превышающим 10 аллелей на локус; сорта обладают высокой гетерозиготностью, имея более трех различных аллелей на локус (Visser et al., 2014).

Высокий уровень структурных различий характерен для геномов культурных видов картофеля, местные популяции которых, размножаемые в виде клонов, отличаются более высокой степенью структурной изменчивости, чем наблюдаемая у диплоидных, размножающихся половым путем диких видов. Обилие мобильных элементов и более выраженная генетическая дивергенция гаплотипов культурного картофеля, чем у диких видов, указывают на множественные события гибридизации в эволюции культурных видов в процессе domestikации картофеля (Cheng et al., 2025). Эволюция видов секции *Petota* имеет сложную историю, в которой дрейф генов, межвидо-

вая гибридизация, разнонаправленность естественного и искусственного отбора вместе со способностью к генеративному и вегетативному размножению обеспечили возникновение колоссального генетического разнообразия культурных и диких видов картофеля. Обнаружено, что в геноме картофеля существенно расширен репертуар генов устойчивости к болезням по сравнению с близкородственными пасленовыми культурами, размножаемыми семенами (Tang et al., 2022). Подтверждены ранее сделанные выводы о том, что культивируемый в странах Южной Америки картофель происходит от дикого вида *S. candolleianum* и диплоидный культурный вид *S. tuberosum* группы *Stenotomum* может быть наиболее близким родичем среди форм, участвовавших в формировании тетраплоидного картофеля *S. tuberosum* группы *Andigenum*.

Геном культурного картофеля представляет собой совокупность интрогрессий от многих диких сородичей. Модели интрогрессии, наблюдаемые в пангеноме, в частности высокая доза интрогрессии материала диких видов в культурный картофель, преобладание небольших интрогрессий из различных источников, сходные участки интрогрессий у сортового картофеля, а также тенденция интрогрессированных генов к высокой экспрессии, — все это указывает на длительную историю гибридизации дикорастущих и культивируемых видов в процессе доместикации картофеля в Южной Америке. Интрогрессивные регионы у культурных видов обогащены генами, функции которых связаны с адаптацией к абиотическим и биотическим факторам среды, что согласуется с отбором на повышенную приспособленность к различным условиям. История адаптивной интрогрессии у картофеля началась еще до использования метода межвидовой гибридизации в селекции картофеля. На это указывают обширные участки генетического материала южноамериканских диких видов на 1-й, 5-й и 8-й хромосомах в геноме голландского сорта 'Elgenheimer', выведенного в 1895 году, на 12-й хромосоме в геноме сорта 'Edzell Blue', выведенного в Великобритании до 1890 года, и других сортов (Sun et al., 2025).

У тетраплоидных сортов картофеля из разных стран, различных этапов селекции и разнообразного направления использования установлена специфическая особенность геномов, которая проявляется в заметном контрасте между наличием в одном геноме очень похожих и очень разных регионов. Высокое сходство между отдельными участками геномов может означать наличие общих предков (блоки IBD-inherited by descent), некоторые сходные участки могли быть сформированы посредством двойной редукции во время мейоза или при локальном подавлении мейотической рекомбинации в отдельных районах. Случаи подавления рекомбинации в эухроматиновых областях, связанные с крупными структурными вариантами, обнаружены у диплоидных образцов картофеля (Jiang et al., 2023). Сортоспецифичные хромосомные перестройки и хромосомоспецифичная вариабельность гаплотипов обеспечивают уникальные для каждого сорта распределения вариабельных участ-

ков ДНК-последовательностей при генеративном размножении.

