



Rendiconti
Accademia Nazionale delle Scienze detta dei XL
*Memorie e Rendiconti di Chimica, Fisica,
Matematica e Scienze Naturali*
141° (2023), Vol. IV, fasc. 3, pp. 433-439
ISSN 0392-4130 • ISBN 978-88-98075-58-4

Miglioramento genetico e biotecnologie applicate alla patata: recenti progressi e sfide future

RICCARDO AVERSANO

Dipartimento di Agraria, Università degli Studi di Napoli Federico II
E.mail: raversan@unina.it

Abstract – Native to the New World and introduced to Europe in the 16th century, the potato has played a crucial role in addressing food crises and is now the leading non-cereal crop globally, vital for human nutrition. With over 5,000 varieties, potatoes exhibit a diverse range of shapes, colors, uses, and nutritional and agronomic qualities. This diversity has been achieved through a century of genetic improvement, leveraging both the species' inherent genetic traits and the extensive genetic resources of wild South American relatives. In Italy, potato genetic improvement began in the 1930s and gained momentum in the 1980s, leading to significant advancements in agricultural genetics. Breeding programs have primarily focused on enhancing productivity, nutritional quality, and disease resistance. While traditional breeding methods can take 7-10 years to introgress traits from wild species, chromosomal engineering and molecular biology offer the potential to expedite these developments. Genome editing, in particular, holds great promise for creating more sustainable and climate-resilient potato varieties.

Keywords: *Solanum tuberosum*, wild *Solanum* species, *Solanum commersonii*, breeding, genome editing

Riassunto – Originaria del Nuovo Mondo e introdotta in Europa nel Cinquecento, la patata ha avuto un impatto significativo nella risoluzione delle crisi alimentari. Oggi è la principale coltura non cerealicola del mondo, essenziale per l'alimentazione umana. Esistono oltre 5.000 varietà di patata, diverse per forma, colore, uso, e qualità nutrizionali ed agronomiche. Questa ricchezza deriva da un secolo di miglioramento genetico, sfruttando le predisposizioni genetiche della specie e il vasto patrimonio genetico delle specie selvatiche sudamericane. In Italia, il miglioramento genetico iniziò negli anni '30 e ha visto un intensificarsi dell'interesse dagli anni '80, con progressi significativi nella genetica agraria. I programmi si sono concentrati su produttività, qualità nutrizionale e resistenza alle malattie. Le tecniche tradizionali richiedono 7-10 anni per incorporare caratteri dalle specie selvatiche, ma l'ingegneria cromosomica e la biologia molecolare promettono di accelerare questo processo. L'*editing* genomico rappresenta una frontiera promettente per lo sviluppo di varietà più sostenibili e resilienti ai cambiamenti climatici.

Parole chiave: *Solanum tuberosum*, specie selvatiche, *Solanum commersonii*, miglioramento genetico, editing del genoma

Importanza economica e sociale della patata

La patata (*Solanum tuberosum* L.) è uno degli alimenti base per milioni di persone in tutto il mondo e riveste un ruolo di primo piano nel mercato alimentare internazionale [1]. La sua capacità di crescere in diversi climi e suoli la rende una coltura fondamentale per la sicurezza alimentare globale, specie nelle regioni con risorse limitate o con condizioni climatiche avverse [2]. Essa non solo offre una ricca fonte di vitamine, minerali e carboidrati, ma contribuisce anche in maniera sostanziale all'economia rurale, supportando la sussistenza di milioni di piccoli produttori. Oltre al suo valore nutritivo, la patata ha una profonda influenza culturale, essendo integrata in un'ampia varietà di piatti tradizionali e celebrata attraverso festival e tradizioni locali. Questo elemento trasforma la patata non solo in un semplice alimento, ma in un vero e proprio pilastro di comunità, economia e cultura in diverse parti del mondo.

La produzione mondiale di patate supera annualmente i 375 milioni di tonnellate, con una distribuzione che abbraccia oltre 100 paesi [2]. La Cina è il maggiore produttore mondiale con circa 95,5 milioni di tonnellate, seguita dall'India con 56 milioni di tonnellate. In Europa, i principali paesi produttori includono la Germania, la Francia, i Paesi Bassi, il Regno Unito e il Belgio, mentre l'Italia, nonostante un valore di produzione che supera i 425 milioni di euro, si trova al di sotto dei principali produttori, con una produzione di circa 2,3 milioni di tonnellate su un'area coltivata di 47.000 ettari. Nonostante l'importanza economica della patata in Italia, il settore affronta sfide significative, come la dipendenza dalle importazioni di tubero-seme e una frammentazione produttiva. Tali fattori evidenziano l'urgente necessità di sviluppare una produzione nazionale di seme e di creare nuove varietà adattate alle condizioni locali, resistenti alle malattie e agli stress ambientali. L'applicazione di tecniche genetiche sia tradizionali che avanzate, insieme a un approccio integrato che coinvolge ricerca scientifica, tecnologia e pratiche agricole, può portare allo sviluppo di varietà con rendimenti superiori e accresciuta sostenibilità. La complessa struttura genetica della patata rende, tuttavia, particolarmente difficili le strategie di miglioramento genetico (*breeding*).

