

ISSN 1561-8323 (Print)
ISSN 2524-2431 (Online)

УДК 631.524.86:635.21:632.3/4:577.21.08
<https://doi.org/10.29235/1561-8323-2023-67-1-41-50>

Поступило в редакцию 23.06.2022
Received 23.06.2022

**Е. В. Воронкова, В. И. Лукша, Ю. В. Полюхович, О. Н. Гукасян,
В. М. Жарич, А. П. Ермишин**

Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь

МУЖСКАЯ ФЕРТИЛЬНОСТЬ РАСТЕНИЙ СОРТОВ КАРТОФЕЛЯ С РАЗЛИЧНЫМ ТИПОМ ЦИТОПЛАЗМ

(Представлено академиком Л. В. Хотылёвой)

Аннотация. Для картофеля как вегетативно размножаемой культуры характерно преобладание сортов и родительских линий с пониженной мужской фертильностью. В последние годы отмечается рост доли мужски стерильных сортов, что связывают с широким использованием в селекции межвидовых гибридов, имеющих цитоплазмы стерильного типа. Это ведет к сужению генетической базы современных сортов картофеля, так как ограничивает выбор опылителей для комбинативной селекции. Целью работы являлась оценка показателей мужской фертильности 130 сортов картофеля из коллекции Института генетики и цитологии НАН Беларуси и определение типа их цитоплазм с помощью набора молекулярных маркеров. Результаты исследования предполагается использовать для выделения сортов-опылителей для традиционной селекции картофеля, а также отбора сортов для получения первичных дигаметоидов картофеля с фертильным типом цитоплазмы, пригодных для гетерозисной селекции на диплоидном уровне. Установлено, что в коллекции преобладают образцы с цитоплазмой Т- и D-типа (46,0 и 35,4 % соответственно), доля образцов с типом цитоплазмы W составила 18,5 %. Наибольшее число эффективных опылителей выделено среди образцов с цитоплазматическим типом T/β (44,6 %). По комплексу селекционных признаков выбраны как наиболее перспективные для названных выше целей сорта с цитоплазмой этого типа Аксамит, Бриз, Дубрава, Уладар, Alwara, Ausonia, Carlita, Fresco, Labadia, Latona, Liu, Lyra, Quarta, Satina, Sissi. В изученной нами коллекции представлены сорта с цитоплазмой D/α. Около трети из них (32,6 %) были способны образовывать функционально фертильную пыльцу (ФФП), однако уровень ФФП был, как правило, невысоким. Тем не менее, сорта Башкирский, Дельфин, Olga, Ponto формировали пыльцу с фертильностью, достаточной для гарантированного получения семян. Большинство изученных сортов с типами цитоплазмы W/α, W/β и W/γ были мужски стерильны. Однако и среди них выявлены сорта Атлант и Весна Белая, способные образовывать функционально фертильную пыльцу.

Ключевые слова: сорта картофеля *Solanum tuberosum*, цитоплазматический тип, функциональная фертильность пыльцы (ФФП), ПЦР-анализ

Для цитирования. Мужская фертильность растений сортов картофеля с различным типом цитоплазм / Е. В. Воронкова [и др.] // Докл. Нац. акад. наук Беларуси. – 2023. – Т. 67, № 1. – С. 41–50. <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2023-67-1-41-50>

**Elena V. Voronkova, Victoria I. Luksha, Julia V. Poliukhovich, Olga N. Gukasian,
Victor M. Zharich, Alexander P. Yermishin**

Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Science of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

MALE FERTILITY OF VARIETIES OF POTATO WITH DIFFERENT CYTOPLASMA TYPE

(Communicated by Academician Lubov V. Khotyleva)

Abstract. The predominance of varieties and parental lines having low male fertility is a characteristic feature of potatoes as a culture with asexual reproduction. The growth of the share of male sterile varieties has been recently noticed as a result of use in breeding interspecific hybrids with sterile-type cytoplasm. It leads to narrowing the genetic basis of modern potato varieties since it limits the choice of pollinators for breeding. The objectives of this research were to assess male fertility characters of 130 potato varieties from the collection of the Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus and identify their cytoplasm type using the set of DNA markers. The obtained results are intended for selection of pollinators for conventional breeding of potato, as well as of varieties for production of dihaploids with fertile-type cytoplasm suitable for hybrid breeding at the diploid level. It was revealed that the accessions with T- and D-type cytoplasm prevailed in the collection (46.0 and 35.4 %, respectively), the share of the accessions with W-type cytoplasm was 18.5 %. Most of the effective pollinators were selected among the varieties having T/β-type cytoplasm (44.6 %). The varieties Aksamit, Briz, Dubrava, Uladar, Alwara, Ausonia, Carlita, Fresco, Labadia, Latona, Liu, Lyra, Quarta, Satina, Sissi with this cytoplasm type were selected as most promising for our purposes according to the combination of breeding

characters. The potato varieties with D/ α -type cytoplasm were present in the collection under study. Approximately one third (32.6 %) was able to produce functionally fertile pollen (PFF), however the level of its fertility was as a rule low. Nevertheless, the varieties Bashkirski, Delfin, Olga and Ponto formed pollen with PFF suitable to guarantee seed production in crosses. Most of the studied varieties with W/ α -, W/ β -, and W/ γ -type cytoplasm were male sterile. The varieties Atlant and Vesna Belaya were revealed among them that were able to produce functionally fertile pollen.

