

В кн.: *Фундаментальные и прикладные исследования в биоорганическом сельском хозяйстве России, СНГ и ЕС* (С.К. Темирбекова, ред.) ВНИИФ, Большие Вяземы, 2016, т. 2, 736 с. ISBN 978-5-98467-016-6.

С. 150-159

УДК 635.21:631.524: 582.281.144

ФИТОФТОРОЗ КАРТОФЕЛЯ: ВЫЗОВЫ БИООРГАНИЧЕСКОГО ЗЕМЛЕДЕЛИЯ

М.А. Кузнецова¹, Е.В. Рогозина², Э.Е. Хавкин³

¹Институт фитопатологии, Большие Вяземы, Московская обл.; ²Институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), С. Петербург; ³Институт сельскохозяйственной биотехнологии, Москва.

Важным условием успеха биоорганического земледелия, с его отказом от применения пестицидов, является создание все новых сортов растений с высокой и долговременной устойчивостью к широкому кругу болезней и вредителей. В случае фитофтороза (возбудитель *Phytophthora infestans* Mont. de Bary), экономически наиболее значимой болезни картофеля, селекция на долговременную устойчивость на основе интрогрессии генетического материала дикорастущих видов *Solanum* опирается на исследования взаимодействия полигенной системы защиты растения с набором генов (а)вирулентности в быстро эволюционирующих популяциях *P. infestans*. Изучая эти взаимодействия на примере сложных межвидовых гибридов картофеля, объединяющих генетический материал филогенетически отдаленных видов *Solanum* из разных центров происхождения, мы сопоставили устойчивость этих гибридов к фитофторозу в поле и лабораторных опытах со спектрами генов расоспецифичной устойчивости картофеля, полиморфизмом колонизирующих эти гибриды изолятов *P. infestans* и составом генов (а)вирулентности в этих изолятах.

Ключевые слова: *Phytophthora infestans*, межвидовые гибриды картофеля, дикорастущие виды *Solanum*, фитофтороз картофеля, гены устойчивости к фитофторозу у растений *Solanum*, гены (а)вирулентности *P. infestans*, SSR генотипирование *P. infestans*

Potato late blight: the challenge of organic farming. M.A. Kuznetsova¹, E.V. Rogozina², E.E. Khavkin³. ¹Institute of Phytopathology, Moscow region, Russia; ²Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia; ³Institute of Agricultural Biotechnology, Moscow, Russia.

With its denial of pesticide application as an essential component of organic farming, the sustainable crop production will depend on continuous development of varieties with high and durable resistance to a wide range of diseases and pests. In the case of late blight (the causal agent *Phytophthora infestans* Mont. de Bary), the most economically important potato disease, breeding for durable resistance by introgression of new resistance from wild *Solanum* species is rooted in the knowledge of the interactions between the polygenic system of plant defense and the set of (a)virulence genes in the rapidly evolving populations of *P. infestans*. We have researched into these interactions using for an experimental model the complex interspecific potato hybrids combining the germplasms of phylogenetically remote *Solanum* species from various centers of origin and compared late blight resistance of these hybrids in the field and laboratory trials with the patterns of potato race-specific genes for late blight resistance, the polymorphism of *P. infestans* isolates colonizing the particular hybrids and the profiles of (a)virulence genes in these isolates.

Key words: *Phytophthora infestans*, interspecific potato hybrids wild *Solanum* species, potato late blight, *Solanum* genes for late blight resistance, *P. infestans* (a)virulence) genes, SSR genotyping of *P. infestans* isolates

Фитофтороз (возбудитель оомицет *Phytophthora infestans* Mont. de Bary) – важнейшая в экономическом отношении болезнь картофеля [Fry et al., 2015; Haverkort et al., 2009]. Для борьбы с фитофторозом широко используются химические средства защиты растений, и отказ от применения фунгицидов для защиты картофеля в системе органического земледелия - или даже ограничение их применения - требуют постоянных усилий по созданию новых сортов картофеля с высокой устойчивостью к широкому кругу рас *P. infestans*. Эта устойчивость должна быть долговременной (durable); в частности, растения должны успешно противостоять изменениям в расовом составе патогена, обусловленным быстрой эволюцией *P. infestans*. Наиболее перспективными источниками такой устойчивости служат дикорастущие сородичи картофеля (*Solanum* секция *Petota*). В этом отношении особый интерес для селекционеров представляют сложные межвидовые гибриды картофеля, объединяющие генетический материал сразу нескольких дикорастущих видов *Solanum*; такие гибриды могут стать лучшими донорами для создания устойчивых сортов картофеля [Рогозина и др., 2013; Rogozina et al., 2014]. Еще одно направление использования этих межвидовых гибридов, уникальных по составу интрогрессированного генетического материала, - это поиск новых генов устойчивости для создания сортов с широким спектром долговременной устойчивости методами генетической инженерии [Haltermann et al., 2016; Haverkort et al., 2016].