Структурная вариабельность генома культурного картофеля и родственных видов оказывает влияние на функции генов. У диких видов картофеля 23% структурных вариантов генов затрагивают кодирующие последовательности (инделы экзонов, транслокации и дупликации) и 19,6% структурных вариантов затрагивают регуляторные области, которые достоверно связаны с различиями в экспрессии. Например, вставка размером 867 пн, расположенная на хромосоме 2 ниже области гена крахмал-синтазы *SSIII*, или делеция размером 135 пн в третьем экзоне гена *SSIII* достоверно влияли на содержание крахмала в клубнях диких видов картофеля (Zhu et al., 2025). У гена *StCDF1*, который является основным регулятором клубнеобразования и старения листьев, аллельный состав (наличие аллелей, кодирующих укороченный белок из-за структурной вариации во втором экзоне) и доза аллелей оказывали влияние на сроки созревания тетраплоидных сортов картофеля (Hoopes et al., 2022). У сорта 'Атлантик' при сравнении участков скаффолдов, соответствующих кластеру гена *R1*, только в одном из четырех гаплотипов обнаружена кодирующая последовательность, идентичная ранее опубликованной последовательности гена *R1*. В сравнении с кластерами *r1* (нефункциональный аллель) в геномах 'Атлантик', 'Solyntus' и DM, последовательность гена *R1* у сорта 'Атлантик' имеет меньший размер (почти на 100 кб) и содержит инверсию. Кластеры *r1* у разных гаплотипов различаются по расположению *NLR*-генов и TE. Исследователи предполагают, что существовал общий предок *R1*, который утратил свою функцию в гаплотипах *r1* или который приобрел новую активность в *R1* — потенциально в результате события инверсии (Hoopes et al., 2022).

Важным компонентом геномного разнообразия картофеля являются CNV (вариации числа копий), которые играют главную роль в проявлении адаптивных свойств видов и сортов картофеля (Hardigan et al., 2016; Hardigan et al., 2017; Pham et al., 2017; Achakkagari et al., 2022). CNV представляют собой источник естественной изменчивости, который может быть использован для генетического улучшения картофеля после точной и достоверной оценки числа копий и понимания функциональных последствий изменения их числа. Другая категория генов, обогащенных CNV, — гены, контролирующие устойчивость к болезням. Селекция картофеля на устойчивость к болезням в значительной степени опирается на интрогрессию генов из диких видов *Solanum*. Устойчивость картофеля к оомицетам, вирусным, бактериальным и грибным заболеваниям основана на *R*-генах или QTLs, часть из которых локализованы с *R*-генами устойчивости к тем же или разным патогенам, и семейства генов типа NBS-LRR (*NLR*) в настоящее время рассматривают как важный фактор проявления защитных реакций растений картофеля (Gebhardt, 2023). Гены *NLR* у сортов картофеля и видов секции *Petota* представлены в виде генных кластеров, что затрудняет их аннотирование. У диких видов картофеля число копий генов *NLR* варьирует от 478 (*S. morelliforme*

Bitter et Münch) до 1976 (*S. chacoense*), то есть иммунитет видов картофеля имеет разную эволюционную историю (Tang et al., 2022). Анализ ключевых *R*-генов, знание структуры кластеров *R*-генов в диких видах *Solanum*, которые несут признаки устойчивости к болезням, и порядка *R*-генов в гаплотипах сортового картофеля необходимы для идентификации и объединения эффективных аллелей генов устойчивости при создании новых гибридных форм в селекции картофеля.

Определение истинной степени аллельного разнообразия генов культурного картофеля и родственных видов *Solanum* еще предстоит сделать. Как отмечают Huang B. с соавторами (Huang et al., 2018), существует вероятность переоценки разнообразия из-за ослабленных процедур фильтрации SNP, что приводит к 3–4-кратному увеличению их количества у диплоидных диких и культурных видов картофеля. Необходимо совершенствование технологий сборки и фазирования полиплоидных геномов, поскольку в процессе сборки высокоидентичные последовательности из разных геномных участков (например, недавние сегментарные дубликации, длинные концевые повторы ретротранспозонов LTR) могут быть объединены в единую консенсусную последовательность (Zhu et al., 2025).

Геном тетраплоидного картофеля отличается обилием дисфункциональных и вредных аллелей. Из-за клональной природы размножения картофеля вредные и дисфункциональные аллели не удаляются через мейоз, что приводит к высокой генетической нагрузке и инбридинговой депрессии при самоопылении. В геноме гетерозиготного диплоидного клона RH89-039-16 выявлено значительное количество дисфункциональных аллелей, расположенных на одной хромосоме в паре с функциональными аллелями на гомологичной хромосоме, что маскирует вредное воздействие дисфункционального аллеля и способствует фенотипическому разнообразию (Potato Genome Sequencing Consortium et al., 2011; Zhou et al., 2020). У тетраплоидного картофеля, по сравнению с диплоидами, выше уровень вредных аллелей, гаплотипы, унаследованные от разных родителей, могут нести разное количество вредных аллелей (Bao et al., 2022; Hoopes et al., 2022; Sun et al., 2022).