Keywords: potato varieties *Solanum tuberosum*, cytoplasmic types, pollen functional fertility, PCR-analysis

For citation. Voronkova E. V., Luksha V. I., Poliukhovich Yu. V., Gukasian O. N., Zharich V. M., Yermishin A. P. Male fertility of varieties of potato with different cytoplasm type. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi = Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2023, vol. 67, no. 1, pp. 41–50 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2023-67-1-41-50>

Введение. Мужская фертильность – один из важнейших селекционных признаков для большинства сельскохозяйственных растений. У картофеля, размножаемого вегетативно, этот признак, как правило, не рассматривается селекционерами в качестве приоритетного [1; 2]. За многие годы традиционной селекции картофеля сформировался генофонд, насыщенный генами, которые оказывают неблагоприятное влияние на его проявление [1; 2]. Кроме того, установлено, что типы цитоплазм (цитоплазмы хлоропластов и митохондрий), характерные для современных сортов картофеля, не являются оптимальными для формирования фертильной пыльцы [3]. В последние годы в мировом сортименте картофеля наблюдается рост доли мужски стерильных генотипов [3–5]. Это ограничивает выбор родительских форм для комбинативных скрещиваний, что ведет к сужению генетической базы исходного селекционного материала. Одной из причин возникновения такой ситуации называют широкое вовлечение в селекцию межвидовых гибридов, полученных с участием диких видов картофеля, имеющих цитоплазм, вызывающий при взаимодействии с ядерными генами культурного картофеля цитоплазматическую мужскую стерильность (ЦМС). Оценка коллекций сортов картофеля по типам цитоплазм и признакам мужской фертильности имеет определенное практическое значение, так как позволяет расширить круг сортов-опылителей, а также дает возможность прогнозировать появление перспективных для селекции мужски фертильных гибридов в потомстве отобранных сортов при использовании их в качестве материнских форм.

Другим аспектом, указывающим на важную роль подобных исследований, является создание возможностей для получения фертильного диплоидного селекционного материала на основе культурного картофеля. В отличие от традиционной селекции новое направление селекции картофеля, основанное на создании диплоидных инбредных линий для получения гетерозисных гибридов, размножаемых семенами [6], рассматривает признак мужской фертильности как один из первостепенных. Это перспективное направление активно развивается в последние годы в ведущих научных и селекционных центрах по картофелю. Дигаплоиды *S. tuberosum*, как правило, стерильны или имеют низкую мужскую фертильность вследствие инбредной депрессии [1; 7]. Однако их стерильность может быть обусловлена и цитоплазматическими факторами. В связи с этим учет типа цитоплазмы при выборе сортов картофеля для получения дигаплоидов имеет большое значение, так как позволяет исключить возможный негативный эффект цитоплазмы на показатели фертильности диплоидного селекционного материала.

Т. Hosaka, R. Sanetomo [8] предложили номенклатуру генетических типов цитоплазм картофеля, основанную на результатах ПЦР-анализа с применением ряда маркеров хлоропластной и митохондриальной ДНК изучаемых образцов. Согласно этой номенклатуре по совокупности использованных пластидных маркеров выделяются шесть типов цитоплазм: М, Р, А, W, Т и D. Митохондриальные маркеры обозначаются греческими буквами α , β , γ и т. д. Сорта культурного картофеля (*S. tuberosum* ssp. *tuberosum*) в большинстве случаев имеют цитоплазму типа Т, унаследованную от первых интродукций картофеля из Южной Америки. С помощью межвидовой гибридизации в сорта интрогрессированы цитоплазмы типа Р (от диплоидных культиваров группы Andigenum, а именно *S. phureja*), типа D (от *S. demissum*) и типа W (например, от *S. stoloniferum*).

С цитоплазмой типа Т/ β , характерной для большинства современных сортов картофеля, связывают различные нарушения развития генеративных органов и формирование abortивной пыльцы [9]. Сорта картофеля с цитоплазмой D-типа способны формировать жизнеспособную

пыльцу, однако она оказывается не способной к прорастанию на рыльце пестика, т. е. является функционально стерильной [10]. С цитоплазмой W/γ, унаследованной от *S. stoloniferum* и других родственных видов, коррелирует ЦМС типа тетрадной стерильности [11]. С помощью методики Т. Hosaka, R. Sanetomo (2012) проведено изучение больших коллекций сортов картофеля, выявившее преобладание в них образцов, имеющих типы цитоплазм T, D и W [3; 5; 8].