Genetica e miglioramento genetico tradizionale della patata

La patata comune è una specie tetraploide a 48 cromosomi ($2n=4x=48$), possiede, cioè, quattro copie di ogni gene. Questo rende la genetica più complessa ri-

spetto alle piante diploidi, perché ogni carattere può essere influenzato da cinque diverse combinazioni di alleli (AAAA, AAAa, AAaa, Aaaa, aaaa) [3]. La complessità del quadro genetico è accentuata dal fenomeno della segregazione cromatidica, che avviene durante la seconda divisione meiotica. In questo processo, due cromatidi fratelli possono finire nello stesso gamete; tale evento è particolarmente frequente in presenza di quadrivalenti, ovvero quattro cromosomi omologhi che si appaiano durante la meiosi, e di crossing over tra un locus genico e il centromero. Questi eventi introducono un ulteriore livello di variabilità genetica, complicando l'analisi dei caratteri ereditari [4]. Questi, come la produzione di tuberi, la resistenza e il contenuto di amido, sono controllati da numerosi geni con effetti non additivi [5] e la loro espressione fenotipica è fortemente influenzata dall'ambiente [6]. Vi sono altri due importanti aspetti che caratterizzano la genetica della patata. Come conseguenza della propagazione vegetativa, caratteristica di questa specie, i genotipi su cui ha agito una pressione selettiva naturale e/o artificiale hanno «fissato» livelli di eterozigosi molto elevati. A ciò si contrappone una base genetica notoriamente ristretta che è il risultato del limitato numero di genotipi originariamente introdotti in Europa e dell'elevata sterilità maschile, che ha costretto, nei primi programmi di *breeding*, ad usare solo pochi genotipi come genitori maschili [7].

Nonostante le enormi sfide poste dall'intricata costituzione genetica della patata, numerosi programmi di miglioramento genetico sono stati avviati in tutto il mondo. Inizialmente, essi si fondavano sulla selezione di cloni derivati da incroci tra genitori tetraploidi. Il processo comprende diverse fasi: la selezione accurata dei parentali per i caratteri desiderati, la realizzazione degli incroci, la crescita degli ibridi e una selezione fenotipica in campo [8]. Solitamente, lo sviluppo di un clone di patata adatto all'iscrizione nel registro delle varietà e alla coltivazione commerciale richiede dai dieci ai quindici anni, un lasso di tempo notevolmente lungo che può rappresentare un serio ostacolo all'adattamento rapido alle mutevoli esigenze del mercato e delle condizioni ambientali. Con l'avanzamento della scienza genetica, i metodi per il miglioramento delle colture si sono notevolmente evoluti, consentendo l'ampliamento della base genetica della patata attraverso l'ibridazione interspecifica e la fusione somatica e l'accelerazione dei tempi del *breeding* convenzionale grazie all'adozione di tecniche molecolari e biotecnologiche come la selezione assistita da marcatori (MAS, *marker-aided selection*), la trasformazione genica e le più moderne tecniche di *genome editing*.