Прогресс в секвенировании и создании гаплотип-разрешенных сборок сортов картофеля по-новому осветил проблемы, с которыми сталкиваются селекционеры картофеля в работе по идентификации лучших генотипов, сочетающих ключевые агрономические признаки с устойчивостью к неблагоприятным факторам среды. Сложность генома, выявленная у сортового картофеля, указывает на то, что выполнение геномного дизайна улучшенных тетраплоидных сортов представляет непростую задачу. Стало очевидно, сколь значительные усилия потребуются для выведения картофеля как диплоидной гибридной культуры. Благодаря конструированию пангенома картофеля идентифицировано множество структурных вариантов генов, связанных с устойчивостью к болезням, реакцией на стресс, агрономически важными признаками, обеспечением ключевых процес-

сов роста и развития растений. Вместе с тем генетическое разнообразие среди автотетраплоидных коммерческих сортов картофеля все еще в значительной степени не изучено. Необходимы дальнейшие исследования для определения истинной степени аллельного разнообразия в консервативных генах диких видов и культурных форм картофеля. Структурный и функциональный анализ перспективных локусов-кандидатов, связанных с целевыми признаками у диких видов, гибридных форм и культурных сортов, требуется для изучения закономерностей интрогрессивной селекции. Совершенствование технологий секвенирования и программного обеспечения для сборки и аннотации геномов полиплоидных видов будет содействовать прогрессу исследований в области геномики и практического использования полученных знаний в селекции картофеля. Дальнейшая расшифровка геномов картофеля и родственных клубнеобразующих видов имеет решающее значение для применения геномной селекции и маркер-опосредованных технологий с целью ускоренного создания новых сортов картофеля с заданными свойствами.

References / Литература

- Abbas Q., Wilhelm M., Kuster B., Poppenberger B., Frishman D. Exploring crop genomes: assembly features, gene prediction accuracy, and implications for proteomics studies. *BMC Genomics*. 2024;25(1):619. DOI: [10.1186/s12864-024-10521-w](https://doi.org/10.1186/s12864-024-10521-w)
- Achakkagari S.R., Kyriakidou M., Gardner K.M., De Koeber D., De Jong H., Strömvik M.V. et al. Genome sequencing of adapted diploid potato clones. *Frontiers in Plant Science*. 2022;13:954933. DOI: [10.3389/fpls.2022.954933](https://doi.org/10.3389/fpls.2022.954933)
- Agha H.I., Shannon L.M., Morrell P.L. Unloading potatoes: Potato breeding moves forward with only half the genome. *Cell Genomics*. 2023;3(6):100343. DOI: [10.1016/j.xgen.2023.100343](https://doi.org/10.1016/j.xgen.2023.100343)
- Arabidopsis Genome Initiative. Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature*. 2000;408(6814):796–815. DOI: [10.1038/35048692](https://doi.org/10.1038/35048692)
- 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](https://doi.org/10.1105/tpc.114.135954)
- Bao Z., Li C., Li G., Wang P., Peng Z., Cheng L. et al. Genome architecture and tetrasomic inheritance of autotetraploid potato. *Molecular Plant*. 2022;15(7):1211–1226. DOI: [10.1016/j.molp.2022.06.009](https://doi.org/10.1016/j.molp.2022.06.009)
- Bayer P.E., Golicz A.A., Scheben A., Batley J., Edwards D. Plant pan-genomes are the new reference. *Nature. Plants*. 2020;6(8):914–920. DOI: [10.1038/s41477-020-0733-0](https://doi.org/10.1038/s41477-020-0733-0)
- Bernal-Gallardo J.J., de Folter S. Plant genome information facilitates plant functional genomics. *Planta*. 2024;259(5):117. DOI: [10.1007/s00425-024-04397-z](https://doi.org/10.1007/s00425-024-04397-z)
- Bonthala V.S., Stich B. Genetic divergence of lineage-specific tandemly duplicated gene clusters in four diploid potato genotypes. *Frontiers in Plant Science*. 2022;13:875202. DOI: [10.3389/fpls.2022.875202](https://doi.org/10.3389/fpls.2022.875202)
- Bozan I., Achakkagari S.R., Anglin N.L., Ellis D., Tai H.H., Strömvik M.V. Pangenome analyses reveal impact of transposable elements and ploidy on the evolution of potato species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2023;120(31):e221117120. DOI: [10.1073/pnas.221117120](https://doi.org/10.1073/pnas.221117120)
- Bradshaw J.E. Potato breeding: theory and practice. Cham: Springer International Publishing; 2021. DOI: [10.1007/978-3-030-64414-7](https://doi.org/10.1007/978-3-030-64414-7)
- Cheng L., Wang N., Bao Z., Zhou Q., Guarracino A., Yang Y. et al. Leveraging a phased pangenome for haplotype design of hybrid potato. *Nature*. 2025;640(8058):408–417. DOI: [10.1038/s41586-024-08476-9](https://doi.org/10.1038/s41586-024-08476-9)
- DRYAD. Potato super pangenome v1.0: [website]. Available from: <https://datadryad.org/dataset/doi:10.5061/dryad.cfxpnvxbn>

[accessed Jan. 25, 2026].