Для исследований, проводимых в лаборатории генетики картофеля Института генетики и цитологии НАН Беларуси, данные о цитоплазматических типах сортов картофеля представляют интерес по ряду причин. Лаборатория в течение многих лет развивает перспективное направление селекции картофеля, связанное с отбором на диплоидном уровне [12]. В результате селекции на диплоидном уровне с привлечением межвидовой гибридизации получен ряд ценных линий, несущих несколько генов устойчивости к болезням, в частности, гены высокой долговременной устойчивости фитофторозу, интрогрессированные от мексиканских диких видов картофеля [12]. Полученные на их основе с помощью митотического удвоения хромосом тетраплоидные линии представляют значительный интерес для селекции, так как имеющиеся у них гены присутствуют, как минимум, в виде двух копий, что существенно повышает вероятность переноса их потомству от скрещивания с сортами картофеля. Однако в силу своего происхождения эти линии низко фертильны, что предполагает их использование только в качестве материнских форм. Кроме того, для их потомства от скрещивания с сортами характерны позднеспелость, много- и мелко клубневость. Следовательно, для них желательно использовать сорта-опылители, сочетающие высокий уровень мужской фертильности с раннеспелостью и крупноклубневостью. Кроме того, эти сорта должны нести гены устойчивости к болезням и вредителям, прежде всего, к нематодам, раку картофеля и вирусам, что позволит получать гибридное потомство с комплексной устойчивостью к патогенам. Использование сортов картофеля, отобранных по типу цитоплазмы, для расширения существующей коллекции путем получения новых дигаплоидов повысит потенциал мужской фертильности исходного материала для гетерозисной селекции на диплоидном уровне.

Целью настоящего исследования являлась оценка показателей мужской фертильности 130 сортов картофеля из коллекции Института генетики и цитологии НАН Беларуси и определение типа их цитоплазм с помощью набора молекулярных маркеров. На основании полученных результатов, а также отбора по признакам раннеспелости, крупноклубневости и наличию ДНК маркеров генов устойчивости к болезням и вредителям предполагалось выделить сорта-опылители для использования в скрещиваниях с полученными в лаборатории митотически удвоенными мультиплексными линиями, выделить сорта для получения первичных дигаплоидов картофеля с фертильным типом цитоплазмы, пригодных для гетерозисной селекции на диплоидном уровне.

Материалы и методы исследования. Материалом исследований служили 130 сортов картофеля из коллекции Института генетики и цитологии НАН Беларуси.

Выделение и очистку ДНК образцов для последующего ПЦР-анализа на наличие специфических маркеров, характеризующих типы цитоплазм, осуществляли из зеленых свежесобранных или замороженных и хранившихся при -20°C листьев, взятых из среднего яруса куста. Для выделения и очистки тотальной ДНК картофеля использовали готовые наборы реагентов для выделения ДНК из растительной ткани («Plant DNA Preparation Kit» производства фирмы Jena Bioscience, Германия) по методике производителя с модификациями.

Анализ типов цитоплазм осуществляли согласно методике, разработанной с использованием пяти типов маркеров (T, S, SAC, D и A) [8]. Для получения маркерных фрагментов при приготовлении реакционной смеси для ПЦР использовали Taq-ДНК-полимеразу и сопутствующие реактивы производства «ДИАЛАТ Ltd» (Москва, Россия) или ОДО «Праймтех» (Минск, Беларусь). Праймеры синтезированы в ОДО «Праймтех». Реакционная смесь объемом 20 мкл включала 100 нг препарата ДНК в конечном объеме, 2,5 мМ хлорида магния, 0,25 мМ каждого из dNTP, праймеры (прямой и обратный) в концентрации 0,4 мкМ (400 нМ); Taq-ДНК-полимеразу в количестве 1 ед. с буфером $10\times$ для ПЦР без MgCl_2 – 0,1 мкл/1 мкл ПЦР смеси (10 % от объема смеси) и с доведением объема смеси до конечного деионизированной водой. Реакцию осуществляли в программируемом термоциклере GenAmp System 2700 при следующем режиме амплификации: один

цикл 10 мин при 95 °С, далее 35 циклов по 30 с при 94 °С, отжиг ДНК в течение 30 с при 60 °С и элонгация в течение 1 мин при 72 °С, заключительная элонгация – один цикл в течение 5 мин при 72 °С. Для выявления маркеров SAC и A продукты амплификации подвергали рестрикции эндонуклеазой *Bam*HI в соответствии с рекомендациями производителя фермента (Thermo Scientific, ЕС) в течение 3 ч в твердотельном термостате при температуре 37 °С.

Для определения митохондриального типа цитоплазмы использовали маркер ALM_4/ALM_5 [11] по наличию фрагмента длиной 2400 п. н. для типа α , 1600 п. н. для типа β и отсутствия обоих фрагментов для типа γ . Состав реакционной смеси – такой же, как и для пластидных маркеров. Режим амплификации: один цикл 10 мин при 95 °С, далее 35 циклов по 30 с при 94 °С, отжиг ДНК в течение 30 с при 57 °С и элонгация в течение 1,5 мин при 72 °С, заключительная элонгация – один цикл в течение 5 мин при 72 °С.

Разделение продуктов амплификации проводили в 2 %-ном агарозном геле в трис-ацетатном буфере (ТАЕ) в течение 1,5–2 ч при напряжении 80 В и силе тока 6 мА. Для определения размера амплифицированных фрагментов использовали маркеры молекулярного веса 100–1000 п. н. (DIALAT Ltd, Россия и «СибЭнзим», Россия). Визуализацию результатов электрофореза проводили с использованием трансиллюминатора или прибора для документирования гелей.