L'ibridazione sessuale interspecifica

Il germoplasma selvatico del genere *Solanum* conta circa 107 specie in cui è possibile reperire tutti i caratteri necessari per la costituzione di una nuova varietà: elevato contenuto in sostanza secca, basso contenuto di zuccheri riduttori, resistenza a stress biotici e abiotici e molti altri. Inoltre, la diversità allelica di queste specie determina un aumento delle interazioni alleliche, migliorandone i caratteri quantitativi nelle varietà coltivate [9]. Proprio le resistenze agli stress biotici e abiotici rendono queste specie una risorsa importantissima per la *breeding* e la loro efficiente utilizzazione contribuisce enormemente a realizzare un'agricoltura più sostenibile e rispettosa dell'ambiente. Nonostante l'enorme potenziale genetico di queste specie selvatiche, l'ibridazione con le varietà coltivate è spesso preclusa a causa di barriere riproduttive che ostacolano il trasferimento di geni utili dalle specie selvatiche alle coltivate. Tuttavia, a partire dagli anni '70, sono state sviluppate alcune strategie per superare queste barriere riproduttive, grazie ai contributi pionieristici di figure come il Prof. Stan Peloquin dell'Università del Wisconsin, USA (Fig. 1), con cui la scuola di genetica agraria di Portici dell'Università degli Studi di Napoli Federico II, ha strettamente collaborato. I suoi lavori sull'uso di gameti 2n e di aploidi hanno esteso significativamente le possibilità di utilizzo del germoplasma selvatico nel miglioramento genetico della patata, marcando un punto di svolta nel settore [10]. Un esempio paradigmatico delle innovazioni implementate è rappresentato dalle tecniche di «ploidie ponte» (Fig. 1). Questo metodo, che deriva direttamente dalle avanzate

metodologie sviluppate da Peloquin e i suoi collaboratori, utilizza la manipolazione della ploidia per generare ibridi triploidi e pentaploidi. Gli ibridi triploidi di prima generazione (F1) possono essere prodotti sia direttamente, attraverso incroci tra specie con diversi livelli di ploidia, bilanciati dalla produzione di gameti 2n del genitore a ploidia inferiore, sia indirettamente, mediante la duplicazione cromosomica del genitore a minor ploidia utilizzando agenti come la colchicina o tecniche di rigenerazione in vitro [11]. Un'altra strategia per superare le barriere riproduttive è l'incrocio diretto tra specie selvatiche e coltivate utilizzando i gameti 2n, un metodo efficace quando le specie presentano compatibilità genetica. Ciò facilita il trasferimento diretto di caratteri d'interesse eliminando la necessità di passaggi intermedi complessi. La creazione di ibridi ponte triploidi tra specie come *S. brevidens*, *S. chacoense* e aploidi di *S. tuberosum*, dimostra l'efficacia di queste tecniche. Il lavoro di Peloquin è stato riconosciuto e celebrato a livello internazionale, incluso una laurea honoris causa in Scienze Agrarie presso la Federico II nel 2002, conferitagli per l'impatto rivoluzionario delle sue ricerche sul *breeding* della patata.

Ibridazione somatica

Nel campo del miglioramento genetico della patata, l'ibridazione somatica ha acquisito un ruolo di primo piano negli ultimi 40 anni. Questa tecnica, basata sulla fusione di protoplasti – cellule vegetali private della parete cellulare – permette l'unione di materiali genetici di specie o generi diversi. L'applicazione di questa tecnologia facilita il trasferimento di geni tra specie che natural-

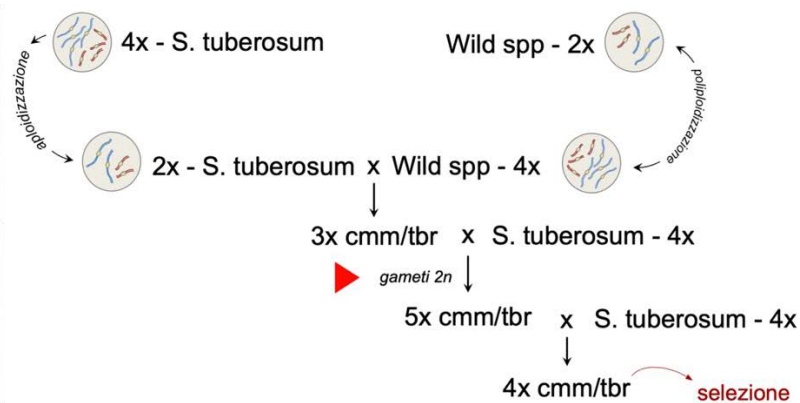


Fig. 1. A sinistra: Il Professor Emerito Campbell-Bascom Stanley J. Peloquin (1921-2008), riconosciuto per i suoi contributi pionieristici nel miglioramento genetico della patata. A destra: Schema di incrocio detto delle «ploidie ponte» utilizzato per introdurre geni dalle specie selvatiche (wild spp) sessualmente isolate (ad esempio, *Solanum commersonii*, cmm) alla patata coltivata (*Solanum tuberosum*, tbr). Notazioni delle ploidie: 4x indica tetraploide e 2x indica diploide.