- Freire R., Weisweiler M., Guerreiro R., Baig N., Hüttel B., Obeng-Hinne E. et al. Chromosome-scale reference genome assembly of a diploid potato clone derived from an elite variety. *G3 (Bethesda)*. 2021;11(12):jkab330. DOI: [10.1093/g3journal/jkab330](https://doi.org/10.1093/g3journal/jkab330)
- Fulton T.M., Van der Hoeven R., Eannetta N.T., Tanksley S.D. Identification, analysis, and utilization of conserved ortholog set markers for comparative genomics in higher plants. *The Plant Cell*. 2002;14(7):1457-1467. DOI: [10.1105/tpc.010479](https://doi.org/10.1105/tpc.010479)
- Gebhardt C. A physical map of traits of agronomic importance based on potato and tomato genome sequences. *Frontiers in Genetics*. 2023;14:1197206. DOI: [10.3389/fgene.2023.1197206](https://doi.org/10.3389/fgene.2023.1197206)
- Gebhardt C. The historical role of species from the Solanaceae plant family in genetic research. *Theoretical and Applied Genetics*. 2016;129(12):2281-2294. DOI: [10.1007/s00122-016-2804-1](https://doi.org/10.1007/s00122-016-2804-1)
- Godec T., Beier S., Rodriguez-Granados N.Y., Sasidharan R., Abdelhakim L., Teige M. et al. Haplotype-resolved genome assembly of the tetraploid potato cultivar Désirée. *Scientific Data*. 2025;12(1):1044. DOI: [10.1038/s41597-025-05372-3](https://doi.org/10.1038/s41597-025-05372-3)
- Gong L., Zhang L., Zhang H., Nie F., Liu Z., Liu X. et al. Haplotype-resolved genome assembly and genome-wide association study identifies the candidate gene closely related to sugar content and tuber yield in *Solanum tuberosum*. *Horticulture Research*. 2025;12(6):uhaf075. DOI: [10.1093/hr/uhaf075](https://doi.org/10.1093/hr/uhaf075)
- Hardigan M.A., Bamberg J., Buell C.R., Douches D.S. Taxonomy and genetic differentiation among wild and cultivated germplasm of *Solanum* sect. *Petota*. *The Plant Genome*. 2015;8(1):eplantgenome2014.06.0025. DOI: [10.3835/plantgenome2014.06.0025](https://doi.org/10.3835/plantgenome2014.06.0025)
- Hardigan M.A., Crisovan E., Hamilton J.P., Kim J., Laimbeer P., Leisner C.P. et al. Genome reduction uncovers a large dispensable genome and adaptive role for copy number variation in asexually propagated *Solanum tuberosum*. *The Plant Cell*. 2016;28(2):388-405. DOI: [10.1105/tpc.15.00538](https://doi.org/10.1105/tpc.15.00538)
- 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. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2017;114(46):E9999-E10008. DOI: [10.1073/pnas.1714380114](https://doi.org/10.1073/pnas.1714380114)
- Henry R.J. Progress in plant genome sequencing. *Applied Biosciences*. 2022;1(2):113-128. DOI: [10.3390/applbiosci1020008](https://doi.org/10.3390/applbiosci1020008)
- Hoopes G., Meng X., Hamilton J.P., Achakkagari S.R., de Alves Freitas Guesdes F., Bolger M.E. et al. Phased, chromosome-scale genome assemblies of tetraploid potato reveal a complex genome, transcriptome, and predicted proteome landscape underpinning genetic diversity. *Molecular Plant*. 2022;15(3):520-536. DOI: [10.1016/j.molp.2022.01.003](https://doi.org/10.1016/j.molp.2022.01.003)
- Hou M., Pang S. Plant pan-genomics: opportunities, advances, and challenges. *Journal of Data Science and Intelligent Systems*. 2024;00(00):1-10. DOI: [10.47852/bonviewJDSIS42023107](https://doi.org/10.47852/bonviewJDSIS42023107)