Успешная селекция картофеля на долговременную устойчивость к

фитофторозу опирается на новые знания о взаимодействии полигенной системы защиты растения с набором генов (а)вирулентности в быстро эволюционирующих популяциях *P. infestans* [Хавкин, 2015; Fawke et al., 2015; Vleeshouwers et al., 2011]. Мы исследуем эти взаимодействия, используя в качестве экспериментальной модели сложные гибриды филогенетически отдаленных видов *Solanum* из разных центров происхождения, созданные в Институте картофельного хозяйства (Коренево, Московская обл.), ВИР и Институте защиты растений (Пушкин, Ленинградская обл.). Клоновые коллекции этих гибридов [Рогозина и др., 2013; Яшина и др., 2010] были использованы для сравнения устойчивости к фитофторозу в поле и лабораторных опытах с распределением у гибридов расоспецифичных генов устойчивости к фитофторозу, полиморфизмом изолятов *P. infestans*, колонизирующих гибриды с различными наборами генов расоспецифичной устойчивости к фитофторозу (*R* генов), и набором генов вирулентности в этих изолятах.

Первым шагом в наших исследованиях *R* генов стало создание и/или модификация маркеров генов расоспецифичной устойчивости к фитофторозу. Мы использовали SCAR (sequence characterized amplified region) маркеры, которые являются фрагментами шести *R* генов, охарактеризованных у нескольких видов *Solanum* секция *Petota*: *R1*, *R2/Rpi-blb3*, *R3a*, *R3b*, *RB/Rpi-blb1 = Rpi-sto1* и *Rpi-vnt1*.

Клонирование этих маркеров из межвидовых гибридов показало, что нуклеотидные последовательности маркеров были на 98-100% идентичны генам-прототипам. Там, где наблюдаются расхождения, их можно связать с видовым (аллельным) разнообразием *R* генов в пределах секции *Petota* [Beketova et al., 2015; Fadina et al., 2015]. Действительно, скрининг клоновой коллекции дикорастущих видов *Solanum* показал, что исследованные нами *R* гены распространены широко за пределами видов, в которых они были впервые описаны [Fadina et al., 2015; Sokolova et al., 2011]. Однако одного сходства по строению недостаточно, чтобы признать выявленные с помощью маркеров гены активными участниками системы защиты растений, а не структурными гомологами известных функциональных генов. Поэтому в настоящее время мы исследуем межвидовые гибриды картофеля методами эффектомики, основанными на высокоспецифичном распознавании *R* генов *Avr* генами (а)вирулентности *P. infestans* [Vleeshouwers et al., 2011].

Скрининг клоновых коллекций межвидовых гибридов картофеля и дикорастущих видов *Solanum*, использованных при создании этих гибридов, показал, что состав *R* генов у гибридов в основном соответствовал их родословным. Вместе с тем, мы находим маркеры, охарактеризованные в определенных видах *Solanum*, у гибридов, которые не связаны с этими видами своим происхождением. Еще интереснее межвидовые гибриды картофеля, которые обладают высокой

устойчивостью к фитофторозу, но не содержат большого числа маркеров *R* генов. По всей видимости, в первом случае выявляемые нами гены обладают более широкой, чем принято сейчас считать, видовой специфичностью. Во втором случае гибриды, вероятно, несут какие-то еще недостаточно изученные *R* гены или гомологи уже известных генов, заметно отличающихся по строению от генов-прототипов, исходно использованных для создания SCAR маркеров. Особенно часто мы наблюдали такую картину у гибридов, в родословных которых участвуют южноамериканские виды *Solanum* [Fadina et al., 2015; Khavkin et al., 2014].

