

ХАРАКТЕРИСТИКА СОРТОВ И ГИБРИДОВ КАРТОФЕЛЯ ПО ФЕРТИЛЬНОСТИ

В.А. Бирюкова¹, кандидат биологических наук, В.А. Жарова¹,
 А.В. Митюшкин¹, Н.А. Чалая², кандидаты сельскохозяйственных наук,
 Е.В. Рогозина², В.А. Козлов³, доктора сельскохозяйственных наук, И.В. Шмыгля¹

¹Федеральный исследовательский центр картофеля имени А.Г. Лорха,
 140051, Московская обл., Люберцы, д.п. Красково, ул. Лорха, 23, литер V
 E-mail: vika_biryukova@inbox.ru

²Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений
 имени Н.И. Вавилова (ВИР),
 190000, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44,
 E-mail: rogozinaelena@gmail.com

³Научно-практический центр НАН Беларуси по картофелеводству и плодоовощеводству,
 223013, Минская обл., п. Самохваловичи, ул. Ковалева, 2а,
 E-mail: wiko@mail.ru.

Большинство сортов и гибридов картофеля из-за своего сложного межвидового происхождения стерильны или слабофертильны. Для составления и выполнения программ по гибридизации необходимы сведения о фертильности сортов и гибридов, используемых в качестве исходных родительских форм. Цель исследования – поиск эффективных опылителей среди сортов и гибридов картофеля с использованием традиционных и маркер-ассоциированных методов оценки. Проанализированы результаты различных типов межсортовых скрещиваний, проведенных в 2008–2020 гг. В качестве опылителей выделено 29 сортов и гибридов картофеля, обладающих комплексом таких хозяйственно-ценных признаков, как устойчивость к патогенам, пригодность к переработке и др. По результатам корреляционного анализа наиболее пригодны для характеристики опылителей такие показатели, как количество образовавшихся ягод и число семян на опыленный цветок. На основе этих показателей был рассчитан индекс фертильности, согласно которому в число наиболее эффективных опылителей, наряду с сортами, вошли два межвидовых гибрида 88.16/20 и 88.34/14, в происхождении которых участвовал устойчивый к УВК автотетраплоид *S. garciae* K2727 (ВИР). Поскольку мужская стерильность у картофеля ассоциируется с определенным типом цитоплазматического генома, информацию о типе цитоплазмы можно рассматривать в качестве одного из показателей стерильности/фертильности сортов и гибридов. С использованием молекулярных маркеров изучено генетическое разнообразие цитоплазматического генома 207 генотипов картофеля, включая сорта отечественной и зарубежной селекции, гибриды-беккроссы и образцы видов *Solanum*. Среди них 48 % характеризуются наличием цитоплазмы T (T/β) типа, 28 % – D-типа, 24 % – W (W/α, W/β, W/γ) -типа. Среди иностранных сортов картофеля и выделенных опылителей преобладает T-тип цитоплазмы, тогда как среди отечественных сортов картофеля наибольшее число генотипов с D-типом. Редко встречающиеся подтипы W/α и W/β обнаружены у межвидовых гибридов и видов *Solanum* и отсутствуют у сортов картофеля. Молекулярный маркер YES3-3A гена *Ryso* выявлен не только в генотипах с W/γ-типом цитоплазматического генома.

CHARACTERISTICS OF VARIETIES AND HYBRIDS OF POTATO ON FERTILITY

Biryukova V.A.¹, Zharova V.A.¹, Mitushkin A. V.¹, Chalaya N.A.², Rogozina E.V.², Kozlov V. A.³, Shmyglya I.V.¹

¹Russian Potato Research Center,
 140051, Moskovskaya obl., Lyubertsy, d.p. Kraskovo, ul. Lorkha, 23, liter V
 E-mail: vika_biryukova@inbox.ru

²Federal Research Center N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR),
 190000, Sankt-Peterburg, ul. B. Morskaya, 42, 44
 E-mail: rogozinaelena@gmail.com

³Research and Practical Centre of National Academy of Sciences of Belarus for Potato, Fruit and Vegetable Growing,
 223013, Minskaya obl., p. Samokhvalovichy, ul. Kovaleva, 2a
 E-mail: wiko@mail.ru.