- Huang B., Spooner D.M., Liang Q. Genome diversity of the potato. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2018;115(28):E6392-E6393. DOI: [10.1073/pnas.1805917115](https://doi.org/10.1073/pnas.1805917115)
- Jiang X., Li D., Du H., Wang P., Guo L., Zhu G. et al. Genomic features of meiotic crossovers in diploid potato. *Horticulture Research*. 2023;10(6):uhad079. DOI: [10.1093/hr/uhad079](https://doi.org/10.1093/hr/uhad079)
- Karetnikov D.I., Vasiliev G.V., Toshchakov S.V., Shmakov N.A., Genaev M.A., Nesterov M.A. et al. Analysis of genome structure and its variations in potato cultivars grown in Russia. *International Journal of Molecular Sciences*. 2023;24(6):5713. DOI: [10.3390/ijms24065713](https://doi.org/10.3390/ijms24065713)
- Knapp S., Bohs L., Nee M., Spooner D.M. Solanaceae – a model for linking genomics with biodiversity. *Comparative and Functional Genomics*. 2004;5(3):285-291. DOI: [10.1002/cfg.393](https://doi.org/10.1002/cfg.393)
- Kyriakidou M., Achakkagari S.R., Gálvez López J.H., Zhu X., Tang C.Y., Tai H.H. et al. Structural genome analysis in cultivated potato taxa. *Theoretical and Applied Genetics*. 2020a;133(3):951-966. DOI: [10.1007/s00122-019-03519-6](https://doi.org/10.1007/s00122-019-03519-6)
- Kyriakidou M., Anglin N., Ellis D., Tai H.H., Strömvik M.V. Genome assembly of six polyploid potato genomes. *Scientific Data*. 2020b;7(1):88. DOI: [10.1038/s41597-020-0428-4](https://doi.org/10.1038/s41597-020-0428-4)
- 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](https://doi.org/10.1111/tpj.13857)
- Matthews C.A., Watson-Haigh N.S., Burton R.A., Sheppard A.E. A gentle introduction to pangenomics. *Briefings in Bioinformatics*. 2024;25(6):bbae588. DOI: [10.1093/bib/bbae588](https://doi.org/10.1093/bib/bbae588)
- Michael T.P., VanBuren R. Building near-complete plant genomes. *Current Opinion in Plant Biology*. 2020;54:26-33. DOI: [10.1016/j.pbi.2019.12.009](https://doi.org/10.1016/j.pbi.2019.12.009)
- Morgante M., De Paoli E., Radovic S. Transposable elements and the plant pan-genomes. *Current Opinion in Plant Biology*. 2007;10(2):149-155. DOI: [10.1016/j.pbi.2007.02.001](https://doi.org/10.1016/j.pbi.2007.02.001)
- Nature: [website]. Available from: <https://www.nature.com/nature/articles> [accessed Jan. 09, 2026].
- NGDC. National Genomics Data Center: [website]. Available from: <https://ngdc.cncb.ac.cn/gwh/submit/27179/step?status=1> [accessed Jan. 09, 2026].
- NIH. National Library of Medicine. National Center for Biotechnology Information. NCBI Datasets: [website]. Available from: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/?taxon=4113> [accessed Jan. 09, 2026].
- NIH. National Library of Medicine. National Center for Biotechnology Information. GenBank: [website]. Available from: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank> [accessed Jan. 09, 2026].
- Paz M.M., Veilleux R.E. Influence of culture medium and *in vitro* conditions on shoot regeneration in *Solanum phureja* monoloids and fertility of regenerated doubled monoloids. *Plant Breeding*. 1999;118(1):53-57. DOI: [10.1046/j.1439-0523.1999.118001053.x](https://doi.org/10.1046/j.1439-0523.1999.118001053.x)
