

ОВЧИННИКОВА

АННА БОРИСОВНА

**ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КУЛЬТУРНЫХ ВИДОВ КАРТОФЕЛЯ НА ОСНОВЕ
ПОЛИМОРФИЗМА ЯДЕРНЫХ МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ ЛОКУСОВ
И ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ**

03.02.07. – Генетика

03.02.01. – Ботаника

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт – Петербург - 2011

Работа выполнена в отделе биотехнологии и в отделе агроботаники и сохранения *in situ* генетических ресурсов растений Государственного научного учреждения Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства имени Н.И.Вавилова Российской академии сельскохозяйственных наук (ГНУ ВИР Россельхозакадемии), Санкт-Петербург

Научные руководители: доктор биологических наук
Гавриленко Татьяна Андреевна

кандидат биологических наук
Смекалова Тамара Николаевна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Анисимова Ирина Николаевна

кандидат биологических наук
Паутова Ирина Анатольевна

Ведущая организация: Санкт-Петербургский Государственный Университет

Защита диссертации состоится «15» декабря 2011 г. в «16» часов на заседании диссертационного совета Д 006.041.01 по защите докторских и кандидатских диссертаций при ГНУ Всероссийском научно-исследовательском институте растениеводства им. Н.И. Вавилова Российской академии сельскохозяйственных наук, по адресу: 190000 Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, д. 44, тел. 314-78-36, 312-25-93; факс 571-87-28, E-mail: v.gavrilova@vir.nw.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства им. Н.И. Вавилова.

Автореферат разослан «15» ноября 2011 г.

Автореферат размещен на сайте <http://www.vir.nw.ru> и направлен в Министерство образования и науки РФ для размещения в сети интернет «14» ноября 2011 г.

**Ученый секретарь
диссертационного совета
доктор биологических наук**

В.А. Гаврилова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Картофель - группа клубнеобразующих видов рода *Solanum* L., секции *Petota* Dumort, подсекции *Potatoe* G. Don. В эту подсекцию, помимо многочисленных дикорастущих видов, входит группа культурных видов, которая характеризуется определенным набором морфологических и хозяйственно-ценных признаков. Разнообразие культурных видов представлено стародавними местными южно-американскими сортами четырех уровней ploидности - от диплоидного ($2n=2x=24$) до пентаплоидного ($2n=5x=60$). Коллекция культурных видов картофеля, сохраняемая в ВИРе, является старейшей и одной из крупнейших в мире, представлена более чем 3500 образцами растений и около 1000 листами гербария; эта коллекция имеет большое практическое значение для селекции (Камераз, 1937, 1940; Костина, 1976; Kiru et al., 2007) и является ценным материалом для исследований.

Актуальность данного исследования определяется, прежде всего, разногласиями в понимании структуры генетического разнообразия и таксономического состава данной группы. Разные систематики в группу культурных видов включали различное число видов, а именно: 3 (Dodds, 1962), 21 (Лехнович, 1971), 17 (Букасов, 1978), 7 (Hawkes, 1990), 9 (Ochoa, 1990, 1999), 15 (Горбатенко, 2006) и 4 (Spooner et al., 2010). Различия в системах группы культурных видов картофеля связаны, прежде всего, с различиями в понимании объемов входящих в неё видов и с противоречивыми мнениями об их происхождении и генетических взаимосвязях. Эти разногласия существенно осложняют работу по сохранению и изучению генетического разнообразия культурного картофеля.

В последние годы для изучения генетической структуры группы культурных видов картофеля активно используются ДНК маркеры (Spooner et al. 2007; Ghislain et al., 2006; Rodríguez et al. 2010; Gavrilenko et al. 2010; Hoekstra et al. 2011). Результаты этих исследований предоставили новые данные о родстве культурных видов и дополнили представления о дифференциации этой группы, что способствует уточнению ее видового состава. Достоверность любых выводов возрастает при совпадении данных экспериментов различных групп исследователей, выполненных на образцах из разных коллекций. Между тем, структура генетического разнообразия местных южно-американских сортов картофеля из коллекции ВИР с использованием современных методов изучена недостаточно.

Цель работы заключалась в изучении разнообразия и дифференциации культурных видов картофеля, уточнении их генетических и таксономических взаимосвязей по данным о полиморфизме ядерных микросателлитных локусов и изменчивости морфологических признаков образцов, сохраняемых в коллекции ВИР.

Для достижения этой цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Сформировать экспериментальную выборку образцов культурных видов картофеля из полевой коллекции ВИР и охарактеризовать их по таксономически значимым морфологическим признакам, числу хромосом и географической приуроченности.

2. Оценить полиморфизм ряда ядерных микросателлитных локусов (nSSR) с использованием сформированной выборки.

3. Исследовать генетическое разнообразие и взаимосвязи культурных видов по данным о полиморфизме ядерных микросателлитных локусов у образцов выборки.

4. Изучить структуру фенотипического разнообразия выборки по комплексу морфологических признаков и оценить их таксономическую значимость для группы культурных видов, используя в качестве материала образцы полевой коллекции и гербарные образцы.

5. На основе полученных результатов и литературных данных провести таксономический анализ группы культурных видов картофеля подсекции *Potatoe* G. Don, секции *Petota* Dumort, рода *Solanum* L.

Научная новизна. Впервые проведен анализ генетического разнообразия и исследование генетической дифференциации местных южно-американских сортов картофеля из коллекции ВИР по данным SSR (Simple Sequence Repeats) анализа. Получены новые данные по распределению nSSR аллелей у групп образцов, относящихся к разным видам. Впервые проведено SSR генотипирование местных южно-американских сортов. Полученные в ходе настоящего исследования оригинальные данные дополнили современные представления о дифференциации группы культурных видов картофеля.

С использованием методов многомерной статистики впервые исследована структура фенотипического разнообразия местных сортов из коллекции ВИР. Выделен ряд признаков, имеющих таксономическое значение. В процессе работы над диссертацией проведена лексотипификация для 4 таксонов видового ранга: *Solanum chaucha* Juz. et Buk., *Solanum curtilobum* Juz. et Buk., *Solanum mamilliferum* Juz. et Buk., *Solanum tenuifilamentum* Juz. et Buk. и для 66 таксонов внутривидового ранга (подвиды, разновидности, формы) *Solanum andigenum* Juz. et Buk. и *Solanum tuberosum* L. Полученные результаты представлены на web-сайте аутентичных гербарных образцов культурных видов картофеля из коллекций Всероссийского научно - исследовательского института растениеводства им.Н.И.Вавилова РАСХН (WIR) и Ботанического института им.В.Л.Комарова РАН (LE), в создании которого автор принимала активное участие (<http://www.vir.nw.ru/herbar/types/bukasov.php>).

Практическая значимость. Сформирована и детально охарактеризована выборка из 230 образцов культурных видов, представляющая интерес для прикладных и фундаментальных исследований. Дополнены паспортные базы данных и построены карты точек сбора образцов выборки; составлены базы данных аллельного состава микросателлитов и морфологических признаков образцов. На основании полученных результатов уточнена видовая принадлежность нескольких спорных образцов из коллекции культурных видов картофеля ВИР. Большая часть образцов выборки введена в культуру *in vitro*, что повышает надежность их сохранения.

Апробация работы. Основные результаты представлены на: V Съезде ВОГиС (Москва, 2009); Meeting American Society of Plant Taxonomists (Snowbird, Utah, US, 2009); International Conference Botany (Providence, Rhode Island, 2010); The 18th Triennial Conference of the European Association of Potato Research (Oulu, Finland, 2011).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 14 печатных работ, из них - 6 статей, 4 из которых опубликованы в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК, а также 8 тезисов.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа состоит из разделов: введение, обзор литературы, материалы и методы; результаты и обсуждение; выводы; список литературы (127 наименований) и приложения. Работа изложена на 200 страницах, включает 22 рисунка и 22 таблицы.

Автор выражает огромную благодарность своим руководителям за постоянное внимание к работе; всем коллегам, способствовавшим реализации данного исследования. Числа хромосом подсчитаны благодаря сотрудничеству со с.н.с. отдела биотехнологии ВИР Г.И. Пендинен. Практическую и теоретическую помощь в проведении SSR анализа оказала в.н.с. отдела биотехнологии ВИР О.Ю. Антонова. Автор благодарен зав. отд. ИТО ВИР к.т.н. Л.Ю. Новиковой за помощь в проведении статистической обработки результатов. Автор глубоко признателен за помощь всем сотрудникам отдела генетических ресурсов картофеля ВИР. Данная работа выполнена при поддержке гранта МНТЦ 3329.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом исследований послужила выборка, включающая 238 образцов полевой коллекции ВИР, представленных местными сортами из 7 стран Южной Америки. Образцы экспериментальной выборки являлись отборами из местных сортов; каждый образец был представлен одним генотипом, охарактеризованным по числу хромосом и таксономически значимым морфологическим признакам. Все 238 образцов выборки участвовали в изучении разнообразия морфологических признаков и 230 из них вошли в SSR анализ. Кроме образцов полевой коллекции, в настоящем исследовании использованы и 112 гербарных образцов (94 - из коллекции гербария ГНУ ВИР им.Н.И.Вавилова Россельхозакадемии - WIR и 8 - из коллекции гербария БИН им.В.Л.Комарова РАН - LE). Таксономический состав выборок приведен в таблице 1.

Методы восстановления всхожести семян. Для ряда образцов диплоидных и тетраплоидных видов были отобраны семена из репродукций разных сроков хранения семян. Поскольку семена хранились при различных температурных режимах, необходимо было провести восстановление их всхожести. Использовали два метода: (1) обработку семян раствором гибберелловой кислоты (ГК) (1500-2000 ppm) (рекомендации US Potato Genebank, NRSP-6, США) и (2) проращивание семян в культуре *in vitro* на питательной среде Мурасиге-Скуга (Murashige, Skoog, 1962) с добавлением фитогормонов (ГК - 2 мг/л; кинетин - 0,5 мг/л; индолил-3-уксусная кислота - 0,1 мг/л).

Подсчет числа хромосом проводили в кончиках корней на давленных препаратах с использованием: предфиксационной обработки материала в ледяной воде (0°–2°С, 24 часа). Материал фиксировали в смеси Карнуа (3:1), для окраски хромосом использовали 2% ацеторсеин. Результаты цитологического анализа сравнивали с числами хромосом, установленными для культурных видов картофеля (Рыбин, 1929; 1933).