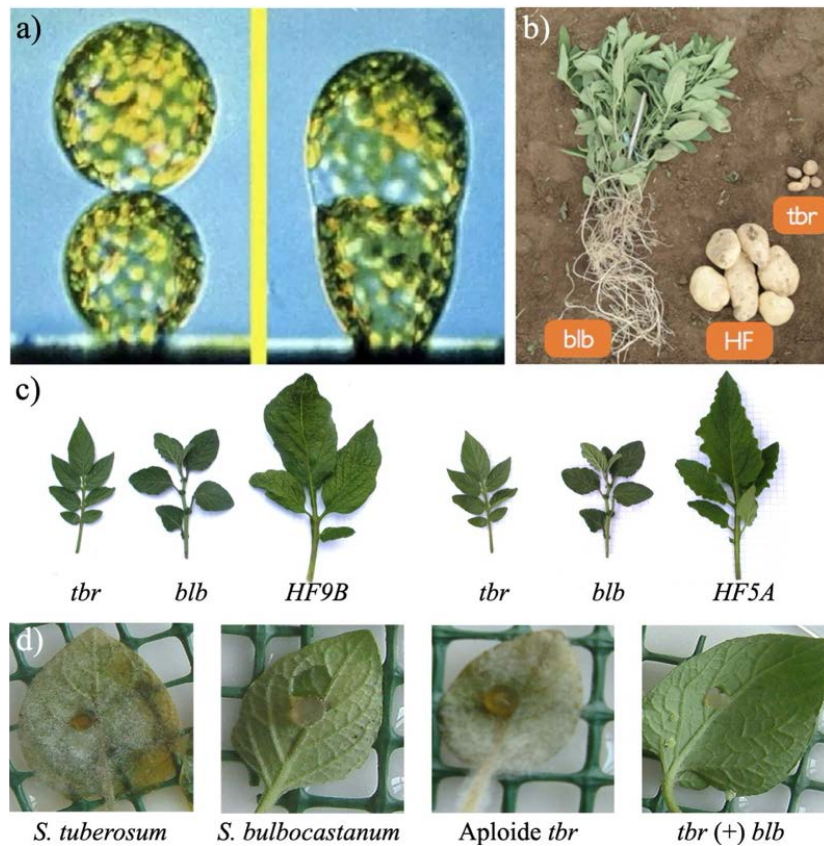


Fig. 2. a) Processo di fusione di protoplasti. b) e c) Confronto delle differenze fenotipiche tra *Solanum bulbocastanum* (*blb*), *Solanum tuberosum* (*tbr*) e gli ibridi somatici risultanti (*tbr (+) blb*, HF). d) Analisi della risposta all'infezione da *Phytophthora infestans* nei genitori e nell'ibrido somatico.

mente non si incrocerebbero, permette l'incremento del livello di ploidia mediante la fusione dei nuclei parentali e introduce nuove combinazioni nucleo-citoplasmatiche [12]. In particolare, gli ibridi somatici possono essere classificati in simmetrici e asimmetrici. Gli ibridi simmetrici, risultanti dalla completa fusione dei genomi parentali, spesso portano alla formazione di ibridi poliploidi. Gli ibridi asimmetrici, invece, derivano dalla fusione di protoplasti che includono solo una parte del genoma di un genitore con il genoma completo dell'altro. Ad oggi, centinaia di ibridi somatici inter/intra-specifici sono stati prodotti mediante fusioni di protoplasti utilizzando oltre 23 specie di *Solanum* e caratterizzati per molteplici caratteri, tra cui la resistenza a malattie e parassiti, la salinità e il freddo. In particolare, le specie *S. commersonii* e *S. bulbocastanum*, sono state utilizzate frequentemente in esperimenti di fusione somatica. Le multiresistenze di *S. commersonii*, compresa la tolleranza al freddo, sono state introdotte in varietà coltivate [13]. Analogamente, la resistenza a *Phytophthora infestans*, agente della peronospora, di *S. bulbocastanum* è stata trasferita a varietà coltivate [14-15] (Fig. 2). Nonostante i notevoli successi,

la produzione di ibridi somatici presenta alcune complicazioni, tra cui una ridotta fertilità, soprattutto negli ibridi utilizzati come genitori maschili. Ciononostante, l'ibridazione somatica resta una strategia di successo nel *breeding* di patata.