- Pham G.M., Hamilton J.P., Wood J.C., Burke J.T., Zhao H., Vaillancourt B. et al. Construction of a chromosome-scale long-read reference genome assembly for potato. *Gigascience*. 2020;9(9):giaa100. DOI: [10.1093/gigascience/giaa100](https://doi.org/10.1093/gigascience/giaa100)
- Pham G.M., Newton L., Wiegert-Rininger K., Vaillancourt B., Douches D.S., Buell C.R. Extensive genome heterogeneity leads to preferential allele expression and copy number-dependent expression in cultivated potato. *The Plant Journal*. 2017;92(4):624-637. DOI: [10.1111/tpj.13706](https://doi.org/10.1111/tpj.13706)
- Phytozome 14. The Plant Genomics Resource: [website]. Available from: <https://phytozome-next.jgi.doe.gov> [accessed Jan. 09, 2026].
- PLAZA. A resource for plant comparative genomics: [website]. Available from: <https://bioinformatics.psb.ugent.be/plaza> [accessed Jan. 09, 2026].
- Potato Genome Sequencing Consortium; Xu X., Pan S., Cheng S., Zhang B., Mu D. Genome sequence and analysis of the tuber crop potato. *Nature*. 2011;475(7355):189-195. DOI: [10.1038/nature10158](https://doi.org/10.1038/nature10158)
- Rabanus-Wallace M.T., Stein N. Why 2022 is a revolutionary year for potato genomics. *Molecular Plant*. 2022;15(8):1257-1259. DOI: [10.1016/j.molp.2022.06.015](https://doi.org/10.1016/j.molp.2022.06.015)
- Reyes-Herrera P.H., Delgadillo-Duran D.A., Flores-Gonzalez M., Mueller L.A., Cristancho M.A., Barrero L.S. Chromosome-scale genome assembly and annotation of the tetraploid potato cultivar Diacol Capiro adapted to the Andean region. *G3 (Bethesda)*. 2024;14(9):jkae139. DOI: [10.1093/g3journal/jkae139](https://doi.org/10.1093/g3journal/jkae139)
- Rogozina E.V., Khavkin E.E. Interspecific potato hybrids as donors of durable resistance to pathogens. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2017;21(1):30-41. [in Russian] (Рогозина Е.В., Хавкин Э.Е. Межвидовые гибриды картофеля как доноры долговременной устойчивости к патогенам. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2017;21(1):30-41). DOI: [10.18699/VJ17.221](https://doi.org/10.18699/VJ17.221)
- Serra Mari R., Schrunner S., Finkers R., Ziegler F.M.R., Arens P., Schmidt M.H. et al. Haplotype-resolved assembly of a tetraploid potato genome using long reads and low-depth offspring data. *Genome Biology*. 2024;25(1):26. DOI: [10.1186/s13059-023-03160-z](https://doi.org/10.1186/s13059-023-03160-z)
- Sharma S.K., Bolser D., de Boer J., Sønderkær M., Amoros W., Carboni M.F. et al. Construction of reference chromosome-scale pseudomolecules for potato: Integrating the potato genome with genetic and physical maps. *G3 (Bethesda)*. 2013;3(11):2031-2047. DOI: [10.1534/g3.113.007153](https://doi.org/10.1534/g3.113.007153)
- Sigaux F. Cancer genome or the development of molecular portraits of tumors. *Bulletin de l'Académie Nationale de Médecine*. 2000;184(7):1441-1447 (discussion 1448-1449). [in French]
- 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](https://doi.org/10.1007/s12229-014-9146-y)
- SpudDB. Potato Genomics Resource: [website]. Available from: <https://spuddb.uga.edu/index.shtml> [accessed Jan. 21, 2026].
- Sun H., Jiao W.B., Krause K., Campoy J.A., Goel M., Folz-Donahue K.