Most cultivars and hybrids of potato are sterile or low fertile due to their complex interspecific origin. Information on the fertility of cultivars and hybrids used as initial parent forms is need to form and implement breeding programs. Searching for effective pollinators among cultivars and hybrids using traditional breeding tools in combination with marker-assisted selection is purpose of present study. In our study, we have analyzed the results of various types of inter-varietal crosses carried out in 2008-2020 years. Among potato cultivars and hybrids, twenty-nine genotypes were identified as pollinators with a complex of agronomic traits, such as resistance to pathogens, suitability for processing, etc. This genotypes can be used as perspective parental forms for different directions of breeding work. Correlation analysis between main indicators of fertility showed that the most reliable for the characteristics of pollinators are the number of formed berries and the number of seeds per pollinated flower. Index of fertility calculated using these indicators. Genotypes identified among potato cultivars and hybrids as pollinators were separated by fertility index into conditional groups. Two interspecific hybrids 88.16/20 and 88.34/14, in the origin of which used the autotetraploid *S. garciae* K2727 (VIR) resistant to potato virus Y, were selected among the most effective pollinators along with cultivars. Since male sterility in potatoes is associated with a specific type of cytoplasmic genome, therefore information on the type of cytoplasm can be considered as one of the indicators of sterility / fertility of cultivars and hybrids. Genetic diversity of the cytoplasmic genome of 207 potato genotypes, including cultivars of Russian and foreign selection, backcross hybrids and samples of species *Solanum*, was determined with specific molecular markers. Among 207 studied samples of potato, 48% had T (T / β) type cytoplasm, 28% had the D-type cytoplasm, 24% had the W (W / α, W / β, W / γ) -type cytoplasm. Among foreign varieties of potato and selected pollinators T-type cytoplasm predominates, while among the Russian cultivars of potato the largest number of genotypes had D-type cytoplasm. Rare subtypes cytoplasm W / α and W / β were found in interspecific hybrids and species *Solanum* and were absent in potato cultivars. The molecular marker YES3-3A of the *Ry_{so}* gene was found not only in genotypes with the W / γ-type of the cytoplasmic genome.

Ключевые слова: картофель, *Solanum tuberosum* L., цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС), типы цитоплазмы, гены устойчивости, маркер-ассоциированная селекция, Y вирус картофеля, ДНК маркеры

Картофель как вегетативно размножаемая культура характеризуется рядом биологических особенностей, сильно затрудняющих селекционный процесс. К их числу относятся низкая интенсивность или отсутствие цветения, низкая фертильность (стерильность) многих исходных форм и плохая завязываемость ягод при гибридизации [1, 2]. Практически все цветущие растения картофеля можно использовать в качестве исходных материнских форм. Однако возможности селекционера в выборе эффективных опылителей весьма ограничены. Фертильность пыльцы – важный признак, от которого во многом зависят результаты гибридизации.

Способность к образованию семян – основной показатель фертильности растений. В качестве критериев оценки опылителей по фертильности используют такие признаки, как количество образовавшихся ягод, число семян, полученных на одну ягоду и на один опыленный цветок. Для более объективной оценки фертильности пыльцевых зерен наряду с традиционными применяют лабораторные методы – определение количества окрашиваемой в ацетокармине пыльцы и число проросших на искусственной среде пыльцевых зерен. Лабораторные методы считают косвенными и позволяют лишь приблизительно судить о возможностях использования сорта в качестве опылителя [2].

Современные сорта картофеля имеют высокую степень гетерозиготности, сложную гибридную природу и служат результатом интенсивной селекции [3, 4]. Кроме того, для большинства сортов и гибридов картофеля характерна цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС, англ. Cytoplasmic male sterility, CMS). Они либо не образуют пыльцу, либо их пыльца нежизнеспособна. Кроме ЦМС некоторые формы обладают женской стерильностью и более того, треть сортов картофеля не образуют ягод [1].

Факторы ЦМС у картофеля находятся на митохондриальной и хлоропластной ДНК и обеспечивают стерильность в присутствии ядерных доминантных генов. Поэтому для решения проблемы ЦМС в селекционных программах важна точная идентификация типа цитоплазматического генома [5, 6, 7]. Сегодня для селекции картофеля доступны различные диагностические ДНК-маркеры. Системы молекулярных маркеров, специфичных для α , β и γ типов митохондриальной ДНК и T, D, P, A, M и W типов хлоропластной ДНК разработаны и широко используются для определения типа цитоплазматического генома [6, 8, 9].

Среди современных сортов картофеля ЦМС обнаружена у генотипов, созданных в результате межвидовой гибридизации, производных от североамериканских видов *S. demissum* Lindl. и *S. stoloniferum* Schldl. Вид *S. demissum*, широко использовали в селекции как источник устойчивости к фитофторе, а вид *S. stoloniferum* – в качестве источника крайней устойчивости к Y вирусу картофеля [1, 6]. ЦМС-гибриды от *S. stoloniferum* характеризуются тетрадной стерильностью [1, 10, 11]. Установлено, что цитоплазма, полученная от *S. stoloniferum*, относится к W/ γ -подтипу, а от *S. demissum* – к D-типу. ЦМС-гибриды-беккроссы, созданные на основе этих видов, обычно пригодны только в качестве материнских форм для скрещивания. Однако и среди них могут встречаться фертильные формы [1, 6, 11]. Поскольку ЦМС у картофеля ассоциируется с определенным ти-

Key words. potato, *Solanum tuberosum* L., cytoplasmic male sterility (CMS), cytoplasmic types, resistance genes, marker-assistant selection, potato virus Y, DNA markers

пом цитоплазматического генома, информацию о типе цитоплазмы можно рассматривать в качестве одного из показателей для характеристики сортов и гибридов по фертильности.