Il miglioramento genetico della patata nell'era genomica

Negli ultimi quarant'anni, l'agricoltura moderna ha subito notevoli cambiamenti, richiedendo ai genetisti di sviluppare strategie innovative per rispondere alle esigenze di una società in rapida evoluzione e per garantire pratiche sostenibili e rispettose dell'ambiente. Questa trasformazione ha catalizzato la nascita della genomica, disciplina che integra citologia, genetica classica, quantitativa, di popolazione e molecolare, potenziata da nuove tecnologie informatiche e sistemi automatizzati. Un momento decisivo in questo processo è stata l'introduzione dei marcatori molecolari come RFLP (*Restriction Fragment Length Polymorphism*), AFLP (*Amplified Fragment Length Polymorphism*), SSR (*Simple Sequence Repeat*), che hanno rivoluzionato il miglioramento genetico

vegetale consentendo analisi del DNA con una precisione senza precedenti e la creazione delle prime mappe genetiche. Esempio emblematico è la mappa genetica di patata sviluppata nel 1989 in Germania da Christiane Gebhardt e Francesco Salamini al Max-Planck Institute di Colonia [16]. Questi strumenti hanno facilitato la localizzazione di geni di interesse, migliorando significativamente l'efficienza dei programmi di miglioramento genetico attraverso la selezione assistita da marcatori (MAS) [17]. L'uso dei marcatori molecolari ha anche permesso di esplorare la sintenia, ossia la conservazione dell'ordine delle sequenze nucleotidiche tra specie evolutivamente vicine, offrendo nuove prospettive per lo studio delle relazioni tassonomiche. Il progresso tecnologico ha, inoltre, permesso la transizione dalle mappe genetiche alle mappe fisiche, grazie all'uso di strumenti come YAC (*Yeast Artificial Chromosome*), BAC (*Bacterial Artificial Chromosome*), EST (*Expressed Sequence Tag*), cDNA (*complementary DNA*), identificando geni associati a caratteri agronomicamente importanti, come evidenziato dalle ricerche sui geni RB ed R1 per la resistenza alla peronospora [18-19] e Ny-1 per la resistenza al virus Y della patata [20]. Il salto qualitativo avvenuto nel 2011 con la pubblicazione del sequenziamento del genoma della patata da parte del Potato Genome Sequencing Consortium [21] ha marcato un'epoca nella genomica della patata, seguito da progetti su altre specie del genere *Solanum*, come il sequenziamento del genoma delle specie selvatiche *S. commersonii* [22] e *S. chacoense* [23]. L'avanzamento delle tecnologie di sequenziamento e la riduzione dei costi hanno esteso l'analisi genomica a molteplici specie (pangenoma), offrendo una visione comprensiva delle variazioni genetiche, sia nelle varietà coltivate che nelle specie selvatiche, aprendo nuove frontiere nella ricerca genomica per il miglioramento delle patate [24].

L'ingegneria genetica

L'ingegneria genetica sta rivoluzionando l'agricoltura, apportando miglioramenti significativi alle colture di patata in tempi brevi. Questa tecnologia consente di inserire geni specifici nelle piante per aumentarne la resistenza a insetti e patogeni virali e batterici, migliorando anche il profilo nutrizionale mediante l'incremento di proteine, vitamine, carotenoidi e lipidi, nonché la riduzione di componenti nocivi come i glicocalcoloidi e l'acrilammide [25]. Le patate geneticamente modificate (GM) hanno mostrato un potenziale promettente non solo in agricoltura, ma anche come fonti di amido modi-

ficato e proteine ricombinanti, con applicazioni estese fino alla produzione farmaceutica, inclusi vaccini. Diverse varietà di patate GM sono state commercializzate, tra cui le varietà NewLeaf™ e NewLeaf Plus™ di Monsanto®, lanciate alla fine degli anni '90 per la loro resistenza al coleottero della patata del Colorado e al virus PLRV. Nonostante la loro iniziale accettazione, la produzione di queste varietà è stata interrotta dopo pochi anni [25-26]. Attualmente, la varietà Innate® della J.R. Simplot Company è una delle più conosciute, caratterizzata da una riduzione dell'annerimento enzimatico e della formazione di acrilammide durante la lavorazione [27]. Queste varietà GM trovano particolare favore in aree dove le condizioni climatiche e del terreno sono spesso non ideali, come l'Africa sub-sahariana. La varietà GM Victoria, ad esempio, con i suoi tre geni di resistenza (RB, Rpi-blb2, Rpi-vnt1.1) che offrono una protezione completa dalla peronospora, è stata recentemente adottata in Uganda e ha incontrato apprezzamenti in altri paesi dell'Africa orientale [28-29]. Nonostante i vantaggi evidenti, l'adozione delle varietà GM è ostacolata dalla limitata accettazione da parte dei consumatori, preoccupati per possibili impatti ambientali e sulla salute.