Построение электронных карт проводили с использованием ГИС – технологий (программа MapInfo, версия 9.5) по материалам экспедиций ВИР мест сбора образцов в различных странах Южной Америки.

Методы выделения, очистки, амплификации тотальной ДНК, разделения амплифицированных фрагментов. ДНК выделяли из листьев растений с использованием модифицированной методики Винанда и Файкса (Wienand, Feix, 1980). Очистку препаратов ДНК проводили с помощью поливинилполипирролидона.

Анализ полиморфизма монолокусных хромосомспецифичных микросателлитов проводили с использованием ПЦР с флуоресцентно-меченными праймерами. Праймеры для индивидуальных картированных ядерных микросателлитов были отобраны по литературным источникам (Ghislain et al., 2004, Feingold et al., 2005; Milbourne et al., 1998; <http://www.tigr.org>). Условия ПЦР соответствовали рекомендациям разработчиков праймеров; в ряде случаев условия ПЦР были оптимизированы. Электрофорез выполняли в 6,5% денатурирующем полиакриламидном геле на приборе LI-COR 4300S DNA Analyzer с лазерной детекцией фрагментов с использованием методики, предложенной фирмой – изготовителем (LI-COR).

Для генотипирования использовали пакет программ Saga2. Информация об аллельном составе nSSR локусов у изученных образцов была занесена в электронную базу данных в формате Microsoft Excel-2003. Наличие определенного амплифицированного фрагмента ДНК у данного генотипа обозначали цифрой «1», отсутствие – цифрой «0». Для оценки полиморфизма микросателлитных локусов использован индекс PIC (Polymorphic Index Content) = $1 - \sum(p_i^2)$, где p_i – частота i -той аллели, выявленной в данной выборке (Nei, 1973). Кластерный анализ проводили по средним частотам встречаемости nSSR аллелей у групп образцов каждого вида с помощью метода “Complete linkage” в программе Statistica for Windows 6.0, Cluster Analysis, расстояние евклидово. Также кластерный анализ проводили с учетом встречаемости аллелей у каждого образца с помощью метода Neighbor Joining в программе DarWin5 (версия 5.0.155, <http://darwin.cirad.fr/darwin>). Расстояния рассчитывались по Дайсу (Dice), надежность полученных взаимосвязей оценивали по величине бутстреп-коэффициентов.

Анализ фенотипического разнообразия морфологических признаков у образцов экспериментальной выборки. В 2006 г. все образцы выборки выращивали на опытном поле ВИР, чтобы получить выровненный клубневой материал для последующих исследований. В 2007 г. проведена оценка фенотипического разнообразия 238 образцов сформированной выборки на опытном поле ВИР (изучено по три растения каждого образца). У каждого растения измеряли и описывали 78 морфологических признаков: листовой пластинки (33 признака), стебля (5), соцветий (7), чашечки (5) цветков (11), ягод (2) и клубней (15 признаков) согласно методическому руководству Международного Центра Картофеля (CIP) в Перу (Huaman и Spooner, 2002) с небольшими модификациями (Gavrilenko et al. 2010). Все измерения и описания были занесены в электронную базу данных в формате Microsoft Excel. Для группы образцов каждого вида для каждого признака были вычислены средние и показатели вариабельности. Оценку достоверности различий между средними проводили с использованием критерия Тьюки для неравных выборок апостериорного множественного сравнения дисперсионного анализа (*Tukey HSD for unequal N/Post-hoc analysis* в пакете Statistica for Windows 6.0, блок ANOVA) (Шеффе, 1963). Кластерный анализ выполнен с использованием метода «Complete linkage» в программе Statistica for Windows 6.0,

Cluster Analysis. Факторный анализ выполнен методом главных компонент в программе Statistica 6.0 for Windows, Factor Analysis.

Анализ морфологических признаков с использованием гербарных листов. Результаты оценки 29 морфологических признаков на материале 112 аутентичных гербарных листов были также занесены в электронную базу данных в формате Microsoft Excel-2003. Базовый статистический анализ признаков был проведен в программе Statistica for Windows 6.0, Basic Statistics. Факторный анализ выполнен методом главных компонент в программе Statistica 6.0 for Windows, Factor Analysis.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

1. Формирование выборки образцов полевой коллекции ВИР

При формировании экспериментальной выборки образцы отбирались таким образом, чтобы материал (1) включал представителей всего полиплоидного ряда культурных видов; (2) включал все возможное таксономическое разнообразие культурных видов, которое было описано ведущими систематиками и которое доступно в настоящее время; (3) отражал географическое распространение культурных видов. Приоритет был отдан образцам, собранным экспедициями ВИР.

Результаты восстановления всхожести семян образцов диплоидных и тетраплоидных культурных видов

При формировании экспериментальной выборки отбирали наиболее «старые» семена (в основном диплоидных видов и тетраплоидных андийских образцов) из наиболее ранних репродукций образцов, по возможности, стараясь максимально приблизиться к оригинальным сборам, чтобы снизить вероятность засорения образцов в результате неконтролируемого переопыления. С использованием двух методов восстановления всхожести семян были получены проростки для 91 образца из репродукций разного срока (но не старше 30 лет хранения). Для 52 образцов не удалось получить проростки. Не выявлено существенных различий в эффективности двух методов восстановления всхожести семян, хотя метод обработки семян раствором ГК менее трудоемок и более дешев по сравнению с методом проращивания семян *in vitro*.

Образцы пента- и триплоидных культурных видов, также как и тетраплоидных чилийских местных сортов были отобраны из коллекции в виде клубней и *in vitro* растений (клонный материал).

Таксономический состав и географическая приуроченность образцов выборки

Необходимо отметить, что в ВИРе все образцы коллекции картофеля структурированы согласно системе С.М. Букасова (1978), однако в последние десятилетия в публикациях по молекулярной филогении и систематике используется система культурных видов Дж. Хокса (Hawkes, 1990). Для проведения сравнительного анализа полученных нами результатов с литературными данными, названия культурных видов в нашей работе даны по этим двум системам.

Сформированная нами выборка образцов полевой коллекции включала представителей 11 культурных видов по системе С.М. Букасова (1978) или всех 7 культурных видов по системе Дж. Хокса (Hawkes, 1990) (таб. 1). В состав выборки входили коллекционные образцы культурных видов картофеля из 7 южно-американских стран в пределах ареалов этих видов (рис. 1).

Таблица 1. Таксономический состав выборок из полевой и гербарных коллекций

| Уровень пloidности | Таксоны (по системе С.М. Букасова, 1978) | Число образцов полевой коллекции | Число гербарных образцов | Таксоны (по системе J. Hawkes, 1990) | Число образцов полевой коллекции | Число гербарных образцов | Трехбуквенные сокращения названия ВИДОВ |
|-----------------------------------|---|-------------------------------------|-----------------------------|--|-------------------------------------|-----------------------------|---|
| 2n=2x=24 | <i>S. ajanhuiri</i> Juz. et Buk. | 5 | 17 | <i>S. ajanhuiri</i> Juz. et Buk. | 5 | 17 | ajh |
| | <i>S. phureja</i> Juz. et Buk. | 17 | 7 | <i>S. phureja</i> (Juz. et Buk.) Hawkes | 41 | 15 | phu |
| | <i>S. canarense</i> Buk. | 1 | 1 | | | | |
| | <i>S. kesselbrenneri</i> Juz. et Buk. | 0 | 1 | | | | |
| | <i>S. rybinii</i> Juz. et Buk. | 23 | 4 | | | | |
| | <i>S. boyacense</i> Juz. et Buk. | 0 | 2 | | | | |
| | <i>S. stenotomum</i> Juz. et Buk. | 25 | 20 | <i>S. stenotomum</i> Juz. et Buk. subsp. <i>stenotomum</i> subsp. <i>goniocalyx</i> (Juz. et Buk.) Hawkes | 25 | 20 | stn |
| <i>S. goniocalyx</i> Juz. et Buk. | 38 | 9 | 38 | | | | |
| 2n=3x=36 | <i>S. juzepczukii</i> Buk. | 13 | 2 | <i>S. juzepczukii</i> Buk. | 13 | 2 | juz |
| | <i>S. cuencanum</i> Juz. et Buk. | 0 | 1 | <i>S. chaucha</i> (Juz. et Buk.) Hawkes | 26 | 7 | cha |
| | <i>S. mamilliferum</i> Juz. et Buk. | 0 | 2 | | | | |
| | <i>S. chaucha</i> Juz. et Buk. | 26 | 2 | | | | |
| | <i>S. tenuifilamentum</i> Juz. et Buk. | 0 | 2 | | | | |
| 2n=4x=48 | <i>S. andigenum</i> Juz. et Buk. | 46 | 24 | <i>S. tuberosum</i> L. subsp. <i>andigenum</i> (Juz. et Buk.) Hawkes subsp. <i>tuberosum</i> | 46 | 24 | adg |
| | <i>S. chilotanum</i> (Buk. et Lechn.) Hawkes | 33 | 15 | | | | |
| 2n=5x=60 | <i>S. curtilobum</i> Juz. et Buk. | 11 | 3 | <i>S. curtilobum</i> Juz. et Buk. | 11 | 3 | cur |
| | Итого | 238 | 112 | Итого | 238 | 112 | |

Наибольшее таксономическое разнообразие характерно для боливийских и перуанских образцов выборки. Боливийские образцы включали представителей 9 видов по системе С.М. Букасова (1978) или всех 7 культурных видов по системе Дж. Хокса (1990); перуанские образцы включали представителей 7 или 6 видов, соответственно. Наименьшим таксономическим разнообразием характеризовались чилийские и венесуэльские образцы, включающие представителей только одного вида (рис. 1). Эта неравномерность в концентрации видов в различных регионах (странах) отражает известные данные о географическом распространении культурных видов (Букасов, 1933, 1937, 1978; Горбатенко, 2006; Hawkes, 1990; Nuaman and Spooner, 2002; Spooner et al., 2010).