Ранее проведенные исследования европейских и отечественных сортов и селекционных клонов картофеля, показали, что среди них наиболее часто встречаются формы с цитоплазмой T-, D- и W-типа [6, 10, 11]. У изученных 1217 европейских сортов и селекционных клонов картофеля она была дифференцирована следующим образом: T-типа – 59,4 %, D-типа – 27,4 % и W-типа – 12,2 %, цитоплазма A- и M-типов была редкой (соответственно 0,7 % и 0,3 %), а P-типа отсутствовала [6].

Цель исследования – поиск эффективных опылителей среди сортов и гибридов картофеля (в том числе, полученных на основе межвидовой гибридизации) с использованием традиционных методов оценки в сочетании с маркер-ассоциированной селекцией.

Методика. В работе исследовали 207 генотипов картофеля, из них 160 сортов отечественной и зарубежной селекции, 30 гибридов-беккроссов межвидового происхождения из коллекции ВНИИКС и ВИР, НПЦ НАН Беларуси по картофелеводству и плодоовощеводству, 17 образцов видов *Solanum* из ВИР.

В работе проанализированы результаты различных типов межсортовых скрещиваний, проведенных в 2008–2020 гг. в полевых условиях. Всего было опылено 150402 цветков, получено 67750 ягод и 11739330 гибридных семян. В качестве главных критериев оценки опылителей по фертильности на основе результатов искусственной гибридизации были выбраны количество образовавшихся ягод, число семян на ягоду, число семян на опыленный цветок и индекс фертильности (ИФ). Индекс фертильности рассчитывали, как среднее арифметическое между ягодообразованием (выраженным в %) и числом семян на опыленный цветок [3]. Чем больше количество образовавшихся ягод и число семян на опыленный цветок, тем выше ИФ. Связь между показателями фертильности опылителей определяли с использованием коэффициента корреляции (r), рассчитанного в программе Microsoft Excel. Достоверность коэффициента корреляции определяли, используя эмпирическое значение коэффициента Стьюдента, по формуле $t_r = r \times \sqrt{n-2}/\sqrt{1-r^2}$, где n – объем выборки. Эмпирическое значение сравнивали с критическим значением критерия Стьюдента $t_{\text{критическое}} = 2,052$ при числе степеней свободы $v=N-2=27$ и доверительном уровне значимости 95 %. Благоприятными для гибридизации по метеоусловиям были 2008, 2012, 2015, 2017, 2019, 2020 гг.; неблагоприятными – 2009, 2011, 2013, 2014, 2016, 2018 гг.

В качестве современных инструментов оценки использовали молекулярные маркеры определения типа цитоплазматического генома и маркеры генов экстремальной устойчивости к YВК.

Выделение ДНК проводили СТАВ методом с изменениями [11]. Свежесобранные растения в культуре *in vitro* или молодые листья полевых растений, а также световые ростки клубней (200...250 мг) гомогенизировали с 1 мл 2×-СТАВ буфера, содержащего 2 % (v/v) 2-меркаптоэтанол.

Для определения типа цитоплазматического генома применяли простую и информативную методику, разрабо-

танную японскими исследователями [5, 6], включающую набор из пяти цитоплазматических маркеров (четыре хлоропластных и один митохондриальный ДНК-маркер), которые дифференцируют восемь типов цитоплазмы картофеля: А, М, Р, W (W/α, W/β, W/γ), Т (Т/β) и D. Рестриктию ПЦР-продуктов проводили с использованием BamHI (СибЭнзим), согласно протоколу фирмы-производителя.

Для молекулярного скрининга на наличие маркеров генов экстремальной устойчивости к YBK использовали STS-маркер YES3-3A гена Ry_{sto} [11, 12], SCAR-маркер RYSC3 гена Ry_{adg} [12, 13].

Аmplификацию ДНК осуществляли в термоциклере PTC-100 (MJ Research). Стандартная реакционная смесь объёмом 25 мкл содержала 10X буфер для Taq ДНК-полимеразы (Синтол), 2,5 мМ смесь dNTP (Хеликон), 25 мМ водный раствор хлорида магния (Fermentas), 5...10 пкмоль каждого праймера (Синтол), 0,2 мкл (5 е.а./мкл) Taq ДНК-полимеразы (Синтол), 20 нг пробы ДНК и 13...10 мкл автоклавированной бидистиллированной воды. Присутствие специфических фрагментов детектировали электрофоретическим разделением продуктов амплификации в 1,5...2,0 %-ном агарозном геле, окрашенном бромистым этидием.

Результаты молекулярного типирования цитоплазматической ДНК сравнивали с фертильностью сортов и гибридов, определенной традиционными методами, картофеля.

Результаты и обсуждение. Среди сортов и гибридов, изученных за 2008–2020 гг., выделено 29 опылителей. За годы исследований проработано 3213 комбинаций скрещиваний с их участием. Наибольшее количество ягод завязалось при использовании в качестве опылителей сортов Bellarosa, Gala, Labadia, VR 808, Ferrari, Kenza, Дубрава, Бриз, Голубка, Innovator (табл. 1); семян на цветок – Kenza, Голубка, Ferrari, Bellarosa, Дубрава, Бриз, VR 808, Gala, Labadia и гибрида 88.34/14; семян на ягоду – Kenza, Голубка, Bellarosa, Ferrari, Бриз, Gala, Дубрава, Labadia, Вымпел, Фрителла и гибрида 88.34/14.