С целью оценки параметров мужской фертильности проводили сбор данных на пике цветения изучаемых образцов. Интенсивность цветения оценивали в баллах от 0 (отсутствие цветения, опадение бутонов) до 3 (обильное цветение в несколько ярусов). Пыльцевую продуктивность (количество пыльцы с 10 цветков) оценивали в баллах от 0 (полное отсутствие пыльцы) до 3 (обильное образование пыльцы). Жизнеспособность пыльцы определяли на препаратах свежесобранной, окрашенной 4 %-ным ацетокармином пыльцы (процент окрашенных пыльцевых зерен). Стерильными считали растения, которые не образовывали пыльцу или формировали полностью abortивную пыльцу, а также растения, формирующие менее 20 % жизнеспособных пыльцевых зерен.

Для определения функциональной фертильности пыльцы (ФФП) производили проращивание пыльцы *in vitro* по методике [13]. Пыльцу проращивали во влажных камерах при комнатной температуре (20–22 °С) в течение 2–2,5 ч, после чего производили подсчет проросших пыльцевых зерен. Учитывали по 300 зерен с образца в нескольких полях зрения микроскопа (увеличение $\times 600$). Функциональную фертильность пыльцы определяли как отношение количества проросшей пыльцы к количеству учтенных пыльцевых зерен, выраженное в процентах. Низко фертильными считали формы с ФФП ниже 5 %, средне фертильными – 5–10 %, высоко фертильными – выше 10 %.

Результаты и их обсуждение. Анализ сортов, представленных в коллекции Института генетики и цитологии НАН Беларуси, показал, что, несмотря на разное происхождение образцов (в коллекции представлены сорта селекции Республики Беларусь, Российской Федерации, Украины, Польши, Германии, Нидерландов, США), разнообразие в ней цитоплазматических типов ограничено тремя: T, D и W. Сорта картофеля с цитоплазмами типов A, P и M выявлено не было. Как видно из данных табл. 1–3, преобладающими в коллекции оказались образцы с цитоплазмой T-типа (46 %) и D-типа (35,4 %). Внутри этих типов подавляющее большинство приходилось, соответственно, на тип T/ β (96,7 % от всех T-генотипов) и D/ α (97,8 % от всех D-генотипов). Митохондриальный маркер γ среди образцов данных типов цитоплазмы встречался крайне редко. Доля образцов с цитоплазмой W-типа составила 18,5 %. У образцов с этим типом цитоплазмы наблюдали разнообразие митохондриальных маркеров, более половины из них принадлежало типу γ (58,33 % W). В целом распределение сортов по типам цитоплазмы в изученной нами коллекции оказалось аналогичным тому, что наблюдали исследователи при изучении других коллекций сортов картофеля [3–5; 8; 14].

Наибольшее количество эффективных опылителей (ФФП 10 % и выше) было выявлено среди сортов с цитоплазмой типа T/ β (табл. 1), что подтверждает данные литературы [3; 4; 8; 14]. Именно среди них были отобраны сорта картофеля, которые предполагается использовать в наших исследованиях в качестве опылителей в скрещиваниях с митотически удвоенными родительскими линиями, а также с целью получения новых дигаплоидов для целей гибридной селекции на ди-

плоидном уровне. Это сорта: Аксамит, Бриз, Дубрава, Уладар, Alwara*, Ausonia, Carlita, Fresco, Labadia*, Latona*, Liu, Lyra, Quarta, Satina, Sissi (звездочкой помечены сорта, отобранные по данным литературы и которые в скрещиваниях 2019 г. подтвердили свою высокую фертильность). Все они способны к относительно обильному цветению (при выращивании в теплице с выведением столонов), формированию достаточно большого количества функционально фертильной пыльцы, имеют цитоплазму, на которой возможно получение мужски фертильного потомства. Они также отвечают другим вышеназванным требованиям: относятся к группам ранних, средне-ранних или среднеспелых сортов, имеют высокую клубневую продуктивность (в основном за счет крупноклубности) и являются носителями маркеров генов устойчивости к основным болезням и вредителям. Очевидно, они могут быть использованы как в качестве опылителей в скрещиваниях с митотически удвоенными мультиплексными родительскими линиями, так и в качестве материнских форм в скрещиваниях с гаплопродюсерами с целью получения дигаплоидов.

Т а б л и ц а 1. Показатели мужской фертильности сортов картофеля с цитоплазмой T-типа

T a b l e 1. Indicators of male fertility of potato varieties with T-type cytoplasm