Prospettive future

La produzione globale di patate è aumentata costantemente, nel corso degli ultimi vent'anni, in Cina, che ha visto raddoppiare la propria produzione, tanto da superare l'India, il secondo produttore mondiale. Allo stesso tempo, l'Uzbekistan, il Bangladesh e molti paesi africani stanno cercando di incrementare la loro produzione di patate. Nel 2005, per la prima volta, la quantità totale di patate prodotte nei paesi in via di sviluppo ha superato quella prodotta nei paesi sviluppati, un evento storico che indica come la dinamica globale della produzione agricola si stia evolvendo a livello globale [4]. Nonostante l'aumento della produzione globale, la resa per unità di superficie non ha subito incrementi significativi nell'ultimo secolo, a differenza di quanto accaduto con altre colture come riso e mais. È sorprendente notare come le varietà di patata più produttive siano ancora quelle sviluppate prima del 1900; varietà storiche come la Bintje e la Russet Burbank, ad esempio, costituite agli inizi del Novecento, continuano a essere le più coltivate in Europa e negli Stati Uniti [4]. Come accennato in precedenza, il lento progredire del miglioramento genetico della patata è legato sostanzialmente alla sua complessità genetica. In particolare, la patata non ha potuto trarre vantaggio dalle strategie di *breeding* utilizzate con

enorme successo in altre colture, come ad esempio il mais che ha beneficiato dalla tecnologia dei semi ibridi di prima generazione (F1), sviluppati a partire da linee inbred – genotipi geneticamente omogenei e stabili ottenuti attraverso ripetute autoimpollinazioni e selezione di parentali scelti per caratteri specifici. Gli ibridi F1 così prodotti manifestano eterosi, caratteristica che si traduce in una maggiore vigore, produttività e uniformità rispetto alle piante genitrici. Tuttavia, la complessa natura poliploide della patata ha reso storicamente difficile applicare questa tecnologia ad essa, a causa di problemi di natura riproduttiva, come l'autoincompatibilità, e genetica, come la depressione da *inbreeding* – fenomeno che si verifica quando l'incrocio tra individui strettamente imparentati provoca una riduzione della vitalità, della fertilità o della sopravvivenza dei discendenti, a causa dell'aumento di omozigosi per alleli deleteri. Negli ultimi anni, tuttavia, l'introduzione nei programmi di *breeding* di genitori diploidi ($2n=2x=24$), ottenute riducendo il numero cromosomico di piante di patata autocompatibili tetraploidi ($2n=4x=48$), ha portato allo sviluppo di varietà ibride diploidi F1 dotate di maggiore uniformità di produzione e vigore rispetto ai parentali, più facilmente propagabili grazie all'uso del seme botanico (True Potato Seed, TPS) [5]. I programmi di *breeding* ibrido diploide sono stati implementati globalmente, mostrando che il rendimento di tali ibridi è comparabile a quello delle varietà tetraploidi tradizionali. La sfida attuale è determinare quando queste nuove varietà ibride diploidi supereranno in prestazioni quelle tetraploidi, segnando un punto di svolta nel miglioramento delle pratiche agricole e nella sicurezza alimentare globale [30].

Le nuove tecnologie di *breeding* come l'*editing* genetico CRISPR/Cas9, al contempo, stanno dimostrando notevole efficacia nel migliorare vari aspetti della patata, inclusi la qualità nutrizionale, la composizione dell'amido e la resistenza a stress biotici e abiotici [31]. Queste innovazioni, tuttavia, incontrano una risposta normativa diversificata a livello globale: mentre alcuni paesi considerano l'*editing* genetico alla stregua del miglioramento genetico tradizionale, l'Europa adotta un approccio più cautelativo con regolamentazioni più stringenti [32]. Nonostante le sfide, il potenziale rivoluzionario delle nuove tecnologie di *breeding* è immenso. Esse promettono di superare i limiti delle metodiche tradizionali e di accelerare lo sviluppo di varietà di patate più resistenti alle malattie. Questi avanzamenti non solo potrebbero contribuire in modo significativo all'ottenimento di varietà più produttive e resilienti, ma anche segnare un passo fondamentale verso un'agricoltura più sostenibile.