Связь между тремя показателями фертильности (количество образовавшихся ягод, число семян на ягоду и число семян на опыленный цветок) характеризовалось высоким положительным коэффициентом корреляции ($r = 0,75...0,9$). Зависимость между количеством образовавшихся ягод и числом семян на одну ягоду была слабее ($r = 0,75$; $t_r = 5,9 > 2,052$), чем между количеством обра-

Табл. 1. Критерии оценки опылителей по фертильности

Опылитель	Годы проведения гибридизации	Количество ягод	Количество семян на 1 цветок	Количество семян на 1 ягоду
Kenza (Франция)	2017, 2018, 2019, 2020	589,75 ± 282,4	163,5 ± 42,1	207,3 ± 31,7
Голубка	2017, 2018	547 ± 28	143,4 ± 63,1	200,6 ± 38,5
Ferrari (Франция)	2019, 2020	716 ± 566	138,1 ± 12,8	197,4 ± 5,4
Bellarosa (Германия)	2016, 2017, 2018, 2019, 2020	1013,2 ± 142,9	137,2 ± 20,1	198,2 ± 18,6
VR 808 (Голландия)	2016, 2017, 2019, 2020	738,8 ± 212	107,9 ± 22,4	163,5 ± 23,6
Бриз (Белоруссия)	2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	565,4 ± 80,4	109,3 ± 21,9	178,3 ± 17,3
Дубрава (Белоруссия)	2008, 2011, 2012, 2013, 2015, 2016, 2017, 2019, 2020	565,8 ± 150,4	109,6 ± 23,5	173,4 ± 22,3
Gala (Германия)	2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	920,8 ± 219	105,6 ± 22,8	177,9 ± 20,3
88.34/14	2008, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2017, 2018	465,8 ± 152,7	96,25 ± 35,6	165,5 ± 31
Labadia (Голландия)	2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	760,6 ± 222,5	84,3 ± 21,5	164,3 ± 17,2
Мираж (2747-11)	2019, 2020	245,5 ± 27,5	67,3 ± 30,9	123,2 ± 47,6
88.16/20	2008, 2009, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015	258,6 ± 82	79,1 ± 22,1	143,1 ± 20,5
Тирас (Украина)	2009, 2011, 2012, 2013, 2015, 2016, 2017, 2020	251 ± 87,5	63 ± 17,1	141,2 ± 17,2
Ausonia (Голландия)	2008, 2009, 2011, 2012, 2014, 2015, 2018	211,9 ± 128,7	67,7 ± 37,1	144 ± 29,9
Киви	2008, 2009, 2011, 2015, 2016, 2017, 2018	303,4 ± 101,5	60,9 ± 15,6	143,7 ± 18,8
128-6	2008, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015	421,8 ± 185,6	55,4 ± 17,5	134,9 ± 22,7
Аврора	2008, 2009, 2012, 2013, 2014, 2015	496 ± 165,4	55,1 ± 10,7	142,6 ± 4,4
Innovator (Голландия)	2008, 2009, 2011, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	527,8 ± 88,1	54,8 ± 14,5	124,5 ± 13,4
Русский сувенир	2008, 2009, 2011, 2012, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018	184,1 ± 45,6	52,3 ± 14,1	133,3 ± 11,4
Брянский надёжный	2008, 2009, 2011, 2012, 2015	147 ± 59,3	46,04 ± 12,2	131,38 ± 15,1
Гулливер	2018, 2019, 2020	182,5 ± 67	36,5 ± 12,7	121,9 ± 22,7
Voga Valley (Корея)	2008, 2009, 2011, 2014, 2015, 2019	324,2 ± 192,2	42,3 ± 14	130,8 ± 15,1
Вымпел	2018, 2019, 2020	290,3 ± 197,7	36,7 ± 24	155,6 ± 49
Latona (Голландия)	2008, 2009, 2011, 2018	346,5 ± 295,5	32,9 ± 17	113,1 ± 23,5
Крепыш	2009, 2015, 2018, 2019, 2020	231,4 ± 103,6	28,9 ± 11,8	107,2 ± 11,9
Жуковский ранний	2008, 2009, 2015, 2017	94 ± 61,6	23,6 ± 12,4	100,9 ± 7,4
Sagro Mira (Венгрия)	2012, 2013, 2014, 2015	63 ± 23,2	16,3 ± 8,1	93,8 ± 20,6
Фрителла	2016, 2017, 2018, 2019	44,8 ± 15,9	13 ± 3,5	146,6 ± 40,5
Найда	2008, 2009	136,5 ± 135,5	8,7 ± 8,5	73,5 ± 18,5
HCP ₀₅		227	28,2	26,4