Таким образом, в результате анализа межвидовых гибридов с помощью маркеров шести *R* генов мы выделили генотипы, представляющие интерес по двум направлениям. Часть гибридов - это уникальные селекционные доноры, пригодные для создания в ближайшем будущем новых сортов картофеля с долговременной и высокой устойчивостью к фитофторозу и другими важными хозяйственными признаками [Rogozina et al., 2014]. Другие гибриды представляют первостепенный интерес в качестве исходного материала для поиска и выделения ранее неизвестных *R* генов [Vossen et al., 2014; Weymers et al., 2016].

Сравнивая межвидовые гибриды с сортами картофеля, лишенными *R* генов, мы находим, что устойчивость всех этих генотипов по результатам полевых и лабораторных тестов хорошо коррелирует с присутствием маркеров *R* генов. Это свидетельствует о несомненной роли расспецифичных генов в устойчивости картофеля к фитофторозу [Gebhardt, 2013]. Примечательно, что эта устойчивость возрастает с увеличением числа маркеров *R* генов, перенесенных методом гибридизации в одно растение [Khavkin et al., 2014]. Из наших данных следует, что скрещивание и отбор лучших сочетаний генов устойчивости, который обеспечивают маркеры *R* генов, позволяют добиться объединения в одном растении (такое объединение называют пирамидированием, или *stacking*) большего числа генов устойчивости, чем при использовании технологии генной инженерии [Halterman et al., 2016; Haverkort et al., 2016]. При пирамидировании генов устойчивости наибольшее внимание генетиков и селекционеров привлекают гены с широким спектром устойчивости, например, *RB/Rpi-blb1 = Rpi-sto1* и *Rpi-blb2* [Haverkort et al., 2016].

Достижение долговременной устойчивости к фитофторозу немыслимо без понимания специфического взаимодействия растений картофеля с патогеном на уровне индивидуальных растений и в агроценозе [Рогозина, 2011; Хавкин, 2015]. Картину такого взаимодействия сильно осложняет быстрая эволюция *P. infestans* [Cooke et al., 2012; Fawke et al., 2015; Mariette et al., 2016]. В конкретном агроценозе бывает трудно различить вклад отдельных патотипов *P. infestans*, которые различаются по динамике экспрессии продуктов *Avr* генов - AVR эффекторов в

процессе заражения и их вкладу в общую агрессивность популяции. Долговременная устойчивость предполагает увеличение «срока службы» отдельных *R* генов или их ансамблей в сортах картофеля. Этот срок зависит от величины резервуара *Avr* генов в популяции *P. infestans* и скорости эволюции патогена, которая определяется размером эффективной популяции и одновременным присутствием патотипов *P. infestans* с A1 и A2 типами спаривания, что ускоряет эволюцию патогена. Сложные межвидовые гибриды картофеля как ансамбли *R* генов с широким кругом специфичности по отношению к *Avr* генам патогена обеспечивают более высокую и продолжительную устойчивость к фитофторозу. Чтобы расширить спектр расовой специфичности *R* генов на уровне популяции картофеля, необходимо вовлекать в селекцию новые *R* гены, по преимуществу из тех видов *Solanum*, которые ранее не использовали в селекционном процессе, добиваясь при этом увеличения числа *R* генов у индивидуальных растений. Агротехнические приемы замедления эволюции *P. infestans* включают подбор и распределение по данной территории сортов, которые благодаря расонеспецифичной устойчивости замедляют размножение патогена, снижая размер его эффективной популяции.

Таким образом, на уровне агроценоза следует рассматривать взаимодействие совокупности *R* генов с популяциями патогена, расовый состав которых может резко меняться на протяжении короткого периода. К числу наиболее ярких изменений такого рода относится недавнее появление в Западной и Центральной Европе новых агрессивных штаммов *P. infestans*, которые быстро преодолели высокую устойчивость многих популярных сортов картофеля [Cooke et al., 2012; Lees et al., 2012].