BIBLIOGRAFIA

- [1] International Potato Center., 2022. Annual Report 2020. International Potato Center. Recuperato da sito web dell'International Potato Center: <https://cipotato.org/about/annual-report/>
- [2] FAO 2024. The Potato Sector. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Recuperato da sito web della FAO: <https://www.fao.org/international-potato-day/en>
- [3] Carputo, D., & Aversano, R., 2016. Potato breeding through ploidy manipulations. In C. Kole & T. C. Hall (Eds.), *Ploidy and Hybridization for Crop Improvement* pp. 129-144. CRC Press.
- [4] Stokstad, E., 2019. The new potato. *Science*, 363(6427), 574-577. <https://doi.org/10.1126/science.363.6427.574>
- [5] Jansky, S. H., Charkowski, A. O., Douches, D. S., Gusmini, G., Richael, C., Bethke, P. C., ... & Jiang, J., 2016. Reinventing potato as a diploid inbred line-based crop. *Crop Science*, 56(4), 1412-1422. <https://doi.org/10.2135/cropsci2015.12.0740>.
- [6] Hirsch, C. N., Hirsch, C. D., Felcher, K., Coombs, J., Zarka, D., van Deynze, A., ... & Buell, C. R., 2013. Retrospective view of North American potato (*Solanum tuberosum* L.) breeding in the 20th and 21st centuries. *G3: Genes, Genomes, Genetics*, 3(6), 1003-1013. <https://doi.org/10.1534/g3.113.005595>.
- [7] Spooner, D. M., & Bamberg, J. B., 1994. Potato genetic resources: sources of resistance and systematics. *American Potato Journal*, 71, 325-337. <https://doi.org/10.1007/BF02849059>.
- [8] Frusciantè, L., Barone, A., Carputo, D., & Ranalli, P., 1999. Breeding and physiological aspects of potato cultivation in the Mediterranean region. *Potato Research*, 42, 265-277. <https://doi.org/10.1007/BF02357857>.
- [9] Jansky, S. H., & Spooner, D. M., 2018. The evolution of potato breeding. *Plant breeding reviews*, 41, 169-214.
- [10] Ortiz, R., Simon, P., Jansky, S., & Stelly, D., 2009. Ploidy manipulation of the gametophyte, endosperm and sporophyte in nature and for crop improvement: a tribute to Professor Stanley J. Peloquin (1921-2008). *Annals of Botany*, 104(5), 795-807. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp207>.
- [11] Carputo, D., Frusciantè, L., Peloquin, S. J., & Barone, A., 1997. Endosperm balance number manipulation for direct in vivo germplasm introgression to potato from a sexually isolated relative. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(3), 12013-12017. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.22.12013>.
- [12] Tiwari, J. K., Devi, S., Ali, N., Luthra, S. K., Kumar, V., Bhargwaj, V., ... & Chakrabarti, S. K., 2018. Progress in somatic hybridization research in potato during the past 40 years. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 132, 225-238. <https://doi.org/10.1007/s11240-017-1327-z>.
- [13] Bastia, T., Carotenuto, N., Basile, B., Zoina, A., & Cardì, T., 2000. Induction of novel organelle DNA variation and transfer of resistance to frost and *Verticillium* wilt in *Solanum tuberosum* through somatic hybridization with 1EBN *S. commersonii*. *Euphytica*, 116, 1-10. <https://doi.org/10.1023/A:1003943704037>.
- [14] Helgeson, J. P., Pohlman, J. D., Austin, S., Haberlach, G. T., Wielgus, S. M., Ronis, D., ... & Tooley, P., 1998. Somatic hy-