Табл. 2. Характеристика опылителей

Опылитель	КУВС*	Ягодообразование, %	ИФ**	Тип (подтип) цитоплазмы
Kenza (Франция)	102	75,5 ± 7,6	119,5 ± 24,8	T
Голубка	43	67,9 ± 18,6	105,75 ± 40,7	T
Ferrari (Франция)	57	69,8 ± 4,6	104 ± 8,7	T
Bellarosa (Германия)	205	67,4 ± 5,3	102,3 ± 12,7	T
VR 808 (Голландия)	106	63,6 ± 7,8	85,7 ± 14,8	T
Бриз (Белоруссия)	165	58,3 ± 7,8	83,8 ± 13,9	T
Дубрава (Белоруссия)	205	55,2 ± 8,8	82,4 ± 16	T
Gala (Германия)	189	54,6 ± 6,9	80 ± 14,8	T
88.34/14	305	47,9 ± 8	72,1 ± 21,7	W/α
Labadia (Голландия)	319	45,5 ± 8,3	64,9 ± 14,7	T
Мираж (2747-11)	93	58,9 ± 1,4	63,1 ± 14,8	D
88.16/20	102	46 ± 8,5	62,5 ± 15,1	W/α
Тирас (Украина)	99	39,2 ± 7,8	51,1 ± 4,3	T
Ausonia (Голландия)	66	32,7 ± 12	50,2 ± 24,4	T
Киви	59	37,7 ± 6,6	49,3 ± 11	T
128-6	106	38,5 ± 7,5	47 ± 12,2	D
Аврора	119	38,7 ± 7	46,9 ± 9	T
Innovator (Голландия)	106	34,1 ± 7,3	46,4 ± 11,2	T
Русский сувенир	222	34,5 ± 7,6	43,4 ± 10,7	T
Брянский надёжный	68	33 ± 7,4	39,5 ± 9,7	T
Гулливер	41	31,5 ± 9,3	36,2 ± 9,7	T
Boga Valley (Корея)	43	29,7 ± 8,9	36 ± 12,5	T
Вымпел	31	27,3 ± 15	32,1 ± 19,4	D
Latona (Голландия)	58	23,1 ± 11	28 ± 14	T
Крепыш	49	25,6 ± 9,3	27,1 ± 10,5	T
Жуковский ранний	23	21,6 ± 9,7	22,7 ± 11	D
Sargo Mira (Венгрия)	36	14,5 ± 5,3	15,4 ± 6,6	D
Фрителла	25	10,5 ± 3,8	11,7 ± 3	D
Наяда	17	9,5 ± 9,2	9,1 ± 8,9	D
НСР ₀₅	–	11	17,6	–

*КУВС – количество удачных вариантов скрещивания, **ИФ – индекс фертильности

зовавшихся ягод и числом семян на опыленный цветок ($r = 0,79$; $t_r = 6,7 > 2,052$). Поэтому для более достоверной оценки опылителей по фертильности в дальнейшем использовали два показателя – количество образовавшихся ягод и число семян на опыленный цветок, на основе которых рассчитывали индекс фертильности (ИФ).

Самые высокие величины ИФ отмечены у сортов Kenza, Голубка, Ferrari, Bellarosa, наименьшие – у сортов Sargo Mira, Фрителла, Наяда (табл. 2). У остальных он находился в пределах 85...22. Незначительное влияние на величину показателя ИФ также оказывает объём проведенных скрещиваний ($r = 0,57$; $t_r = 3,6 > 2,052$).

Условно по фертильности опылители можно распределить на следующие группы:

I очень хорошие (наиболее эффективные, ИФ > 60) – Kenza, Голубка, Ferrari, Bellarosa, VR808, Бриз, Дубрава, Gala, 88.34/14, Labadia, Мираж, 88.16/20;

II хорошие (эффективные, ИФ от 60 до 30) – Тирас, Ausonia, Киви, 128-6, Аврора, Innovator, Русский сувенир, Вымпел, Гулливер, Брянский надёжный, Boga Valley;

III слабо-фертильные (ИФ < 30) – Latona, Крепыш, Жуковский ранний, Sargo Mira, Фрителла, Наяда.

При одинаковом объёме скрещиваний использование опылителей первых двух групп даёт возможность получать большее количество семян, чем включение в гибридизацию слабо-фертильных опылителей.

В нашем исследовании из 207 генотипов картофеля (табл. 3), включающих отечественные и иностранные

сорта, межвидовые гибриды и виды *Solanum*, 48 % характеризовались наличием цитоплазмы Т-типа (T/β), 28 % – D-типа, 24 % – W-типа (W/α, W/β, W/γ). Генотипы с М-, Р- и А-типами не обнаружены. Результаты молекулярного типирования цитоплазматической ДНК отечественных и иностранных сортов картофеля согласуются с данными Sanetomo, Gebhardt [6], Song и Schwarzfischer [11], Гавриленко и др. [10].