Как изменяется состав популяции *P. infestans* в связи с набором генов устойчивости у колонизируемых растений картофеля? Как связана эта колонизация патогеном с системой защиты растения, о которой в какой-то мере можно судить по составу *R* генов? В поисках ответа на эти вопросы мы провели в 2013-2014 гг. пилотные опыты, в которых исследовали зараженные фитофторозом листья межвидовых гибридов картофеля из полевой коллекции ВИР в Пушкине, Ленинградская обл. (Рогозина и др., 2013; Rogozina et al., 2014). Помимо традиционных фитопатологических исследований расового состава этих изолятов и их агрессивности, мы генотипировали изоляты методом микросателлитного анализа по 12 локусам [Li et al., 2013]. Для гибридов картофеля были определены спектры *R* генов и устойчивость к фитофторозу в полевых условиях и лабораторных тестах. Эти исследования показали, что обнаруженные в Западной и Центральной Европе высокоагрессивные штаммы *P. infestans* отсутствовали в пушкинских посадках картофеля. Фитопатологические наблюдения не выявили связи между спектром генов вирулентности изолятов и их агрессивностью. Примечательно, что агрессивность штаммов, выделенных из листьев генотипов

картофеля с высокой устойчивостью к фитофторозу, была заметно ниже, чем у штаммов, выделенных с более восприимчивых растений [Кузнецова и др., 2016]. Такое компромиссное «поддержание баланса сил» (trade-off) в системе патоген – растение-хозяин обеспечивает дальнейшее эффективное распространение патогена [Pasco et al., 2016]. Наши наблюдения хорошо согласуются с сообщениями других исследователей, которые наблюдали быструю колонизацию растений картофеля штаммами с исходно невысокой агрессивностью [Cooke et al., 2012; Mariette et al., 2016].

Результаты генотипирования изолятов *P. infestans* методом микросателлитного анализа могут обеспечить раннюю диагностику состава популяции патогена, столь важную для применения фунгицидов. В условиях органического картофелеводства генотипирование изолятов в посадках районированных сортов картофеля с известным набором *R* генов позволяют оптимизировать выбор сортов картофеля и их размещение в агроценозе.

Необходимо подчеркнуть, что описанные выше результаты генотипирования изолятов *P. infestans* по микросателлитным локусам не согласовались явным образом со спектрами генов вирулентности, установленными фитопатологическим методом. Очевидно, что для понимания процессов, определяющих инфицирование и колонизацию растений картофеля и меру их устойчивости к данной популяции патогена, необходимы сопряженные молекулярные исследования *R* генов картофеля и соответствующих им *Avr* генов *P. infestans*. Можно было ожидать, что каждый генотип картофеля могут одновременно колонизовать несколько штаммов *P. infestans*. Это предположение подтвердилось, когда из изолятов *P. infestans* были выделены индивидуальные клоны, и в дальнейшем мы планируем исследовать их профили микросателлитных маркеров, агрессивность и состав *Avr* генов.

Заключение

Биоорганическое возделывание картофеля без применения фунгицидов, подавляющих развитие возбудителя фитофтороза *P. infestans*, возможно только на основе сортов с высокой устойчивостью к этой болезни. Эта устойчивость должна быть долговременной (durable): она должна противостоять появлению новых патотипов *P. infestans*, возникающих в результате быстрой эволюции этого патогена, включая изменения в составе популяций в агроценозах, связанные с отбором рас патогена на колонизируемых сортах картофеля.

Наиболее перспективными донорами для создания таких сортов служат сложные гибриды картофеля, объединяющие генетический материал филогенетически отдаленных видов *Solanum* из разных центров происхождения. Особую ценность при этом представляют те виды *Solanum*, которые ранее не

вовлекались в селекционный процесс. В случае межвидовых гибридов долговременная устойчивость достигается объединением в одном растении нескольких генов устойчивости к фитофторозу, различающихся по расовой специфичности, в том числе такие гены с широким спектром устойчивости, как *RB/Rpi-blb1 = Rpi-sto1* и *Rpi-blb2*. В силу полигенного характера устойчивости к фитофторозу, методы специфичного выявления индивидуальных генов устойчивости с помощью ДНК маркеров генов или эффекторомики незаменимы при направленном создании новых сложных гибридов и отборе сегрегантов в процессе селекции.

Достижение долговременной устойчивости к фитофторозу немыслимо без понимания специфичного взаимодействия растений картофеля с патогеном на уровне индивидуальных растений и в агроценозе. Этой цели служат наши сопряженные молекулярные и фитопатологические исследования межвидовых гибридов картофеля и колонизирующих их линий *P. infestans*, включая профили генов устойчивости растений и генов (а)вирулентности патогена..