- | | | |
|--|---|--|
|  <i>S. phureja</i> |  <i>S. stenotomum</i> |  <i>S. chaucha</i> |
|  <i>S. canarense</i> |  <i>S. ajanhuiri</i> |  <i>S. andigenum</i> |
|  <i>S. rybinii</i> |  <i>S. juzepczukii</i> |  <i>S. chilotanum</i> |
|  <i>S. goniocalyx</i> |  <i>S. curtilobum</i> | |

Рисунок 1. Места сбора образцов экспериментальной выборки

Разнообразие местных южно-американских сортов выборки по числу хромосом
В экспериментальную выборку были включены 238 образцов, чьи характеристики (число хромосом и морфологические признаки растений) не

противоречили диагностическим признакам, установленным для вида. У 5 образцов *S. ajanhuiri* отдельные таксономически значимые морфологические признаки не соответствовали указанным в первоописаниях; это было учтено при проведении исследований.

Сформированная выборка включала образцы всех четырех (2х–5х) уровней плоидности, которые известны для культурного картофеля (таб. 1). Все четыре уровня плоидности (2х–5х) выявлены только среди перуанских и боливийских местных сортов. Три уровня плоидности обнаружены у эквадорских (2х–4х) и аргентинских (3х–5х) местных сортов. Колумбийские образцы выборки были представлены диплоидными ($2n=2x=24$) и тетраплоидными ($2n=4x=48$) образцами. Чилийские образцы включали только тетраплоидные местные сорта. Венесуэльские образцы выборки были представлены пентаплоидными местными сортами ($2n=5x=60$). Полученные результаты об изменчивости местных сортов по числу хромосом в разных географических регионах за редким исключением совпадают с литературными данными.

2. Изучение генетического разнообразия и взаимосвязей культурных видов на основе анализа полиморфизма ядерных микросателлитных локусов

Изучение полиморфизма nSSR локусов

У 230 генотипов выборки с использованием 8 nSSR пар праймеров было выявлено 79 различных амплификационных фрагментов, размер которых варьировал от 85 п.н. до 272 п.н. (таб. 2; рис. 2). Аллельный состав микросателлитных локусов определяли по набору индивидуальных фрагментов, амплифицированных парой специфичных праймеров.

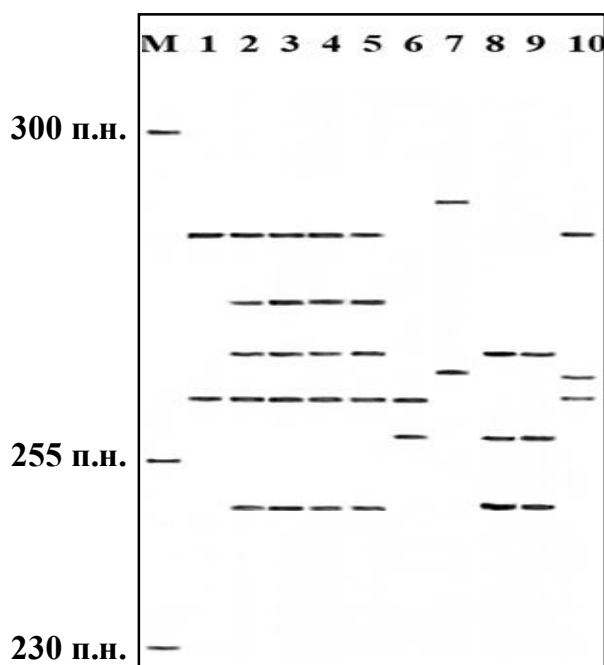


Рисунок 2.

Электрофореграмма фрагментов ДНК, амплифицированных при помощи пары праймеров STM 5127.

М – маркер молекулярного веса «50-350 b.p. IRD 700» фирмы LiCor, 1 - *S. phureja* (сорт Jana phureja), 2, 3, 4, 5 - *S. curtilobum* (сорта: Waca Corota, Choquepito, Laram Ocucuri, Merideña Pintada), 6, 7 - *S. phureja* (Chaucha, k-1678), 8, 9 - *S. juzepczukii* (сорт Huallaju), 10 - *S. chaucha* (сорт Yurac Chaska).

Число аллелей на локус варьировало от 7 (локусы StI032, StI001) до 17 (локус STM1106); при этом среднее число аллелей на локус составило 9.87 (таб. 2). Значения PIC варьировали от 0.56 (локус StI033) до 0.85 (локус STM5127); среднее значение индекса PIC на локус составляло 0.76 (таб. 2).

Таблица 2. Оценка полиморфизма nSSR локусов у 230 генотипов выборки

| № | Локус | Число аллелей | Min размер фрагмента (п.н.) | Max размер фрагмента (п.н.) | PIC | Число редких аллелей на локус |
|------------------|---------|---------------|-----------------------------|-----------------------------|------|-------------------------------|
| 1 | STM5127 | 11 | 230 | 272 | 0.85 | 3 |
| 2 | StI012 | 8 | 164 | 215 | 0.76 | 2 |
| 3 | StI 032 | 7 | 108 | 126 | 0.77 | 0 |
| 4 | StI 033 | 9 | 112 | 136 | 0.56 | 3 |
| 5 | STM1106 | 17 | 127 | 193 | 0.83 | 10 |
| 6 | StI001 | 7 | 176 | 194 | 0.76 | 0 |
| 7 | STG016 | 12 | 118 | 157 | 0.76 | 5 |
| 8 | StI030 | 8 | 85 | 106 | 0.78 | 2 |
| Итого | | 79 | | | | 25 |
| Средние значения | | 9.9 | | | 0.76 | |

В пределах 230 генотипов выборки частота встречаемости различных аллелей варьировала от 0.4% до 98.7%. При этом подавляющее число аллелей встречались с частотой менее 50% (рис. 3). Из 79 выявленных аллелей примерно треть (25) были редкими, т.е. были обнаружены менее чем у 5% образцов (таб. 2, рис. 3). Из 25 редких аллелей 10 были уникальными.

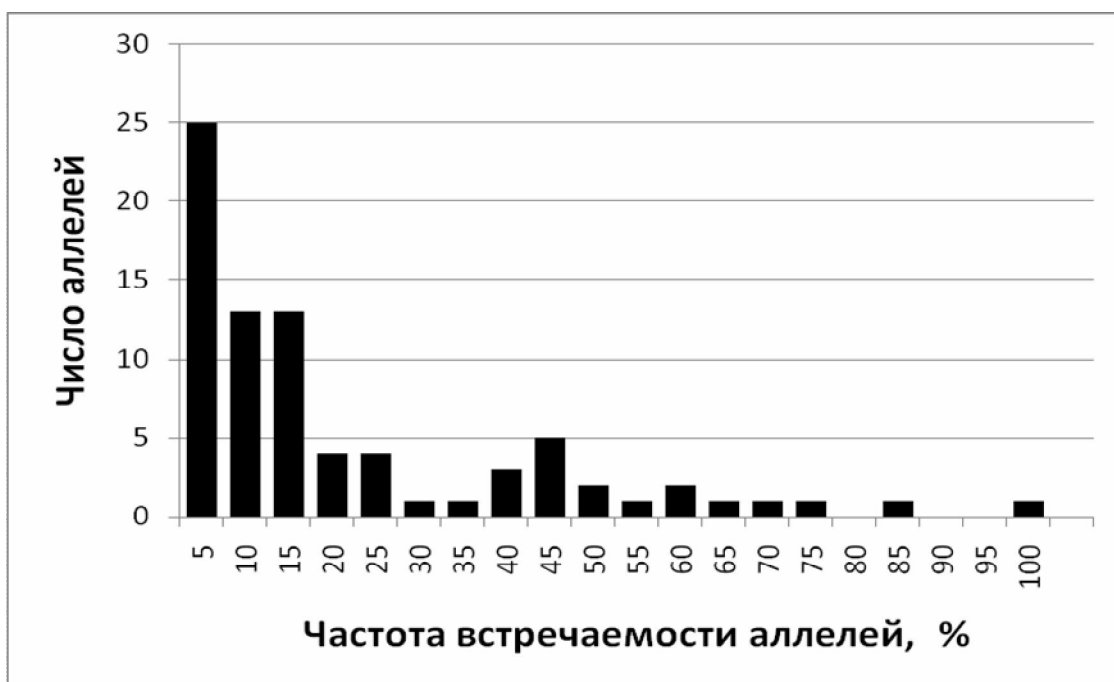


Рисунок 3. Частота встречаемости аллелей 8 nSSR локусов у образцов выборки

Изучение генетического разнообразия культурных видов картофеля по показателям полиморфизма ядерных микросателлитных локусов

Каждый генотип выборки имел уникальный состав nSSR аллелей, что позволило однозначно различить изученные образцы и провести их генотипирование.

Сравнение образцов разных видов показало, что образцы *S. andigenum* имели как наиболее высокие значения индекса PIC, так и наибольшее число аллелей

изученных локусов. Наименьшее число аллелей изученных микросателлитов выявлено у образцов триплоидного вида *S. chaucha* (рис. 4).

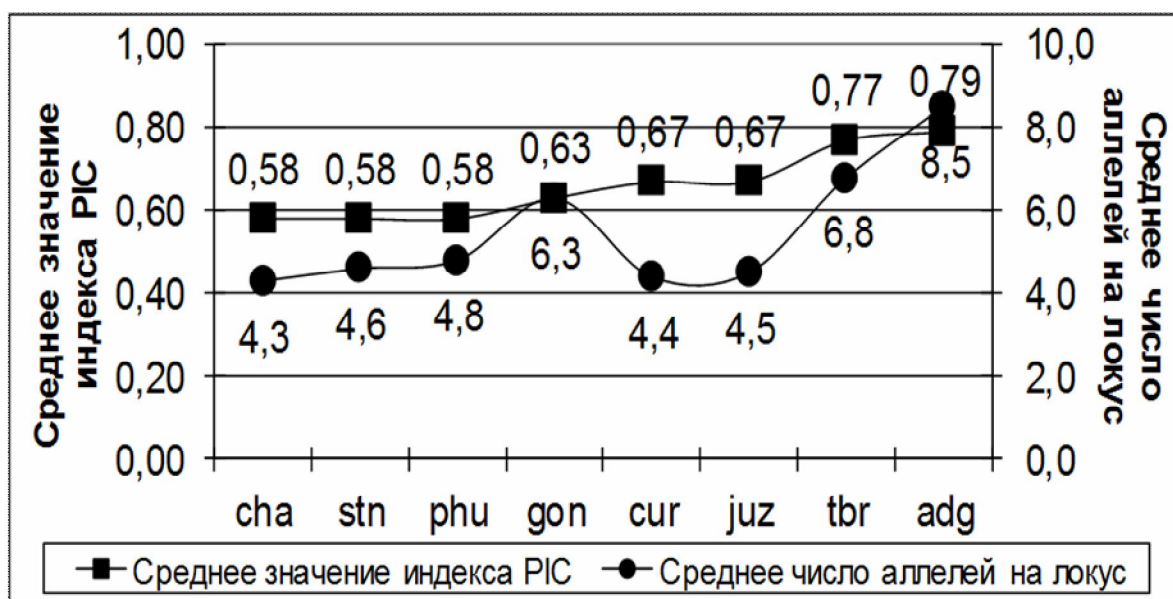


Рисунок 4. Средние значения показателей индекса PIC и числа nSSR аллелей у образцов различных таксонов культурных видов

Не выявлено видоспецифичных аллелей, которые присутствовали бы у всех представителей только одного вида.