Среди иностранных сортов картофеля и выделенных опылителей (см. табл. 2) также преобладают образцы с цитоплазмой Т-типа. Тогда как среди отечественных сортов количество генотипов с D-типом выше, чем с Т-типом (T/β), и составляет 44 % и 35 % соответственно. Полученное соотношение по типам цитоплазмы среди отечественных сортов хорошо согласуется с результатами Гавриленко и др. [10], по данным которых среди 185 сортов картофеля, созданных в России и странах ближнего зарубежья из коллекции ВИР доля образцов с цитоплазмой D-типа (50,8 %) также несколько превышает количество форм с Т-типом (40,0 %). Такая ситуация, возможно, связана с тем, что в России, наряду с урожайностью и качеством продукции, к основным направлениям селекции относится устойчивость к фитопатогенам. Для картофеля самыми вредоносными патогенами остаются фитофтороз (*Phytophthora infestans* Mont. de Bary), Y вирус картофеля (YVK) и картофельная цистообразующая нематода. Поэтому в качестве исходного материала отечественные ученые, как правило, используют сорта и межвидовые гибриды, созданные

Табл. 3. Типы цитоплазмы сортов, гибридов и некоторых видов картофеля

Тип (подтип) цитоплазмы	Образец	%
Т (Т/β)	<p>Отечественные сорта: Аврора, Брянский деликатес, Брянский надёжный, Брянский ранний, Валентина, Вдохновение, Голубизна, Голубка, Глория, Гулливер, Дарёнка, Киви, Красная заря, Крепыш, Лакомка, Лорх, Нида, Осень, Русский сувенир, Талисман, Фиолетовый, Чернский, Элексир, Янтарь</p> <p>Белорусские сорта: Бриз, Дубрава, Журавинка, Лилея, Уладар</p> <p>Иностранные сорта: Тирас (Украина), Agria (Германия), Arsenal (Голландия), Artemis (Голландия), Asterix (Голландия), Atlantic (США), Ausiona (Голландия), Bellarosa (Германия), Bernadette (Германия), Bimonda (Голландия), Bonnie (Великобритания), Bora Valley (Корея), Blondine (Франция), Blue Belle (Венгрия), Cardinal (Голландия), Cherie (Франция), Concorde (Голландия), Colomba (Голландия), Courage (Голландия), CN 99 113 1 (Франция), Darwina (Германия), Desiree (Голландия), Dounia (Франция), El Beida (Франция), Eldorado (Франция), Florice (Франция), Fontane (Голландия), Ferrari (Франция), Gala (Германия), Granola (Германия), Impala (Голландия), Innovator (Голландия), Juwel (Германия), Kenza (Франция), Kenza (Франция), Labadia (Голландия), Lady Balfour (Великобритания), Lady Rosetta (Голландия), Latona (Голландия), Nazca (Франция), Nicola (Германия), Oclair (Франция), Malice (Франция), Mandola (Франция), Maris Piper (Великобритания), Miranda (Германия), Mondial (Голландия), Picasso (Голландия), Platina (Голландия), Pomidor (Франция), Red Fantasy (Германия), Red Scarlett (Голландия), Riviera (Голландия), Rikea (Германия), Romano (Голландия), Romanze (Германия), Rosanna (Франция), Santana (Голландия), Sante (Голландия), Secura (Голландия), VR 808 (Голландия), Velox (Германия), Victoria (Голландия)</p> <p>Межвидовые гибриды: FL 2373 (США), белорусские гибриды: 213.24-31, 213.38а-2, 213.11-32 КС 211 ху 04-10, 201.206-48, 213.300-2, 38ау-39d, 71-10-10</p>	48
D	<p>Отечественные сорта: Башкирский, Белоснежка, Браво, Вектор, Ветеран, Взрыв, Вымпел, Диво, Жигулёвский, Жуковский ранний, Ирбитский, Краса Мещёры, Любава, Мираж, Находка, Наяда, Пранса, Рамзай, Регги, Резерв, Скороплодный, Слава Брянщины, Танай, Удача, Утёнок, Фаворит, Фрителла, Чародей, Чароит, Эффект</p> <p>Белорусские сорта: Волат, Живица, Скарб</p> <p>Иностранные сорта: Adretta (Германия), Axona (Венгрия), Colette (Германия), El Munda (Голландия), Natascha (Германия), Mustang (Голландия), Roxu (Германия), Sapro Mira (Венгрия)</p> <p>Межвидовые гибриды: гибриды ВНИИКС: 128-6, 97.11-31, 97.11.34; белорусские гибриды: 20113-11, 201.161-11, 92 ху 00-2, 209.79-4, 110ху 0911-19, 89у 06-2а, 201116-2, 001125-43; FL 1867 (США)</p> <p>Виды Solanum ВИР: <i>S. verrucosum</i> Schtdl.24991126, <i>S. verrucosum</i> 24315123, <i>S. papita</i> Rydb.16888178, <i>S. stoloniferum</i> 3326405</p>	28
W (W/γ)	<p>Отечественные сорта: Брянский красный, Гранд, Ильинский, Колобок, Корона, Метеор, Москворецкий 75, Накра, Олимп, Погарский, Ресурс, Сокольский, Спарта, Юбилей Жукова</p> <p>Иностранные сорта: Вектар (Белоруссия), Alwara (Германия), Agosa (Германия), Assia (Германия), Bobr (Польша), Blue Danube (Венгрия), Delphine (Германия), Estrella (Германия), Fanal (Германия), Franzl (Германия), Heidrun (Германия), Ronea (Германия), Roko (Голландия), Ute (Германия)</p> <p>Межвидовые гибриды: гибриды ВНИИКС: KE-31, 92.13-163; белорусские гибриды: 54-10-13</p> <p>Виды Solanum ВИР: <i>S. bulbocastanum</i> Dunal. 24866, <i>S. bulbocastanum</i> 24868331, <i>S. bulbocastanum</i> 24868330, <i>S. ehrenbergii</i> (Bitter.) Rydb. 24373220</p>	17
W (W/α)	<p>Межвидовые гибриды: гибриды ВНИИКС: 88.16/20 (от <i>S. garciae</i> K2727), 88.34/14; белорусские гибриды: 18 ау 10-2, 10у04-1</p> <p>Виды Solanum ВИР: <i>S. papita</i> 24417182, <i>S. chacoense</i> 7394-1, <i>S. chacoense</i> 2732-537, <i>S. stoloniferum</i> 3360415, <i>S. cardiophyllum</i> Lindl. 24375298</p>	4
W (W/β)	<p>Межвидовые гибриды: FL 2360 (США), белорусские гибриды: 18-06-2</p> <p>Виды Solanum ВИР: <i>S. chacoense</i> Bitter.7394-8, <i>S. chacoense</i> 7394-5, <i>S. chacoense</i> 7394-2, <i>S. berthaultii</i> Hawkes. 1996193</p>	3