Сорт Variety	Тип цитоплазмы Type of cytoplasm	Интенсивность цветения, баллы Flowering intensity, points	Пыльцевая продуктивность, баллы Pollen productivity, points	ФФП, % Pollen Functional Fertility, %
Аksamит	T/β	1	3	25
Ареса	T/β	1	2	30
Бриз	T/β	1	2	30
Бронницкий	T/β	1	2	10–20
Добро	T/β	1	3	10
Дубрава	T/β	2	Н. д.	Н. д.
Журавинка	T/β	2	Н. д.	Н. д.
Загадка Питера	T/β	1	2	2
Зарево	T/β	3	1	Абортивная
Лилея	T/β	1	1	10
Луговской	T/β	1	1	Абортивная
Максимум	T/β	Н. д.	Н. д.	Н. д.
Орбита	T/β	1	1	10
Оредежский	T/β	1	1	0
Прамень	T/β	2	1	Абортивная
Резерв	T/γ	1	2	10
Свитанок Киевский	T/β	3	3	30–50
Синтез	T/β	1	1	15
Сузорье	T/β	3	1	5
Талисман	T/β	Н. д.	Н. д.	Н. д.
Уладар	T/β	1	1	20
Явар	T/β	2	3	10
Arnika	T/β	2	3	20–30
Ausonia	T/β	0	–	–
Berber	T/β	1	2	20
Binella	T/β	Н. д.	Н. д.	Н. д.
Carlita	T/β	2	1–2	5–20
Corine	T/β	Н. д.	Н. д.	Н. д.
Fabula	T/β	1	0	–
Fresco	T/β	1	2	30
Gala	T/β	Н. д.	Н. д.	Н. д.
Katahdin	T/β	1	2	30
Kennebec	T/β	1	1	0
Kormoran	T/β	Н. д.	Н. д.	Н. д.
Lambda	T/β	Н. д.	Н. д.	Н. д.
Lemhi Russet	T/β	3	2–3	20–25

Окончание табл. 1

Сорт Variety	Тип цитоплазмы Type of cytoplasm	Интенсивность цветения, баллы Flowering intensity, points	Пыльцевая продуктивность, баллы Pollen productivity, points	ФФП, % Pollen Functional Fertility, %
Liu	T/β	1	Н. д.	20
Lyra	T/β	1	3	30–60
Miranda	T/β	Н. д.	Н. д.	Н. д.
Monalisa	T/β	Н. д.	Н. д.	Н. д.
Monza	T/β	1	1	1
Nadezda	T/γ	Н. д.	Н. д.	Н. д.
Nikita	T/β	Н. д.	Н. д.	Н. д.
Norchip	T/β	1	1	0
Parwita	T/β	Н. д.	Н. д.	Н. д.
Planta	T/β	1	0–1	Абортивная
Prof Wohltmann	T/β	1	1–3	5–50
Quarta	T/β	1	2	30–50
Raja	T/β	1	1	Н. д.
Red Pontiac	T/β	1	1	9,6
Resy	T/β	2	0	–
Rodeo	T/β	3	1–2	1–10
Russet Burbank	T/β	1	1	0
Sante	T/β	1	0	–
Sarpo Mira	T/β	2	2	1–5
Satina	T/β	2	1	30–40
Sissi	T/β	2	2	10
Superior	T/β	1	0	–
Tajfun	T/β	Н. д.	Н. д.	Н. д.
Vineta	T/β	Н. д.	Н. д.	Н. д.

Примечание. Н. д. – нет данных.

Note. Н. д. – no data.

С цитоплазмой типа D, унаследованной от мексиканского гексаплоидного дикого вида *S. demissum*, связывают появление сортов картофеля, образующих жизнеспособную, но функционально неактивную пыльцу [8; 10]. Тем не менее, в литературе имеются сведения об исключениях из этого правила [4; 8]. В изученной нами коллекции представлены сорта с цитоплазмой D/α (табл. 2). Около трети из них (32,6 %) были способны образовывать функционально активную пыльцу, однако значения ФФП были, как правило, невысокие (на уровне 5 %). Они могут быть привлечены в качестве опылителей, но для успеха гибридизации, по нашему опыту, потребуются достаточно большие объемы скрещиваний. Сорта Башкирский, Дельфин, Olga, Ponto формировали пыльцу с относительно высокой функциональной фертильностью, достаточной для гарантированного получения семян в совместимых скрещиваниях. Таким образом, полученные нами данные указывают на возможность выделения отдельных мужски фертильных генотипов с цитоплазмой типа D/α. Названные выше сорта могут быть рекомендованы в качестве опылителей для традиционной селекции картофеля. Однако они не отвечают в полной мере некоторым требованиям к сортам для получения дигаметоидов.

Считается, что сорта или гибриды с цитоплазмой типа W/γ, унаследованной от мексиканского дикого аллотетраплоидного вида картофеля *S. stoloniferum*, как правило, мужски стерильны и их можно использовать в селекции только в качестве материнских форм [3–5; 8; 14]. Полученные нами данные в целом подтверждают этот вывод (табл. 3). Тем не менее, выявлены сорта Атлант и Весна Белая (8,3 % сортов цитоплазматического типа W), которые были способны образовывать функционально фертильную пыльцу. Появление мужски фертильных образцов с цитоплазмой W/γ связывают с тем, что они имеют в своей родословной с материнской стороны образцы южноамериканских видов *S. vernei* или *S. chacoense*, у которых также были выявлены W/γ-типы цитоплазмы [7; 11].