Среди 79 аллелей были выявлены три наиболее часто встречаемые (StI033-112, STG0016-136, StI032-123). Из них наиболее распространенной оказалась аллель StI033-112, который встречался фактически у всех образцов (у 227 из 230) всех таксонов, т.е. данный аллель не имели в выборке только три местных сорта.

Среди образцов выборки выявлены генотипы, несущие по несколько редких аллелей. Так, у трех сортов (k-8863, k-7126, k-8859) детектировано по три редких аллеля, а у двух сортов - Huayro Warmi (k-24692) и Paspa Sunchu (k-1774) были выявлены и редкие и уникальные аллели одновременно.

Сравнение изученных показателей полиморфизма у групп, сформированных образцами разных уровней ploidy, показало, что значения индекса PIC выше у полиплоидных сортов, что связано с повышением уровня гетерозиготности изученных локусов. Наиболее многочисленная группа диплоидных образцов имела наименьшее значение индекса PIC. Среднее число аллелей на локус и значение индекса PIC у тетраплоидов значительно превышали соответствующие показатели диплоидных образцов (таб. 3).

Таблица 3. Показатели полиморфизма микросателлитных локусов у четырех групп образцов различного уровня ploidy

| Группы культурных видов | Число образцов | Среднее значение PIC на локус | Среднее число аллелей на локус |
|---------------------------------|----------------|-------------------------------|--------------------------------|
| Диплоидные (phu, stn, gon, ajh) | 103 | 0.59 | 4.7 |
| Триплоидные (cha, juz) | 39 | 0.63 | 4.4 |
| Тетраплоидные (adg, tbr) | 77 | 0.77 | 7.6 |
| Пентаплоидные (cur) | 11 | 0.67 | 4.3 |

Географическое распределение аллелей nSSR локусов у образцов выборки

Проведен учет частоты встречаемости аллелей микросателлитных локусов у образцов из разных стран. Фактически все разнообразие аллелей, выявленных в восьми изученных nSSR локусах, а именно - 73 из 79, было представлено на территории Перу. Несколько аллелей (STM1106_133, STM1106_178, STM1106_187, STM1106_190, StI012_167, STG0016_157) отсутствовали у перуанских образцов и были выявлены у восьми чилийских, одного колумбийского и четырех аргентинских образцов, относящихся к различным культурным видам.

Кроме того, у перуанских местных сортов 7 локусов из 8 изученных имели и максимальное число аллелей (рис. 5). Только для одного локуса (StI 0120) у боливийских сортов число аллелей было выше.

Широкое аллельное разнообразие также было детектировано у образцов, собранных в Боливии (60 из 79), Аргентине (55 из 79), Чили (54 из 79) и Колумбии (52 из 79) (рис. 5).

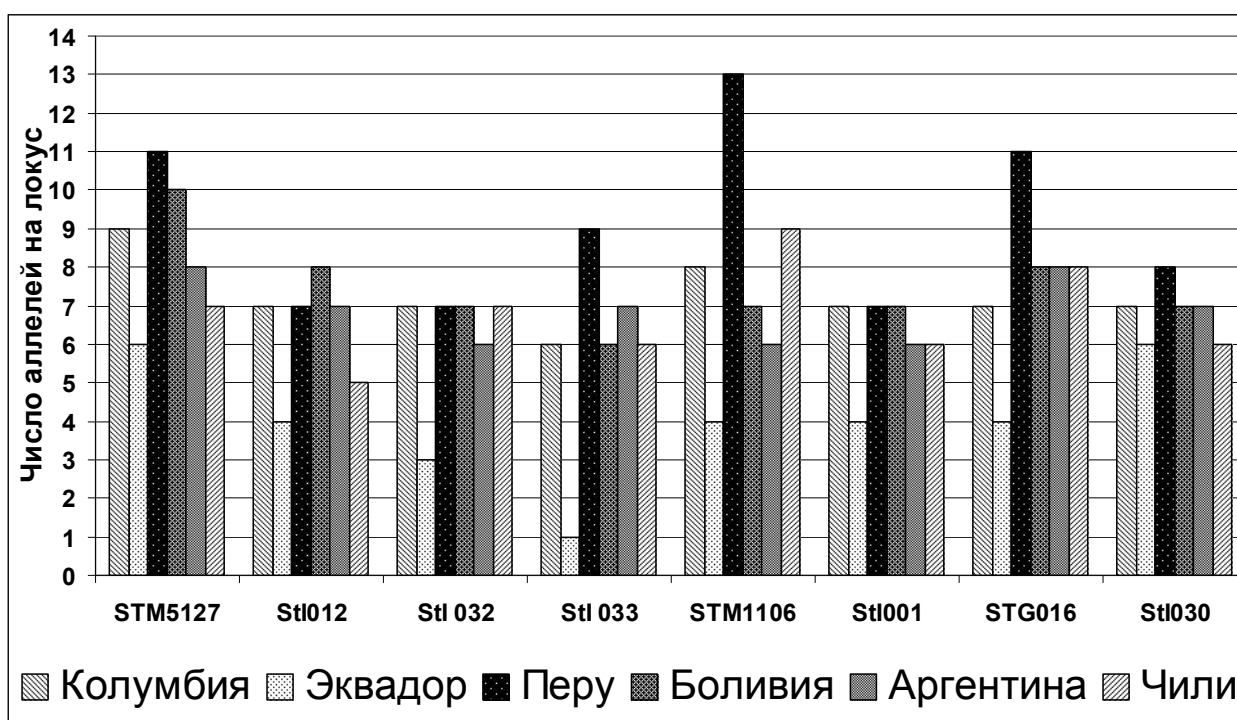


Рисунок 5. Встречаемость аллелей 8 nSSR локусов у образцов выборки, собранных в разных южно-американских странах.

Из 79 аллелей, 15 имели наиболее широкое географическое распространение, то есть встречались у образцов, собранных в семи южно-американских странах. Две аллели - STM1106-187 и STM1106-190 были выявлены только у 24% изученных чилийских местных сортов. Других случаев регион-специфичных аллелей, выявленных среди образцов только одной страны, не обнаружено. В отдельных случаях частота встречаемости аллелей увеличивалась с севера на юг (StI012-182, StI032-108, StI033-118, StI001-188, StI001-191, StI033-130, STG0016-154, StI030-85, StI030-106).

Анализ генетических взаимосвязей культурных видов картофеля

На основе данных о полиморфизме nSSR локусов изучено генетическое сходство видов. Кластерный анализ был проведен в двух вариантах - по средним

частотам встречаемости nSSR аллелей у группы образцов каждого вида и с учетом частот встречаемости аллелей у каждого образца выборки.

Кластерный анализ позволил разделить культурные виды на два основных кластера которые включают: (1) *S. curtilobum* и *S. juzepczukii* и (2) все оставшиеся виды с выделением тетраплоидных видов (*adg*, *tbr*) в отдельный подкластер 2a'. При использовании различных систем классификации характер кластеризации видов принципиально не отличался (рис. 6 А, В).

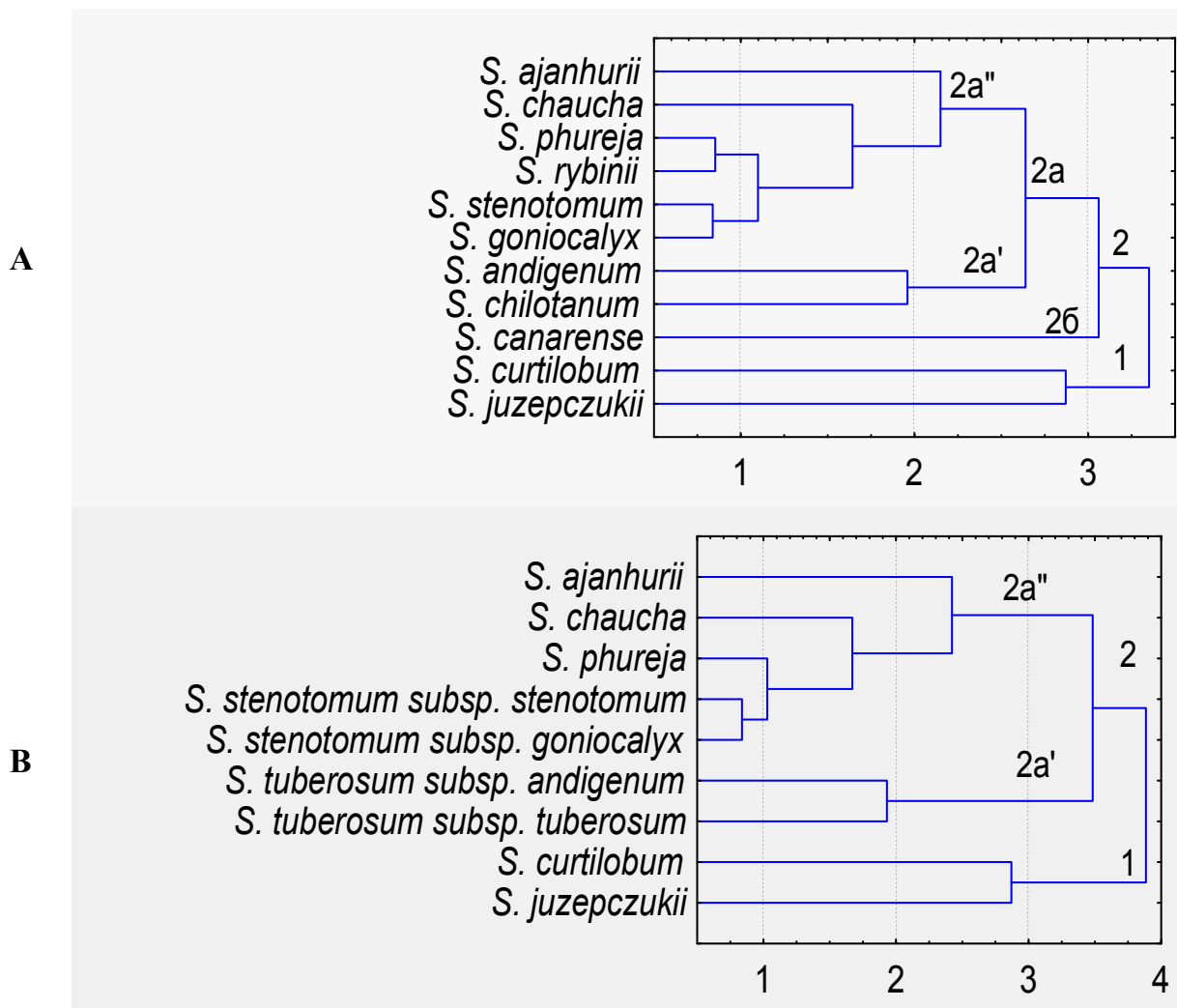


Рисунок 6. Дендрограммы, построенные по данным SSR анализа образцов выборки «А» - названия таксонов указаны по системе Букасова (1978). «В» - названия таксонов указаны по системе Хокса (Hawkes, 1990).