- brids between *Solanum bulbocastanum* and potato: a new source of resistance to late blight. *Theoretical and Applied Genetics*, 96(5), 738-742. <https://doi.org/10.1007/s001220050796>.
- [15] Iovene, M., Aversano, R., Savarese, S., Caruso, I., Di Matteo, A., Cardi, T., ... & Carputo, D. 2012. Interspecific somatic hybrids between *Solanum bulbocastanum* and *S. tuberosum* and their haploidization for potato breeding. *Biologia plantarum*, 56, 1-8. <https://doi.org/10.1007/s10535-012-0008-3>.
- [16] Gebhardt, C., Ritter, E., Debener, T., Schachtschabel, U., Walkemeier, B., Uhrig, H., & Salamini, F., 1989. RFLP analysis and linkage mapping in *Solanum tuberosum*. *Theoretical and Applied Genetics*, 78, 65-75. <https://doi.org/10.1007/BF00299755>.
- [17] Barone, A., 2004. Molecular marker-assisted selection for potato breeding. *American Journal of Potato Research*, 81, 111-117. <https://doi.org/10.1007/BF02853608>.
- [18] Song, J., Bradeen, J. M., Naess, S. K., Raasch, J. A., Wielgus, S. M., Haberland, G. T., Liu, J., Kuang, H., Austin-Phillips, S., Buell, C. R., Helgeson, J. P., & Jiang, J., 2003. Gene RB cloned from *Solanum bulbocastanum* confers broad spectrum resistance to potato late blight. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(16), 9128-9133. <https://doi.org/10.1073/pnas.1533501100>.
- [19] Ballvora, A., Ercolano, M. R., Weiß, J., Meksem, K., Bormann, C. A., Oberhagemann, P., ... & Gebhardt, C., 2002. The R1 gene for potato resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) belongs to the leucine zipper/NBS/LRR class of plant resistance genes. *The Plant Journal*, 30(3), 361-371. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3113x.2001.01292.x>.
- [20] Kasai, K., Morikawa, Y., Sorri, V. A., Valkonen, J. P. T., Gebhardt, C., & Watanabe, K. N., 2000. Development of SCAR markers to the PVY resistance gene *Ry adg* based on a common feature of plant disease resistance genes. *Genome*, 43(1), 1-8. <https://doi.org/10.1139/g99-092>.
- [21] Potato Genome Sequencing Consortium, 2011. Genome sequence and analysis of the tuber crop potato. *Nature*, 475(7355), 189-195. <https://doi.org/10.1038/nature10158>.
- [22] Aversano, R., Contaldi, F., Ercolano, M. R., Grosso, V., Iorizzo, M., Tatino, F., ... & Carputo, D., 2015. The *Solanum commersonii* genome sequence provides insights into adaptation to stress conditions and genome evolution of wild potato relatives. *Plant Cell*, 27(4), 954-968. <https://doi.org/10.1105/tpc.114.135954>.
- [23] Leisner, C. P., Hamilton, J. P., Crisovan, E., Manrique Carpintero, N. C., Marand, A. P., Newton, L., ... & Buell, C. R., 2018. 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*, 94(3), 562-570. <https://doi.org/10.1111/tpj.13857>.
- [24] Bozan, I., Achakkagari, S. R., Anglin, N. L., Ellis, D., Tai, H. H., & Strömvik, M. V., 2023. Pangenome analyses reveal impact of transposable elements and ploidy on the evolution of potato species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 120(31), e2211117120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2211117120>.
- [25] Hameed, A., Zaidi, S. S., Shakir, S., & Mansoor, S., 2018. Applications of new breeding technologies for potato improvement. *Frontiers in Plant Science*, 9, 925. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00925>.
- [26] Lawson, E. C., Weiss, J. D., Thomas, P. E., & Kaniewski, W. K., 2001. NewLeaf Plus® Russet Burbank potatoes: replicase-mediated resistance to potato leafroll virus. *Molecular Breeding*, 7, 1-12. <https://doi.org/10.1023/A:1009637325028>.
- [27] Richael, C. M., 2021. Development of the genetically modified Innate® potato. *Plant Breeding Reviews*, 44, 57-78. <https://doi.org/10.1002/9781119717003.ch3>.
- [28] Ghislain, M., Byarugaba, A. A., Magembe, E., Njoroge, A., Rivera, C., Román, M. L., ... & Kiggundu, A., 2019. Stacking three late blight resistance genes from wild species directly into African highland potato varieties confers complete field resistance to local blight races. *Plant Biotechnology Journal*, 17(6), 1119-1129. <https://doi.org/10.1111/pbi.13042>.
- [29] Byarugaba, A. A., Baguma, G., Jjemba, D. M., Faith, A. K., Wasukira, A., Magembe, E., ... & Ghislain, M., 2021. Comparative phenotypic and agronomic assessment of transgenic potato with 3 R-gene stack with complete resistance to late blight disease. *Biology*, 10(10), 952. <https://doi.org/10.3390/biology10100952>.
- [30] de Vries, M. E., Adams, J. R., Eggers, E. J., Ying, S., Stocckem, J. E., Kacheyo, O. C., ... & van der Vossen, E. A., 2023. Converting hybrid potato breeding science into practice. *Plants*, 12(2), 230. <https://doi.org/10.3390/plants12020230>.
- [31] Chincinska, I. A., Miklaszewska, M., & Sołtys-Kalina, D., 2023. Recent advances and challenges in potato improvement using CRISPR/Cas genome editing. *Planta*, 257(1), 25. <https://doi.org/10.1007/s00425-022-04054-3>.
- [32] Hou, X., Guo, X., Zhang, Y., & Zhang, Q., 2023. CRISPR/Cas genome editing system and its application in potato. *Frontiers in Genetics*, 14, 1017388. <https://doi.org/10.3389/fgene.2023.1017388>.