с участием *S. demissum*, *S. chacoense*, *S. stoloniferum* и других диких видов, которые служат источниками таких признаков и цитоплазмы D-типа.

С использованием маркера ALM_4/ALM_5 митохондриальной ДНК генотипы с цитоплазмой W-типа были дополнительно распределены на три различных подтипа: W/α, W/β, W/γ. Среди них наиболее часто встречались образцы подтипа W/γ. Редко-встречающиеся подтипы W/α и W/β отмечены среди межвидовых гибридов и видов *Solanum* и отсутствуют у сортов картофеля. Среди опылителей цитоплазма W (W/α)-типа выявлена у межвидовых гибридов 88.16/20 и 88.34/14, в происхождении которых участвует устойчивый к YVK автотетраплоид *S. garciae* Juz. et Buk. K2727 (ВИР). В классификации картофеля по Hawkes *S. garciae* рассматривается как форма *S. chacoense*.

Большинство генотипов с цитоплазмой W/γ-подтипа, вероятно, были получены от мексиканского аллотетра-

плоидного вида *S. stoloniferum*, хотя он встречается не только у *S. stoloniferum*, но и у *S. chacoense* Bitter., *S. pampasense* Hawkes, *S. pinnatisectum* Dun. и *S. vernei* Bitter & Wittm. [5, 6]. В нашем исследовании образцы с подтипом W/γ отмечены не только среди иностранных и отечественных сортов и гибридов картофеля, происходящих от *S. stoloniferum*, но и у образцов *S. bulbocastanum* 24866, *S. bulbocastanum* 24868331, *S. bulbocastanum* 24868330 и *S. ehrenbergii* (Bitter.) Rydb. 24373220. В то же время *S. stoloniferum* обладает высокой полиморфностью, поскольку в генном пуле этого вида, наряду с цитоплазмой W/γ-подтипа, отмечают W/α-подтип и D-тип [6, 11, 14]. Результаты нашего исследования подтверждают это предположение, поскольку у образцов *S. stoloniferum* 3360415 и *S. stoloniferum* 3326405 выявлена цитоплазма W/α-подтипа и D-типа соответственно. Более того, цитоплазма одного из эффективных опылителей – гибрида

128/6, происходящего от *S. stoloniferum*, с участием которого созданы отечественные сорта устойчивые к Y вирусу картофеля, относится к D-типу.

Согласно ранее проведенным исследованиям сорта и гибриды, у которых обнаружен STS маркер YES3-3A гена *Ry_{sto}* крайней устойчивости к Y вирусу картофеля имеют исключительно W/γ-тип цитоплазмы от *S. stoloniferum*, ассоциированный с ЦМС. Однако в результате молекулярно-генетического анализа маркер YES3-3A был выявлен в генотипах с D- и W/α-типами цитоплазмы (соответственно в *S. stoloniferum* 3326405 и белорусском гибриде 10y04-1, *S. stoloniferum* 3360415, *S. cardiophyllum* 24375298). Важно отметить, что в указанных образцах кроме маркера YES3-3A присутствует маркер RYSC3 гена *Ry_{adg}* устойчивости к Y вирусу картофеля. Хотя вопрос об стерильности/фертильности этих генотипов остается открытым и требует дальнейшего изучения.