Кроме того, был проведен кластерный анализ с учетом встречаемости аллелей nSSR локусов у каждого образца выборки. Результаты позволили выделить три группы образцов культурных видов.

(1) Только группа «1» получила статистическую поддержку (бутстреп коэффициент 68%). В группу «1» вошли образцы только двух видов - *S. juzepczukii* (кроме одного - k-25011) и *S. curtilobum* (кроме одного - k-13384). Образцы этих видов в группе «1» формируют два отдельных подкластера со значениями бутстреп коэффициентов 58% (для *S. juzepczukii*) и 70% (для *S. curtilobum*) (рис.7).

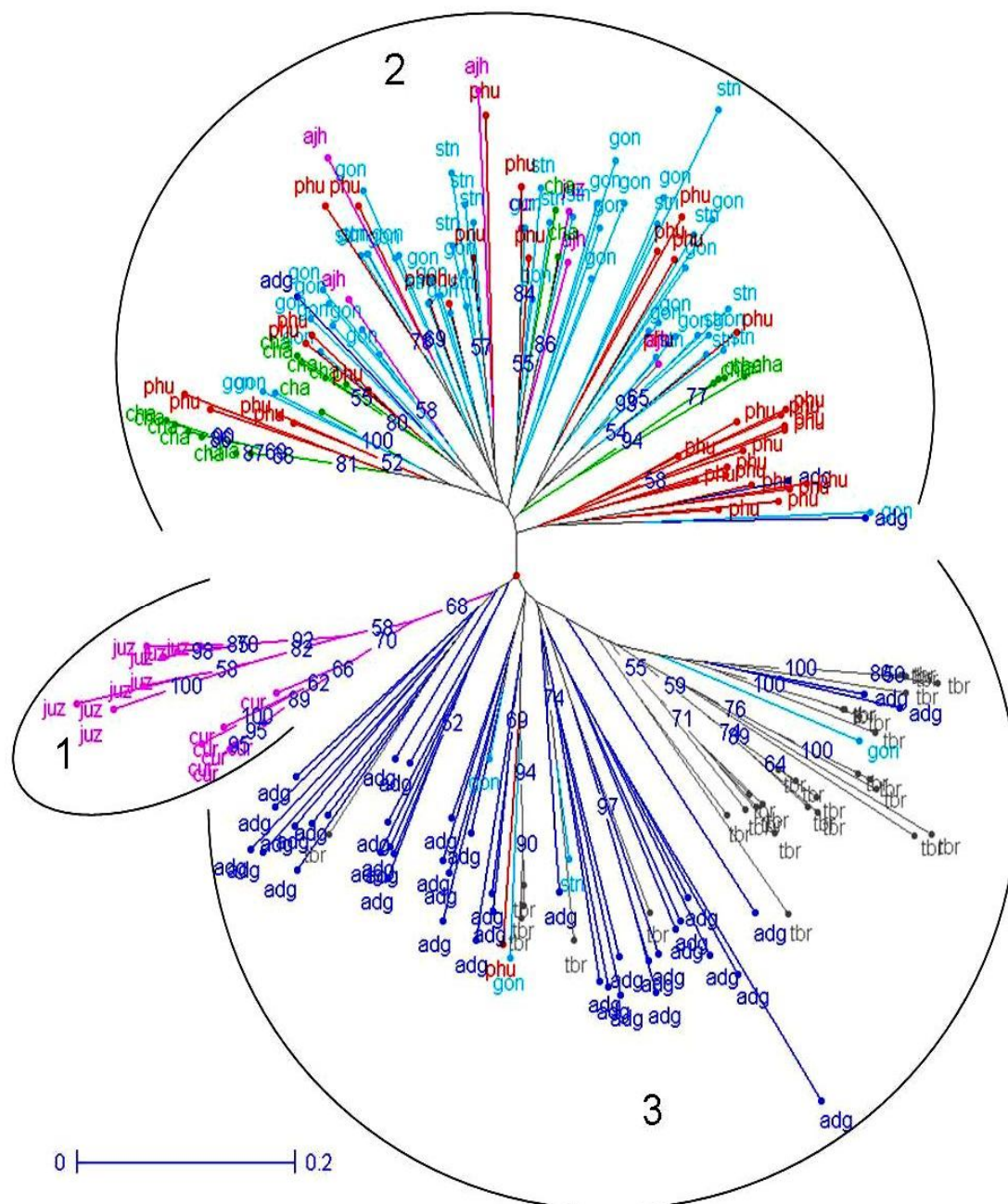


Рисунок 7. Группировка образцов выборки по данным SSR анализа (указаны значения бутстреп-коэффициентов выше 50). Приведены сокращенные названия видов (табл. 1).

(2) Группа «2» включает подавляющее число образцов (96%) всех диплоидных видов: *S. phureja*, *S. ajanhuiri*, *S. stenotomum* (subsp. *stenotomum*, subsp. *goniocalyx*), а также все изученные образцы триплоидного вида *S. chaucha*; представители этих видов смешаны между собой. Следует отметить, что С.М. Букасов (1978) рассматривал *S. chaucha* как триплоидный цитотип диплоида *S. phureja*. В группу «2» также вошли по одному образцу *S. juzepczukii* (к-25011) и *S. curtilobum* (к-13384) и три тетраплоидных андийских образца (adg) (рис. 7).

(3) Группа «3» сформирована тетраплоидами (96% образцов) - чилийскими (tbr) и андийскими (adg) местными сортами. В этой группе можно отметить тенденцию к обособлению образцов чилийского тетраплоидного картофеля (рис. 7). В группу

«3» попали единичные образцы диплоидных видов: один образец *S. phureja* и три образца *S. stenotomum*.

В каждой из трех групп (1-3) можно выделить небольшие группировки генетически сходных образцов, относящиеся к одному таксону. Так, в группе «1» образцы *S. juzepczukii* формируют: (а) первый подкластер (бутстреп 92%), объединяющий фактически все образцы, собранные на широте от -11.82° до -16.9° (за исключением одного образца k-25021) и (б) второй подкластер (бутстреп 82%), включающий все образцы, собранные в регионах, расположенных дальше от экватора - на широте от -17.67° до -22.2° .

В группах «2» и «3» статистическую поддержку имеют небольшие группировки, объединяющие вместе от 2 до 5 образцов, не связанных общей географической приуроченностью.

2. Изучение фенотипического разнообразия культурных видов на основе анализа комплекса морфологических признаков образцов выборки

Структуру фенотипического разнообразия сформированной выборки изучали с использованием методов многомерной статистики. Кластерный анализ, выполненный по усредненным для видов характеристикам по всей совокупности изученных морфологических признаков, разделил виды на два основных кластера: (1) первый объединил *S. curtilobum* и *S. juzepczukii*; (2) второй включил все оставшиеся виды с выделением тетраплоидов (tbr, adg) в отдельный подкластер 2a'. При использовании различных систем классификации видов характер кластеризации принципиально не отличался (рис. 8 А, В).

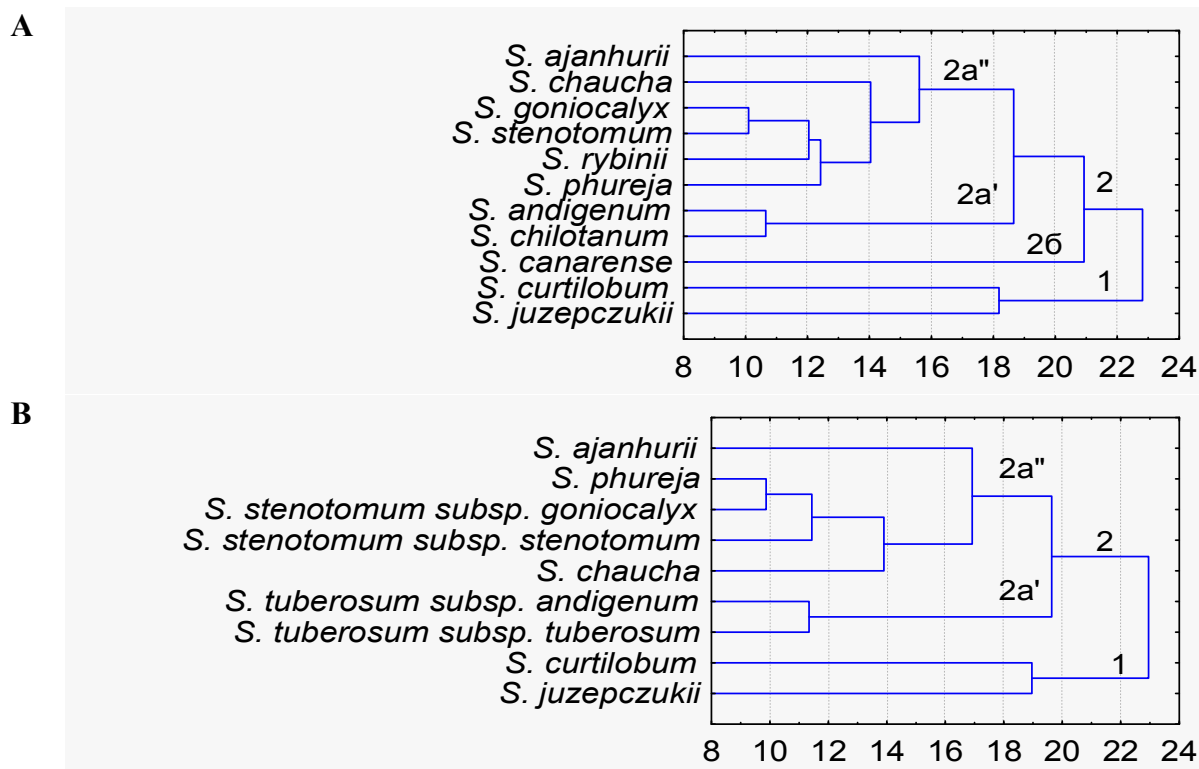


Рисунок 8. Дендрограммы, построенные по средним значениям морфологических признаков. «А» - названия таксонов указаны по системе Букасова (1978). «В» - названия таксонов указаны по системе Хокса (Hawkes, 1990).