Т а б л и ц а 2. Показатели мужской фертильности сортов картофеля с цитоплазмой D-типа

T a b l e 2. Indicators of male fertility of potato varieties with D-type cytoplasm

Сорт Variety	Тип цитоплазмы Type of cytoplasm	Интенсивность цветения, баллы Flowering intensity, points	Пыльцевая продуктивность, баллы Pollen productivity, points	ФФП, % Pollen Functional Fertility, %
Акцент	D/α	1	Н. д.	5
Альпинист	D/α	1	2–3	5
Архидзэ	D/α	Н. д.	Н. д.	Н. д.
Башкирский	D/γ	2	2–3	10
Белоснежка	D/ α	1	2	1
Блакит	D/ α	2	2–3	5
Верас	D/ α	2	2	1
Веснянка	D/ α	2	2	5
Дельфин	D/ α	1	1	10
Дина	D/ α	Н. д.	Н. д.	Н. д.
Жаворонок	D/ α	2	2	5–7
Зорачка	D/ α	Н. д.	Н. д.	Н. д.
Колорит	D/ α	Н. д.	Н. д.	Н. д.
Крыница	D/ α	1	1	Абортивная
Лазурит	D/α	1	Н. д.	Н. д.
Манифест	D/α	2	1	1
Невский	D/α	0	Н. д.	Н. д.
Нептун	D/α	1	2	1
Никулинский	D/α	2	2	Абортивная
Рагнеда	D/α	3	2	4
Сказка	D/α	3	3	5
Скарб	D/α	1	1	5
Снегирь	D/α	1	2	0
Спадчына	D/α	1	1	5
Фальварак	D/α	2	2	2
Чарауник	D/α	2	2	1
Чародей	D/α	2	3	5
Янка	D/α	2	3	2
Adora	D/α	1	Н. д.	Н. д.
Adretta	D/α	1	1	5
Albatros	D/α	1	3	2
Anosta	D/α	1	3	Абортивная
Aula	D/α	0	–	–
Carla	D/α	Н. д.	Н. д.	Н. д.
Carola	D/α	2	1	Абортивная
Kama	D/α	3	2	Абортивная
Karlana	D/α	Н. д.	Н. д.	Н. д.
Koretta	D/α	Н. д.	Н. д.	Н. д.
Korona	D/α	3	2	1
Krasa	D/α	Н. д.	Н. д.	Н. д.
Mariella	D/α	1	2	5
Meridian	D/ α	1	3	Абортивная
Molli	D/α	Н. д.	Н. д.	Н. д.
Olga	D/α	1	1–3	5–15
Ponto	D/α	Н. д.	3	30
Saphir	D/α	Н. д.	1–2	1

Примечание. Н. д. – нет данных.

Note. Н. д. – no data.

Т а б л и ц а 3. Показатели мужской фертильности сортов картофеля с цитоплазмой W-типа

T a b l e 2. Indicators of male fertility of potato varieties with W-type cytoplasm

Сорт Variety	Тип цитоплазмы Type of cytoplasm	Интенсивность цветения, баллы Flowering intensity, points	Пыльцевая продуктивность, баллы Pollen productivity, points	ФФП, % Pollen Functional Fertility, %
Атлант	W/γ	1	3	30
Весна Белая	W/γ	2	3	20
Вектар	W/γ	2	1	Абортивная
Ветразь	W/γ	1	1	Абортивная
Здабытак	W/γ	3	1	Абортивная
Каприз	W/β	1	1	Абортивная
Лазарь	W/α	2	2	5
Ласунак	W/α	2	3	2
Метеор	W/γ	1	1	Абортивная
Одиссей	W/β	1	1	Абортивная
Пранса	W/α	Н. д.	Н. д.	Н. д.
Ресурс	W/γ	1	1	Абортивная
Универсал	W/γ	3	1	Абортивная
Арта	W/α	2	2	0
Arosa	W/γ	Н. д.	1	Абортивная
Assia	W/γ	3	1	Абортивная
Barycz	W/α	1	2	0
Heidrun	W/γ	3	1	0
Impala	W/γ	Н. д.	Н. д.	Н. д.
Meduza	W/β	3	1	Абортивная
Omulew	W/β	1	1–2	0
Pheasant	W/γ	2	1	Абортивная
Pirola	W/γ	2	1	Абортивная
Rita	W/α	Н. д.	1	Абортивная

Примечание. Н. д. – нет данных.

Note. Н. д. – no data.

Среди сортов с цитоплазмой типа W нами обнаружено несколько образцов, имеющих митохондриальный маркер типа α (без маркера D) (Лазарь, Ласунак, Пранса, Арта, Barycz, Rita), а также маркер типа β (Каприз, Одиссей, Meduza, Omulew) (табл. 3). Эти типы цитоплазм характерны для родственных диких южноамериканских видов картофеля, часто используемых в селекции: *S. acaule*, *S. spagazzinii* и *S. sparsipilum* (= *S. brevicaule*). В литературе есть сведения о мужской фертильности межвидовых гибридов с цитоплазмой типа W/α [4]. Среди образцов изученной нами коллекции с цитоплазмой такого типа только сорта Лазарь и Ласунак оказались способны к образованию низкофертильной пыльцы, остальные образцы с цитоплазмой W/α и W/β были мужски стерильны. Очевидно, несмотря на отдельные исключения, образцы с цитоплазмой W-типа следует считать нежелательными в исследованиях, имеющих целью получение мужски фертильного селекционного материала.