- et al. Chromosome-scale and haplotype-resolved genome assembly of a tetraploid potato cultivar. *Nature Genetics*. 2022;54(3):342-348. DOI: [10.1038/s41588-022-01015-0](https://doi.org/10.1038/s41588-022-01015-0)
- Sun H., Tusso S., Dent C.I., Goel M., Wijffes R., Baus L.C. et al. The phased pan-genome of tetraploid European potato. *Nature*. 2025;642:389-397. DOI: [10.1038/s41586-025-08843-0](https://doi.org/10.1038/s41586-025-08843-0)
- Tang D., Jia Y., Zhang J., Li H., Cheng L., Wang P. et al. Genome evolution and diversity of wild and cultivated potatoes. *Nature*. 2022;606(7914):535-541. DOI: [10.1038/s41586-022-04822-x](https://doi.org/10.1038/s41586-022-04822-x)
- Tettelin H., Masignani V., Cieslewicz M.J., Donati C., Medini D., Ward N.L. et al. Genome analysis of multiple pathogenic isolates of *Streptococcus agalactiae*: implications for the microbial "pan-genome". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2005;102(39):13950-13955. DOI: [10.1073/pnas.0506758102](https://doi.org/10.1073/pnas.0506758102)
- The European Cultivated Potato Database: [website]. Available from: <https://www.europotato.org/varieties/view/Otava-E> [accessed Jan. 09, 2026].
- Uitdewilligen J.G.A.M.L., Wolters A.M.A., D'hoop B.B., Borm T.J., Visser R.G., van Eck H.J. A next-generation sequencing method for genotyping-by-sequencing of highly heterozygous autotetraploid potato. *PLoS One*. 2013;8(5):e62355. DOI: [10.1371/journal.pone.0062355](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062355)
- Van Lieshout N., van der Burgt A., de Vries M.E., Ter Maat M., Eickholt D., Esselink D. et al. Solytus, the new highly contiguous reference genome for potato (*Solanum tuberosum*). *G3 (Bethesda)*. 2020;10(10):3489-3495. DOI: [10.1534/g3.120.401550](https://doi.org/10.1534/g3.120.401550)
- Van Os H., Andrzejewski S., Bakker E., Barrena I., Bryan G., Caromel B. et al. Construction of a 10,000-marker ultradense genetic recombination map of potato: Providing a framework for accelerated gene isolation and a genomewide physical map. *Genetics*. 2006;173(2):1075-1087. DOI: [10.1534/genetics.106.055871](https://doi.org/10.1534/genetics.106.055871)
- Visser R.G.F., Bachem C.W.B., Borm T., de Boer J., van Eck H.J., Finkers R. et al. Possibilities and challenges of the potato genome sequence. *Potato Research*. 2014;57(3-4):327-330. DOI: [10.1007/s11540-015-9282-8](https://doi.org/10.1007/s11540-015-9282-8)
- Wageningen University & Research. Potato Pedigree Database: [website]. Available from: <https://www.plantbreeding.wur.nl/PotatoPedigree> [accessed Jan. 09, 2026].
- Wang F., Xia Z., Zou M., Zhao L., Jiang S., Zhou Y. et al. The autotetraploid potato genome provides insights into highly heterozygous species. *Plant Biotechnology Journal*. 2022;20(10):1996-2005. DOI: [10.1111/pbi.13883](https://doi.org/10.1111/pbi.13883)
- Yang X., Zhang L., Guo X., Xu J., Zhang K., Yang Y. et al. The gap-free potato genome assembly reveals large tandem gene clusters of agronomical importance in highly repeated genomic regions. *Molecular Plant*. 2023;16(2):314-317. DOI: [10.1016/j.molp.2022.12.010](https://doi.org/10.1016/j.molp.2022.12.010)
- Zhang C., Yang Z., Tang D., Zhu Y., Wang P., Li D. et al. Genome design of hybrid potato. *Cell*. 2021;184(15):3873-3883. DOI: [10.1016/j.cell.2021.06.006](https://doi.org/10.1016/j.cell.2021.06.006)
- Zhou Q., Tang D., Huang W., Yang Z., Zhang Y., Hamilton J.P. et al. Haplotype-resolved genome analyses of a heterozygous diploid potato. *Nature Genetics*. 2020;52(10):1018-1023. DOI: [10.1038/s41588-020-0699-x](https://doi.org/10.1038/s41588-020-0699-x)
- Zhu X., Yang R., Liang Q., Yu Y., Wang T., Meng L. et al. Graph-based pangenome provides insights into the structural variation and genetic basis of metabolic traits in potato. *Molecular Plant*. 2025;18(4):590-602. DOI: [10.1016/j.molp.2025.01.017](https://doi.org/10.1016/j.molp.2025.01.017)

Информация об авторе

Елена Вячеславовна Рогозина, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, отдел генетических ресурсов картофеля, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, rogozinaelena@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-2743-068X>

Information about the author

Elena V. Rogozina, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, Department of Potato Genetic Resources, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000 Russia, rogozinaelena@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-2743-068X>

Вклад автора: автор сделал самостоятельный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the author: the author contributed solely to this article.

Конфликт интересов: автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the author declares no conflict of interests.

Статья поступила в редакцию 25.08.2025; одобрена после рецензирования 09.09.2025; принята к публикации 22.09.2025.

The article was submitted on 25.08.2025; approved after reviewing on 09.09.2025; accepted for publication on 22.09.2025.