Для изучения структуры фенотипического разнообразия образцов полевой коллекции был также проведен факторный анализ с использованием усредненных для каждого образца значений морфологических признаков. В координатах факторов 1 и 2 из всей совокупности представителей культурных видов выделяются две группы образцов: *S. juzepczukii* (12 из 13 образцов этого вида) и *S. curtilobum* (10 из 11 образцов) (рис. 9).

Образцы остальных видов смешаны и среди них не удастся выделить ни один из таксонов, что указывает на сложность дифференциации этих видов по комплексу морфологических признаков. В этой совокупности образцов также не удастся разделить диплоидные (phu, rub, canarense, stn, gon), триплоидные (cha) и тетраплоидные (adg и tbr) виды (рис. 9).

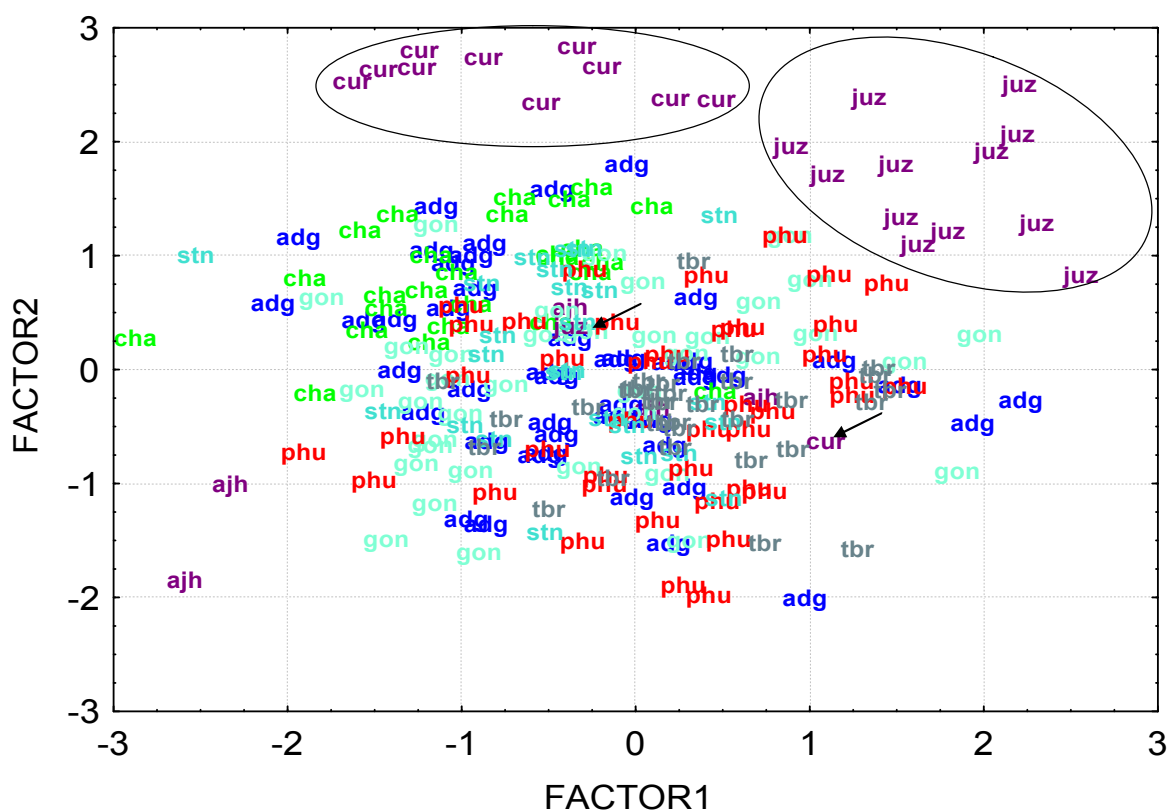


Рисунок 9. Структура фенотипического разнообразия выборки образцов полевой коллекции по результатам факторного анализа. Приведены сокращенные названия видов (табл. 1). Стрелки указывают на 1 образец *S. juzepczukii* k-25011 и 1 образец *S. curtilobum* k-13384, которые не попали в кластер 1, построенный по данным SSR анализа.

Таким образом, результаты кластерного и факторного анализов, выполненные по данным изучения морфологических признаков, сходны с характером дифференциации выборки, выявленном в SSR анализе. Анализируемая выборка разделяется на две изолированные группы образцов двух видов - *S. juzepczukii* и *S. curtilobum* и третью группу, объединяющую представителей фенотипически и генетически более сходных видов (диплоидные, тетраплоидные виды и триплоид *S. chaucha*).

Часть морфологических признаков, характеризующихся наибольшими факторными нагрузками, позволяет различать отдельные культурные виды.

Примеры признаков, отличающие растения *S. juzepczukii* и *S. curtilobum* от образцов других культурных видов приведены на рисунке 10. Так, для *S. juzepczukii* к таким признакам относятся: длина терминальной доли листа, число промежуточных долей листа, индекс латеральной доли листа, а для *S. curtilobum* - длина черешка листа. Средние значения этих признаков у образцов указанных видов достоверно (согласно критерию Тьюки) отличались от средних значений соответствующих признаков у других культурных видов. длина черешка листа.

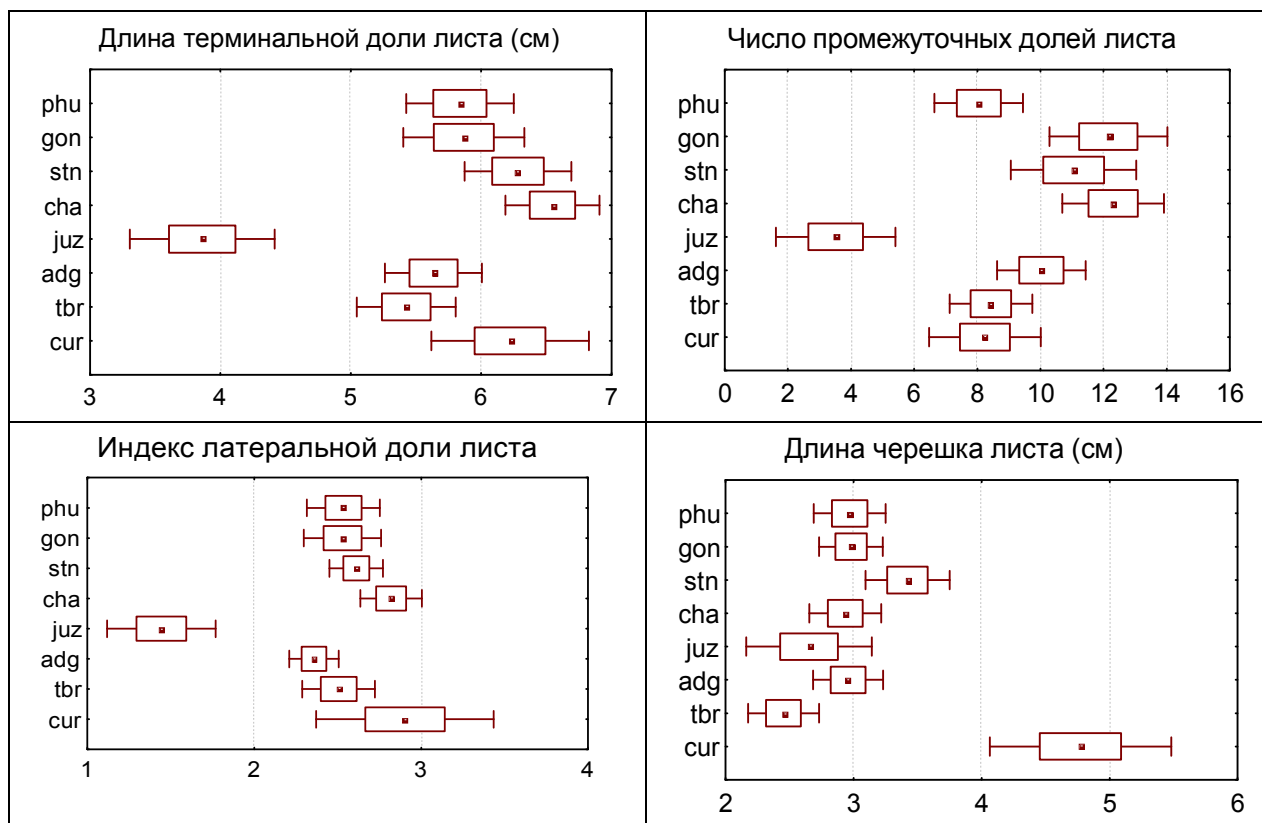


Рисунок 10. Примеры изменчивости морфологических признаков у образцов культурных видов; приведены средние арифметические значения, стандартные ошибки средних и доверительный 95%-ный интервал. Приведены сокращенные названия видов (табл. 1).

3. Результаты изучения гербарных образцов по комплексу морфологических признаков

В первой половине XX века гербарии WIR и LE пополнились оригинальной коллекцией культурных видов картофеля. Данная коллекция послужила первичным материалом, на основе которого были описаны новые таксоны культурных видов картофеля (Юзепчук, Букасов, 1929; Букасов, 1933; Букасов, 1936; 1937; Лехнович, 1971).