Заключение. На основании результатов молекулярно-генетического анализа типов цитоплазм и оценки показателей мужской фертильности 130 сортов картофеля выделены сорта Аксамит, Бриз, Дубрава, Уладар, Alwara, Ausonia, Carlita, Fresco, Labadia, Latona, Liu, Lyra, Quarta, Satina, Sissi, которые могут быть рекомендованы в качестве эффективных опылителей в скрещиваниях с низко фертильными тетраплоидными источниками ценных генов, в частности с митотически удвоенными родительскими линиями, полученными на основе межвидовых гибридов картофеля. Эти же сорта по комплексу селекционно-ценных признаков пригодны для получения первичных дигаметоидов, обладающих потенциалом фертильности для использования в гибридной селекции на диплоидном уровне. Названные фертильные образцы выделены среди представителей цитоплазматического типа T/β. Среди представителей цитоплазматических типов D и W хотя и возможно выявление мужски фертильных образцов, вероятность такого события достаточно низкая.

Список использованных источников

1. Carroll, C. P. Aspects of male fertility in group *Tuberosum* dihaploids / C. P. Carroll, R. J. Low // *Potato Research*. – 1976. – Vol. 19, N 2. – P. 109–121. <https://doi.org/10.1007/bf02360411>
2. Diploid potato germplasm derived from wild and land race genetic resources / K. Watanabe [et al.] // *American Potato J.* – 1994. – Vol. 71, N 9. – P. 599–604. <https://doi.org/10.1007/bf02851525>
3. Sanetomo, R. Cytoplasmic genome types of European potatoes and their effects on complex agronomic traits / R. Sanetomo, C. Gebhardt // *BMC Plant Biology*. – 2015. – Vol. 15, N 6. – Art. 162. <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0545-y>
4. Использование молекулярных маркеров R генов и типов цитоплазмы при интрогрессивной гибридизации диких полиплоидных мексиканских видов картофеля / Н. М. Зотева [и др.] // *Сельскохозяйственная биология*. – 2017. – Т. 52, № 5. – С. 964–975. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2017.5.964rus>
5. Cytoplasmic diversity in potato breeding: case study from the International Potato Center / E. Mihovilovich [et al.] // *Mol. Breed.* – 2015. – Vol. 35, N 6. – Art. 137. <https://doi.org/10.1007/s11032-015-0326-1>
6. Towards F1 hybrid seed potato breeding / P. Lindhout [et al.] // *Potato Research*. – 2011. – Vol. 54, N 4. – P. 301–312. <https://doi.org/10.1007/s11540-011-9196-z>
7. Yeh, B. P. Meiosis in *Solanum tuberosum* haploids and haploid–haploid F1 hybrids / B. P. Yeh, S. J. Peloquin, R. W. Hougas // *Canadian J. Genet. Cytol.* – 1964. – Vol. 6, N 4. – P. 393–402. <https://doi.org/10.1139/g64-050>
8. Hosaka, K. Development of a rapid identification method for potato cytoplasm and its use for evaluating Japanese collections / K. Hosaka, R. Sanetomo // *Theor. Appl. Genet.* – 2012. – Vol. 125, N 6. – P. 1237–1251. <https://doi.org/10.1007/s00122-012-1909-4>
9. Grun, P. Evolution of cytoplasmic factors in tetraploid cultivated potatoes (*Solanaceae*) / P. Grun, C. Ochoa, D. Capage // *American J. of Botanic.* – 1977. – Vol. 64, N 4. – P. 412–420. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1977.tb12363.x>
10. Dionne, L. A. Cytoplasmic sterility in derivatives of *Solanum demissum* / L. A. Dionne // *American Potato J.* – 1961. – Vol. 38, N 4. – P. 117–120. <https://doi.org/10.1007/bf02870217>
11. Molecular markers for cytoplasm in potato: male sterility and contribution of different plastid- mitochondrial configurations to starch production / A. Lössl [et al.] // *Euphytica*. – 2000. – Vol. 116, N 3. – P. 221–230. <https://doi.org/10.1023/a:1004039320227>
12. Ермишин, А. П. Создание исходного материала для маркер-опосредованной селекции родительских линий картофеля (*Solanum tuberosum* L.) на диплоидном уровне / А. П. Ермишин, Е. В. Воронкова // *Сельскохозяйственная биология*. – 2017. – Т. 52, № 1. – С. 50–62. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2017.1.50rus>
13. Pallais, N. Research on the physiology of potato sexual seed production / N. Pallais, N. Fong, D. Berrios // *Proc. Int. conf. "Innovative methods for propagating potatoes"*. CIP Rep. 28th Planning Conf. – Lima, CIP, 1984. – P. 149–168.
14. Hosaka K., Sanetomo R. Application of a PCR-based cytoplasm genotyping method for phylogenetic analysis in potato / K. Hosaka, R. Sanetomo // *American J. Potato Research*. – 2014. – Vol. 91, N 3. – P. 246–253. <https://doi.org/10.1007/s12230-013-9344-x>