Работа выполнена при финансовой поддержке МНТЦ (проект 3714п), РФФИ (проекты 13-04-00163/14, 14-04-31613а и 16-04-00098) и Министерства образования и науки Российской Федерации (проект RFMEFI62114X0003). Фитопатологическая оценка изолятов *P. infestans* выполнена в рамках Государственного задания 0598-2015-0018.

Цитируемая литература

Кузнецова М.А., Козловский Б.Е., Бекетова М.П., Соколова Е.А., Малюченко О.П., Алексеев Я.И., Рогозина Е.В., Хавкин Э.Е. Фитопатологическая и молекулярная характеристика изолятов *Phytophthora infestans*, собранных с устойчивых и восприимчивых генотипов картофеля. Микология и фитопатология, 2016, 50(3): 175-184.

Рогозина Е. В. Молекулярно-генетические взаимодействия в системе «патоген-хозяин» при фитофторозе картофеля и современные стратегии селекции. Сельскохозяйственная биология, 2011, 5(1) 17-30.

Рогозина Е.В., Хавкин Э.Е., Соколова Е.А., Кузнецова М.А., Гавриленко Т.А., Лиманцева Л.А., Бирюкова В.А., Чалая Н.А., Джонс Р.В., Дил К.Л. Клоновая коллекция диких клубненосных видов и межвидовых гибридов картофеля, изученная фитопатологическим методом и с помощью ДНК маркеров. Тр. прикл. бот., генет. селекции, ВИР, С. Петербург, 2013, 174, 23-32.

Хавкин Э.Е. Фитофтороз картофеля как модель коэволюции в системе

патоген - растение-хозяин. Физиология растений, 2015, 62(3), 439-451.

Яшина И. М., Прохорова О. А., Кукушкина Л. Н. Оценка гибридных популяций картофеля для использования в селекции на полевую устойчивость к фитофторозу. Достижения науки и техники АПК, 2010, № 12, 17-21.

Beketova M., Pankin A., Sokolova E., Rogozina E., Kuznetsova M., Khavkin E. Two orthologues of late blight resistance gene *R1* in wild *Solanum* species and derived potato varieties and hybrids. In: Schepers H.T.A.M. (ed.). PPO-Special Report, Wageningen, DLO Foundation, 2015, no. 17, 213-220.

Cooke D., Cano L., Raffaele S., Bain R., Cooke L., Etherington G.J., Deahl K.L., Farrer R.A., Gilroy E.M., Goss E.M., Grünwald N.J., Hein I, MacLean D, McNicol J.W., Randall E, Oliva R.F., Pel M.A., Shaw D.S., Squires J.N., Taylor M.C., Vleeshouwers V.G., Birch P.R., Lees A.K., Kamoun S. Genome analyses of an aggressive and invasive lineage of the Irish potato famine pathogen. PLoS Pathog, 2012, 8(10): e1002940 (doi:10.1371/journal.ppat.1002940).

Fadina O.A., Beketova M.P., Belyantseva T.V., Kuznetsova M.A., Rogozina E.V., Khavkin E.E. Marker profiles of late blight resistance genes in complex interspecific potato hybrids. In: Schepers H.T.A.M. (ed.). PPO-Special Report, Wageningen, DLO Foundation, 2015, no. 17, 195-201.

Fawke S., Doumane M., Schornack S. Oomycete interactions with plants: infection strategies and resistance principles. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 2015, 79(3): 263-280 (doi:10.1128/MMBR.00010-15).

Fry WE, Birch P.R., Judelson H.S., Grünwald N.J., Danies G., Everts K.L., Gevens A.J., Gugino B.K., Johnson D.A., Johnson S.B., McGrath M.T., Myers K.L., Ristaino J.B., Roberts P.D., Secor G., Smart C.D. Five reasons to consider *Phytophthora infestans* a reemerging pathogen. Phytopathology, 2015, 105(7), 966-981.

Halterman D., Guenther J., Collinge S., Butler N., Douches D. Biotech potatoes in the 21st century: 20 years since the first biotech potato. American Journal of Potato Research, 2016, 93(1), 1-20 (doi: 10.1007/s12230-015-9485-1).