В процессе работы над диссертацией проведена лектотипификация для 4 таксонов видового ранга: *S. chaucha* Juz. et Buk., *S. curtilobum* Juz. et Buk., *S. mamilliferum* Juz. et Buk., *S. tenuifilamentum* Juz. et Buk. и для 66 таксонов внутривидового ранга (подвиды, разновидности, формы) *S. andigenum* Juz. et Buk. и *S. tuberosum* L. (Овчинникова и др., 2009; Ovchinnikova et al., 2011; <http://www.vir.nw.ru/herbar/types/bukasov.php>).

112 гербарных образцов, использованные в работе, относятся к 16 культурным видам по системе С.М. Букасова (Букасов, 1978) или ко всем 7 культурным видам по системе Дж. Хокса (Hawkes, 1990) (таб. 1). Этот гербарий послужил материалом для морфологической характеристики группы культурных видов, а также для сопоставления полученных данных с результатами оценки фенотипической изменчивости образцов полевой коллекции. На материале этих гербарных образцов проведено изучение 29 морфологических признаков растений, главным образом, указанных в первоописаниях видов.

По результатам факторного анализа гербарного материала в координатах факторов 1 и 2 можно выделить группы, объединяющие представителей следующих видов: *S. ajanhuiri* (13 из 17 образцов) и две малочисленные группы образцов *S. juzepczukii* (2 из 2), *S. curtilobum* (3 из 3 образцов) (рис. 11).

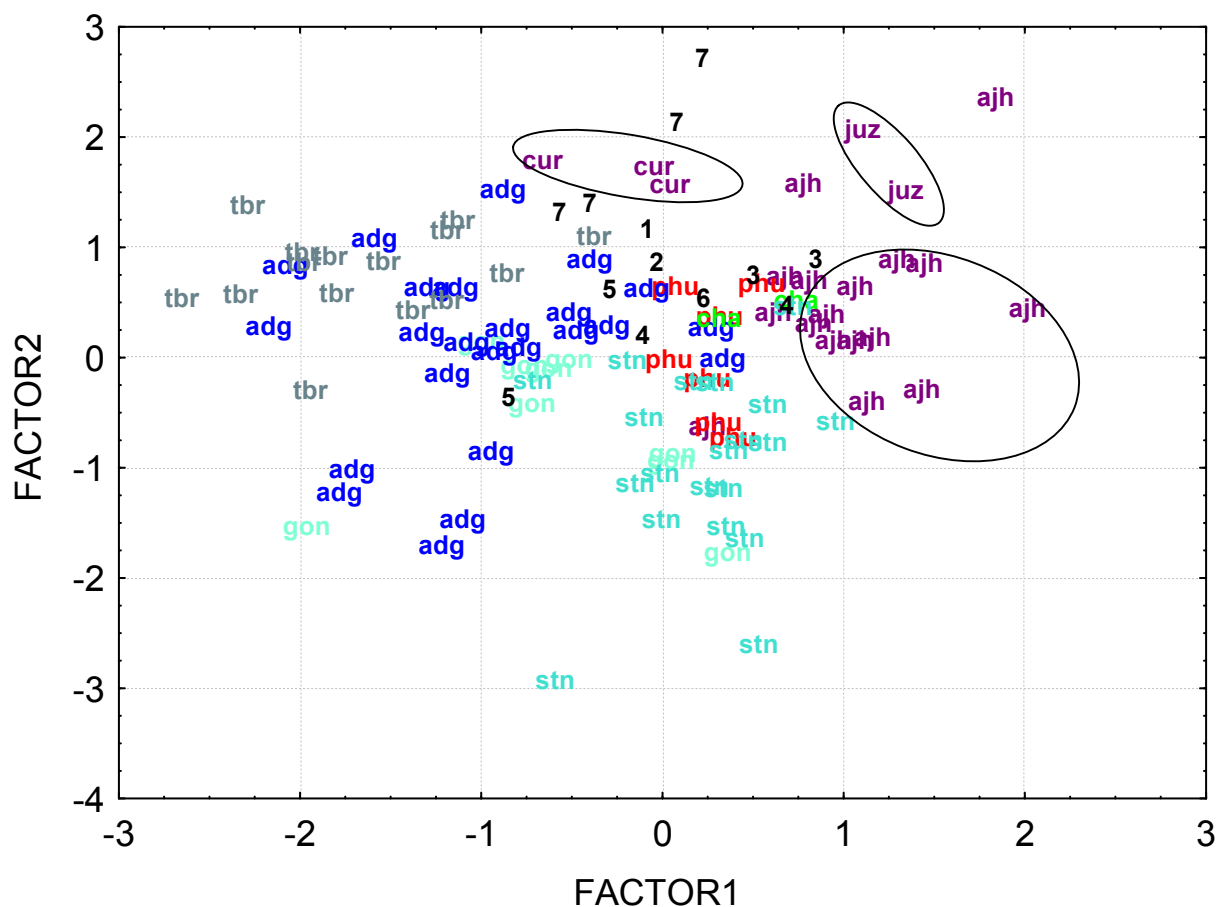


Рисунок 11. Структура фенотипического разнообразия в пространстве двух первых главных компонент по результатам факторного анализа морфологических признаков гербарных образцов. Первые два фактора объясняют 28% фенотипической вариабельности. Приведены сокращенные названия видов (табл. 1); цифрами обозначены следующие виды: 1- *S. canarense*, 2- *S. kesselbrenneri*, 3- *S. boyacense*, 4- *S. tenuifilamentum*, 5- *S. tamilliferum*, 6- *S. cuencanum*, 7- *S. rybinii* (Букасов, 1978).

По результатам факторного анализа гербарного материала также можно выявить тенденцию к отделению образцов тетраплоидных видов (tbr, adg) от совокупности видов других уровней ploidy.

Необходимо отметить различия в характере дифференциации образцов *S. ajanhuiri* при изучении гербарного материала (рис. 11) и образцов полевой

коллекции (рис. 9). Однозначное заключение об обособленности *S. ajanhuiri* в выборке образцов полевой коллекции сделать сложно, что можно объяснить проблемами в идентификации образцов этого вида, а также их небольшим количеством ($n=5$).

Оценка таксономической значимости морфологических признаков была проведена с использованием как гербарного материала, так и образцов полевой коллекции. Результаты изучения гербарных образцов позволили подтвердить таксономическую значимость ряда морфологических признаков. Так, для *S. juzepczukii* и для *S. curtilobum* подтверждена таксономическая ценность признака «высокое положение места сочленения цветоноса и цветоножки» (выше $1/3$ длины цветоноса). Данный признак для *S. juzepczukii* указан в первоописании, а для *S. curtilobum* был выделен Доддсом (Dodds, 1962) и Хоксом (Hawkes, 1963). Для *S. curtilobum* была подтверждена таксономическая значимость признака «длинный черешок листовой пластинки», не указанного в протоколах и проанализированной нами литературе, но выявленного в данной работе и при изучении образцов полевой коллекции.

5. Таксономический анализ группы культурных видов картофеля

Таксономический анализ исследованной группы проведён на основе литературных данных по систематике, географическим и морфологическим особенностям исследованных видов и генетическому разнообразию культурных видов картофеля, а также на основании результатов собственных исследований.

Юзепчук и Букасов (1929) предложили первую таксономическую обработку этой группы. Отечественные систематики разделили культурные виды на три группы, которым присваивались различные надвидовые ранги (подсекции, серии): (1) *S. juzepczukii* Buk. и *S. curtilobum* Juz. et Buk.; (2) чилийский тетраплоидный картофель; (3) остальные андийские виды трех уровней ploидности (2x-, 3x, 4x); число видов, входящих в последнюю группу варьировало в зависимости от понимания авторами объёма видов (Лехнович, 1971; Букасов, 1978; Горбатенко, 2006). Такое разделение культурных видов основано на гипотезе С.М. Букасова (1955; 1978) о разных дикорастущих предках этих трех групп, а также на географических и морфологических особенностях видов.

В других системах объём большинства культурных видов укрупнен, а таксономическое разнообразие видов рассматривается в рамках единой группы. Так, Хокс (Hawkes, 1990) выделял 7 видов, а Очоа (Ochoa, 1999) – 9; оба автора включали все культурные виды в серию *Tuberosa* Rudb. вместе с близкородственными дикорастущими видами.

Доддс (Dodds, 1962) выделил наименьшее число культурных видов – 3, из них два монотипных - *S. juzepczukii*, *S. curtilobum* и один политипный - *S. tuberosum*, в составе которого рассматривал пять групп трех уровней ploидности (2x – 4x), которые, по его мнению, трудно различить на основании морфологических признаков. Сложность дифференциации андийских диплоидных, тетраплоидных и триплоидных (кроме *S. juzepczukii*) видов, традиционно выращиваемых на одних и тех же полях южно-американскими фермерами, объясняется отсутствием барьеров нескрещиваемости (Dodds, 1962; Dodds, Rahman, 1962). В более поздних работах показано, что диплоидные культурные виды, для которых характерно перекрестное опыление, легко скрещиваются между собой, формируя фертильные гибриды (Johns and Keen, 1986; Johns et al., 1987). Гибридизация между видами

разных уровней ploидности (4x x 2x), (4x x 3x, при формировании нередуцированных гамет) также происходит как в искусственных, так и в естественных условиях (Glendinning, 1969; Jackson et al., 1977; 1978; 1980; Schmiediche et al., 1980; 1982; Haynes et al., 1995; Quiros et al., 1990; 1992; Zimmerer et al., 1991).

Полученные в ходе настоящего исследования оригинальные данные о генетической и фенотипической структуре группы культурных видов согласуются между собой и дополняют современные представления о дифференциации этой группы (Huama'n, Spooner, 2002; Ghislain et al., 2006; Spooner et al. 2007; Rodri'guez et al. 2010; Gavrilenko et al. 2010; Hoekstra et al. 2011).