References

1. Carroll C. P., Low R. J. Aspects of male fertility in group *Tuberosum* dihaploids. *Potato Research*, 1976, vol. 19, no. 2, pp. 109–121. <https://doi.org/10.1007/bf02360411>
2. Watanabe K., Orrillo M., Iwanaga M., Ortiz R., Freyre R., Perez S. Diploid potato germplasm derived from wild and land race genetic resources. *American Potato Journal*, 1994, vol. 71, no. 9, pp. 599–604. <https://doi.org/10.1007/bf02851525>
3. Sanetomo R., Gebhardt C. Cytoplasmic genome types of European potatoes and their effects on complex agronomic traits. *BMC Plant Biology*, 2015, vol. 15, no. 6, art. 162. <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0545-y>
4. Zoteyeva N. M., Antonova O. Yu., Klimenko N. S., Apalikova O. V., Carlson-Nilsson U., Karabitsina Yu. I., Ukhato-va Yu. V., Gavrilenko T. A. Facilitation of introgressive hybridization of wild polyploid Mexican potato species using DNA markers of R genes and of different cytoplasmic types. *Selskokhozhajstvennaja biologija = Agriculture biology*, 2017, vol. 52, no. 5, pp. 964–975 (in Russian). <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2017.5.964rus>
5. Mihovilovich E., Sanetomo R., Hosaka K., Ordoñez B., Aponte M., Bonierbale M. Cytoplasmic diversity in potato breeding: case study from the International Potato Center. *Molecular Breeding*, 2015, vol. 35, no. 6, art. 137. <https://doi.org/10.1007/s11032-015-0326-1>
6. Lindhout P., Meijer D., Schotte T. Ronald C. B., Hutten R. C. B., Visser R. G. F., van Eck H. J. Towards F1 hybrid seed potato breeding. *Potato Research*, 2011, vol. 54, no. 4, pp. 301–312. <https://doi.org/10.1007/s11540-011-9196-z>
7. Yeh B. P., Peloquin S. J., Hougas R. W. Meiosis in *Solanum tuberosum* haploids and haploid–haploid F1 hybrids. *Canadian Journal of Genetic and Cytology*, 1964, vol. 6, no. 4, pp. 393–402. <https://doi.org/10.1139/g64-050>
8. Hosaka K., Sanetomo R. Development of a rapid identification method for potato cytoplasm and its use for evaluating Japanese collections. *Theoretical and Applied Genetics*, 2012, vol. 125, no. 6, pp. 1237–1251. <https://doi.org/10.1007/s00122-012-1909-4>
9. Grun P., Ochoa C., Capage D. Evolution of cytoplasmic factors in tetraploid cultivated potatoes (*Solanaceae*). *American Journal of Botany*, 1977, vol. 64, no. 4, pp. 412–420. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1977.tb12363.x>
10. Dionne L. A. Cytoplasmic sterility in derivatives of *Solanum demissum*. *American Potato Journal*, 1961, vol. 38, no. 4, pp. 117–120. <https://doi.org/10.1007/bf02870217>
11. Lössl A., Götz M., Braun A., Wenzel G. Molecular markers for cytoplasm in potato: male sterility and contribution of different plastid-mitochondrial configurations to starch production. *Euphytica*, 2000, vol. 116, no. 3, pp. 221–230. <https://doi.org/10.1023/a:1004039320227>

12. Yermishin A. P., Voronkova E. V. Development of initial material for marker assisted potato (*Solanum tuberosum* L.) parental line breeding at the diploid level (review). *Selskokhozhajstvennaja biologija = Agriculture Biology*, 2017, vol. 52, no. 1, pp. 50–62 (in Russian). <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2017.1.50rus>
13. Pallais N., Fong N., Berrios D. Research on the physiology of potato sexual seed production. *Proceeding of International conference "Innovative methods for propagating potatoes"*. Lima, CIP, 1984, pp. 149–168.
14. Hosaka K., Sanetomo R. Application of a PCR-based cytoplasm genotyping method for phylogenetic analysis in potato. *American Journal of Potato Research*, 2014, vol. 91, no. 3, pp. 246–253. <https://doi.org/10.1007/s12230-013-9344-x>

Информация об авторах

Воронкова Елена Васильевна – канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: e.voronkova@igc.by. ORCID: 0000-0001-9747-8622.

Лушка Виктория Ивановна – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: v.luksha@igc.by.

Полюхович Юлия Владимировна – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: yu.paliukhovich@igc.by.

Гукасян Ольга Николаевна – науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь).

Жарич Виктор Михайлович – науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь).

Ермишин Александр Петрович – д-р биол. наук, профессор, заведующий лабораторией. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: Ermishin@igc.by. ORCID: 0000-0002-3106-4926.

Information about the authors

Voronkova Elena V. – Ph. D. (Biology), Leader Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Science of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: e.voronkova@igc.by. ORCID: 0000-0001-9747-8622.

Luksha Victoria I. – Ph. D. (Biology), Senior Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Science of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: v.luksha@igc.by.

Poliukhovich Julia V. – Ph. D. (Biology), Senior Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Science of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: yu.paliukhovich@igc.by.

Gukasian Olga N. – Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Science of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus).

Zharich Victor M. – Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Science of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus).

Yermishin Alexander P. – D. Sc. (Biology), Professor, Head of the Laboratory. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Science of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: Ermishin@igc.by. ORCID: 0000-0002-3106-4926.