Haverkort A., Struik P., Visser R., Jacobsen E. Applied biotechnology to combat late blight in potato caused by *Phytophthora infestans*. Potato Research, 2009, 52(3), 249–264 (doi: 10.1007/s11540-009-9136-3).

Haverkort A. J., Boonekamp P. M., Hutten R., Jacobsen E., Lotz L.A.P., Kessel G.J.T., Vossen J.H., Visser R.G.F. Durable late blight resistance in potato through dynamic varieties obtained by cisgenesis: Scientific and societal advances in the DuRPh project. Potato Research, 2016, 59(1), 35–66 (doi: 10.1007/s11540-015-9312-6).

Khavkin E.E., Fadina O.A., Sokolova E.A., Beketova M.P., Drobyazina P.E.,

Rogozina E.V., Kuznetsova M. A., Yashina I.M., Jones R.W., Deahl K.L. Pyramiding R genes: genomic and genetic profiles of interspecific potato hybrids and their progenitors. In: Schepers H.T.A.M. (ed.) PPO-Special Report no. 16, Wageningen, DLO Foundation, 2014, 215-220.

Lees A.K., Stewart J.A., Lynott J.S., Carnegie S.F., Campbell H., Roberts A.M. The effect of a dominant *Phytophthora infestans* genotype (13_A2) in Great Britain on host resistance to foliar late blight in commercial potato cultivars. *Potato Research*, 2012, 55(2):125–134.

Li Y., Cooke D.E., Jacobsen E., van der Lee T. Efficient multiplex simple sequence repeat genotyping of the oomycete plant pathogen *Phytophthora infestans*. *Journal of Microbiological Methods*, 2013, 92(3): 316–322 (doi:10.1016/j.mimet.2012.11.021).

Mariette N., Mabon R., Corbiere R., Boulard F., Glais I., Marquer B., Pasco C., Montarry J., Andrivon D. Phenotypic and genotypic changes in French populations of *Phytophthora infestans*: are invasive clones the most aggressive? *Plant Pathology*, 2016, 65(4): 577–586 (doi: 10.1111/ppa.12441).

Pasco C., Montarry J., Marquer B., Andrivon D. And the nasty ones lose in the end: foliar pathogenicity trades off with asexual transmission in the Irish famine pathogen *Phytophthora infestans*. *New Phytologist*, 2016, 209(1), 334-342 (doi: 10.1111/nph.13581).

Rogozina E.V., Kolobaev V.A., Khavkin E.E., Kuznetsova M.A., Beketova M.P., Sokolova E.A. Interspecific potato hybrids as a resource for late blight resistance genes. *Russian Agricultural Sciences*, 2014, 40(1), 10-13.

Sokolova E., Pankin A., Beketova M., Kuznetsova M., Spiglazova S., Rogozina E. Yashina I., Khavkin E. (2011). SCAR markers of the R-genes and germplasm of wild *Solanum* species for breeding late blight-resistant potato cultivars. *Plant Genetic Resources*, 2011, 9(2), 309-312 (doi: <http://dx.doi.org/10.1017/S1479262111000347>).

Vleeshouwers V.G.A.A., Raffaele S., Vossen J., Champouret N., Oliva R., Segretin M.E., Rietman H., Cano L.M., Lokossou A., Kessel G., Pel M.A., Kamoun S. Understanding and exploiting late blight resistance in the age of effectors. *Annual Review of Phytopathology*, 2011, 49, 507-531 (doi: 10.1146/annurev-phyto-072910-095326).

Vossen J.H., Jo K.R., Vosman B. Mining the genus *Solanum* for increasing disease resistance. In: *Genomics of Plant Genetic Resources (R. Tuberosa, A. Graner, E. Frison (eds.). Springer Netherlands, Dordrecht, 2014, 27-46 (doi 10.1007/978-94-007-7575-6_2)*.

Weymers P.S.M., Baker K., Chen X., Harrower B., Cooke D.E.L., Gilroy E.M., Birch P.R.J., Thilliez G.J.A., Lees A.K., Lynott J.S., Armstrong M.R., McKenzie G.,

Bryan G.J., Hein I. Utilizing “omic” technologies to identify and prioritize novel sources of resistance to the oomycete pathogen *Phytophthora infestans* in potato germplasm collections. *Front. Plant Sci.*, 2016, 7:672 (doi: 10.3389/fpls.2016.00672).