Таким образом, среди изученных сортов и гибридов картофеля выделено 29 опылителей, в том числе 26 сортов и 3 межвидовых гибрида, характеризующихся, наряду с фертильностью, комплексом хозяйственно-ценных признаков, в том числе устойчивостью к патогенам, что позволяет использовать их в качестве перспективного исходного материала для разных направлений селекции.

Наиболее объективно об эффективности опылителя можно судить по количеству образовавшихся ягод и числу семян, полученных в среднем на 1 опыленный цветок. Среди опылителей преобладают сорта с цитоплазмой T-типа, D-тип выявлен у 7, W/α-подтип – у 2 опылителей. Результаты молекулярного скрининга на наличие гена *Ry_{sto}* устойчивости к Y вирусу картофеля показали, что присутствие STS маркера YES3-3A ассоциировано с W/γ-типом цитоплазматического генома не у всех генотипов.

Литература

- Ross H. *Potato breeding-problems and perspectives* / Пер. с англ. В.А. Лебедева; Под редакцией И.М. Яшиной. М.: Агропромиздат, 1989. 183 с.
- Характеристика некоторых сортов мировой коллекции картофеля по фертильности / Н.П. Склярова, И.М. Яшина, Э.Х. Свиркина и др. // Селекция и семеноводство картофеля: научные труды. М.: НИИКХ. 1975. С. 53–61.
- Improving breeding efficiency in potato using molecular and quantitative genetics / A. T. Slater, N. O. I. Cogan, B. J. Hayes, et al. // *Theor. Appl. Genet.* 2014. Vol. 127. P. 2279–2292. doi: 10.1007/s00122-014-2386-8
- Review of Potato Molecular Markers to Enhance Trait Selection / A. P. Ramakrishnan, C. E. Ritland, R. H. Blas Sevillano, et al. // *Am. J. Potato Res.* 2015. Vol.92. P. 455–472. doi: 10.1007/s12230-015-9455-7.
- Hosaka K. and Sanetomo R. *Application of a PCR-Based Cytoplasm Genotyping Method for Phylogenetic Analysis in Potato* // *Am. J. Potato Res.* 2014. Vol. 91. P. 246–253. doi: 10.1007/s12230-013-9344-x
- Sanetomo R., Gebhardt C. *Cytoplasmic genome types of European potatoes and their effects on complex agronomic traits* // *BMC Plant Biology.* 2015. Vol.15:162. P. 2–16. doi: 10.1186/s12870-015-0545-y.
- Анисимова И.Н., Гавриленко Т.А. *Цитоплазматическая мужская стерильность и перспективы ее использования в селекционно-генетических исследованиях и семеноводстве картофеля* // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017. Т. 21. №1. С. 83–95. doi: 10.18699/VJ17.226
- Cytoplasmic diversity in potato breeding: case study from the International Potato Center* / E. Mihovilovich, R. Sanetomo, K. Hosaka, et al. // *Mol Breed.* 2015. Vol. 35 Article number:137. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007%2Fs11032-015-0326-1> (дата обращения: 07. 03. 2021)
- Использование молекулярных маркеров R генов и типов цитоплазмы при интрогрессивной гибридизации диких полиплоидных мексиканских видов картофеля / Н.М. Зотеева, О.Ю. Антонова, Н.С. Клименко и др. // *Сельскохозяйственная биология.* 2017. Т. 52. № 5. С. 964–975. doi: 10.15389/agrobiology.2017.5.964rus
- Генетическое разнообразие сортов картофеля российской селекции и стран ближнего зарубежья по типам цитоплазм / Т.А. Гавриленко, Н.С. Клименко, Н.В. Алпатьева и др. // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019. Т. 23. №6. С. 753–764. doi: 10.18699/VJ19.534.
- Song Y.-S., Schwarzfischer A. *Development of STS markers for selection of extreme resistance (Rysto) to PVY and maternal pedigree analysis of extremely resistant cultivars* // *American Journal of Potato Research.* 2008. Vol. 85. P. 159–170. doi: 10.1007/s12230-008-9012-8.
- Development and Application of a Multiplex Marker Assay to Detect PVY Resistance Genes in *Solanum tuberosum* / G. L. Elison, D.G. Hall, R.G. Novy, et al. // *American Journal of Potato Research.* 2020. Vol. 97. P. 289–296. doi.org/10.1007/s12230-020-09777-1
- Development of SCAR markers to the PVY resistance gene *Ryadg* based on a common feature of plant disease resistance genes / K. Kasai, Y. Morikawa, V.A. Sorri, et al. // *Genome.* 2000. Vol. 43. No.1. URL: (дата обращения: 07. 03. 2021). doi: 10.1139/g99-092.
- Overcoming unilateral incompatibility in crosses with wild allotetraploid potato species *Solanum stoloniferum* Schldtl. & Bouchet / A. P. Yermishin, A. V. Levy, E. V. Voronkova, et al. // *Euphytica.* 2017. Vol. 213. Article number: 249. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007%2Fs10681-017-2041-y> (дата обращения: 06. 03. 2021). doi: 10.1007/s10681-017-2041-y.

Поступила в редакцию 12.10.2021
После доработки 09.12.2021
Принята к публикации 28.01.2022