По данным SSR анализа и изучения морфологических признаков, полученным в настоящей работе, анализируемая выборка образцов полевой коллекции разделяется на три группы: две группы, включающие представителей двух видов - *S. juzepczukii* и *S. curtilobum*, и третью группу, объединяющую представителей фенотипически и генетически более сходных видов (диплоидные, тетраплоидные виды и триплоид *S. chaucha*). Эти результаты согласуются с системой Доддса (Dodds, 1962). Наши данные не противоречат и результатам недавней работы Hoekstra et al. (2011), в которой не удалось выделить ни один из пяти таксонов диплоидных и тетраплоидных культурных видов (*S. phureja*, *S. stenotomum* subsp. *stenotomum*, *S. stenotomum* subsp. *goniocalyx*, *S. tuberosum* subsp. *andigena*, *S. tuberosum* subsp. *tuberosum*) по результатам изучения 454 образцов из коллекции CGN (Нидерланды), протестированных 768 SNPs (Single Nucleotide Polymorphism).

Факторный анализ морфологических признаков выборки гербарных образцов позволил нам выделить группы образцов трех видов: *S. juzepczukii*, *S. curtilobum*, *S. ajanhuiri* и четвертую группу, включающую образцы остальных видов. Эти данные согласуются с анализом выборки полевых образцов, за исключением выделения *S. ajanhuiri*.

В SSR анализе 742 образцов из коллекции CIP (Перу), выполненном с использованием 50 nSSR маркеров, статистическую поддержку получил кластер, объединяющий образцы трех генетически близких видов: *S. juzepczukii*, *S. curtilobum*, *S. ahanhuiri*; образцы остальных видов разделились на две большие группы, включающие большинство образцов диплоидных видов и триплоида *S. chaucha* и большинство образцов тетраплоидных видов (Spooner et al. 2007), что также согласуется с нашими результатами анализа гербарного материала.

Обобщение и анализ всех накопленных литературных данных о дифференциации группы культурных видов позволили предложить современную систему этой группы. Данная группа, по мнению ряда авторов (Spooner, Gavrilenko, Jansky, Ovchinnikova, Krylova, Knapp, Simon, 2010; Ovchinnikova, Krylova, Gavrilenko, Smekalova, Zhuk, Knapp, Spooner, 2011) включает 4 вида: три монотипные (*S. juzepczukii* Buk., *S. curtilobum* Juz. et Buk., *S. ahanhuiri* Juz. et Buk.) и один политипный (*S. tuberosum* s.l.) в составе подсекции *Potatoe* G. Don. секции *Petota* Dumort. Политипный вид *S. tuberosum* s.l. состоит из двух групп: *S. tuberosum Andigenum* Group (включает диплоидные, кроме *S. ajanhuiri*, триплоидные, кроме *S. juzepczukii* и тетраплоидные андийские картофели) и *S. tuberosum Chilotanum* Group, в которую включены чилийские тетраплоидные картофели (ICBNCP, 2009).

Вид *S. tuberosum* s.l., представляющий собой сложный полиплоидный комплекс (2x-3x-4x), имеет наиболее широкий ареал, при этом представители *S. tuberosum Andigenum* Group распространены в центральной и северной частях ареала, охватывающих территорию от западной Венесуэлы до Северной Аргентины, а представители *S. tuberosum Chilotanum* Group - в южной его части, ограниченной территорией современного Чили и прибрежными островами (Чилое, Архипелаг Чонос) (Spooner, Gavrilenko, Jansky, Ovchinnikova, Krylova, Knapp, Simon, 2010).

Выводы

1. Дана характеристика 238 образцам, отобранным из полевой коллекции культурных видов картофеля ВИР, которые охарактеризованы по числу хромосом, морфологическим признакам и географической приуроченности.

2. Показан высокий уровень полиморфизма изученных 8 ядерных микросателлитных локусов; у 230 образцов выборки выявлено 79 аллелей; среднее число аллелей на локус составило 9.9, среднее значение индекса PIC - 0.76. В зависимости от локуса число аллелей варьирует от 7 до 17, значения индекса PIC - от 0.56 до 0.85. 25 аллелей относятся к редким, 10 - являются уникальными.

3. Каждый генотип выборки характеризуется уникальным спектром амплифицированных фрагментов.

4. Уровень полиморфизма изученных nSSR локусов у тетраплоидных образцов выборки существенно превышает соответствующие показатели у диплоидных местных сортов; при этом андийские тетраплоидные сорта имеют наиболее высокие показатели полиморфизма микросателлитных локусов. Не выявлено видоспецифичных аллелей.

5. Наиболее высокий уровень генетического разнообразия выявлен у образцов, собранных в Перу и Боливии, как по уровню пloidности, так и по числу аллелей изученных микросателлитных локусов.

6. С использованием результатов SSR анализа выборка дифференцирована на три группы: (1) *S. juzepczukii* и *S. curtilobum*, которые формируют два отдельных подкластера; только эта группа получила статистическую поддержку; (2) смешанные образцы всех диплоидных видов и триплоидного вида *S. chaucha*; (3) тетраплоидные виды.

7. Результаты изучения разнообразия морфологических признаков образцов полевой коллекции подтверждают установленную в SSR анализе обособленность двух видов *S. juzepczukii* и *S. curtilobum* от группы, объединяющей представителей фенотипически и генетически более сходных диплоидных и тетраплоидных видов и триплоида *S. chaucha*. Структура генетического и фенотипического разнообразия образцов выборки согласуется между собой.

8. Факторный анализ морфологических признаков аутентичных гербарных образцов позволяет выделить группы образцов трех видов: *S. juzepczukii*, *S. curtilobum*, а также *S. ajanhuiri* и группу смешанных образцов остальных культурных видов; выявлена тенденция к отделению образцов тетраплоидных видов.

9. Исследованное разнообразие культурных видов картофеля может быть отнесено к 4 видам, три из которых монотипные (*S. juzepczukii* Buk., *S. curtilobum* Juz. et Buk., *S. ajanhuiri* Juz. et Buk.) и один политипный - *S. tuberosum* s.l., что согласуется с результатами таксономических обработок этой группы, проведенными другими авторами (Dodds, 1962; Spooner et al., 2010).

Список работ, опубликованных по теме диссертации.

Статьи в ведущих рецензируемых научных журналах ВАК РФ

1. **Овчинникова А.Б.**, Крылова Е.А., Дорощев В.И., Смекалова Т.Н., Чухина И.Г., Гавриленко Т.А. Типовые образцы культурных видов секции *Petota* Dumort. рода *Solanum* L., хранящихся в гербариях Всероссийского научно – исследовательского института растениеводства им. Н.И. Вавилова РАСХН (ВИР) и Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (ЛЕ) // Бот. журн., 2009. – Т.94, № 4. - С. 581-587.
2. Gavrilenko T., Antonova O., **Ovchinnikova A.**, Novikova L., Krylova E., Mironenko N., Pendinen G., Islamshina A., Shvachko N., Kiru S., Kostina L., Afanasenko O., Spooner D. A microsatellite and morphological assessment of the Russian National cultivated potato collection // Genetic Resources and Crop Evolution. – 2010. – V. 57. - P. 1151–1164.
3. Spooner D., Gavrilenko T., Jansky S., **Ovchinnikova A.**, Krylova E., Knapp S., Simon R. Ecogeography of ploidy variation in cultivated potato (*Solanum* sect. *Petota*) // American Journal of Botany. – 2010. – V. 97, №12. – P. 2049-2060.
4. **Ovchinnikova A.**, Krylova E., Gavrilenko T., Smekalova T., Zhuk M., Knapp S. and Spooner D. Taxonomy of cultivated potatoes (*Solanum* section *Petota*: *Solanaceae*) // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2011. – V. 165. - P. 107–155.

Публикации, не входящих в перечень ВАК РФ

1. **Овчинникова А.Б.**, Антонова О. Ю., Новикова Л. Ю., Багмет Л.В., Крылова Е. А., Смекалова Т.Н., Гавриленко Т.А. Исследование меж- и внутривидового генетического разнообразия триплоидных культурных видов картофеля в зависимости от их географического происхождения // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. – С.-Петербург, 2009. - Т.166. – С. 424-429.
2. Гавриленко Т.А., **Овчинникова А.Б.**, Новикова Л.Ю., Крылова Е.А., Мироненко Н.В., Пендинен Г.И., Швачко Н.А., Исламшина А., Киру С.Д., Костина Л.И., Спунер Д. Изучение генетического разнообразия культурных и родственных диких видов картофеля из коллекции ВИР им. Н.И.Вавилова на основе анализа полиморфизма микросателлитных последовательностей ядерной ДНК и анализа изменчивости морфологических признаков // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. – С.-Петербург, 2009. - Т.166. – С.372-375.
3. Гавриленко Т.А., Антонова О.Ю., **Овчинникова А.Б.**, Новикова Л.Ю., Крылова Е.А., Мироненко Н.В., Швачко Н.А., Исламшина А., Федорина Я.В., Киру С.Д., Костина Л.И., Спунер Д. Изучение генетического разнообразия культурных и родственных диких видов картофеля из коллекции ВИР им.Н.И.Вавилова на основе анализа полиморфизма микросателлитных последовательностей ядерной ДНК и анализа изменчивости морфологических признаков // Матер. V Съезда ВОГиС (21-27 июня, 2009, Москва). – Москва, 2009. - С. 201.
4. Gavrilenko T., Antonova O., **Ovchinnikova A.**, Novikova L., Krilova E., Mironenko N., Pendinen G., Smekalova T., Islamshina A., Shvachko N., Kiru S., Kostina L., Afanasenko O., Spooner D. A Microsatellite and Morphological Assessment of the Russian National Potato Collection // Abstract Book of American Society of Plant Taxonomists (ASPT), 2009, August 23-29, Snowbird, Utah, US. – 2009. - P. 160.
5. Knapp S., **Ovchinnikova A.**, Krylova E., Gavrilenko T., Smekalova T., Dorofeyev V., Zhuk M., Spooner D. Taxonomy of cultivated potatoes (*Solanum* section *Petota*: *Solanaceae*) // Abstract Book of Internat. Conference Botany, 2010, July 31–August 4, Rhode Island - 2010.
6. Gavrilenko T., Antonova O., **Ovchinnikova A.**, Novikova L., Krylova E., Mironenko N., Pendinen G., Islamshina A., Shvachko N., Kiru S., Kostina L., Afanasenko O., Spooner D. A microsatellite and morphological assessment of the VIR cultivated potato collection // Abstract Book of the 18th Triennial Conference of the European Association for Potato Research, 2001, July 24-29, Oulu, Finland. – 2011. – P. 85.