



Выбор исходного материала и закладка диплоидных инбредных линий в рамках программы гетерозисной селекции картофеля

А. П. Ермишин, Е. В. Воронкова, О. Н. Гукасян

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

Автор, ответственный за переписку: Александр Петрович Ермишин, ermishin@igc.by

Актуальность. Современный этап развития генетики и селекции картофеля характеризуется интенсификацией работ ведущих селекционных фирм по внедрению технологии получения диплоидных гибридов F_1 , размножаемых ботаническими семенами. Однако широкое применение этой технологии осложняется недостатком или отсутствием в международных генетических банках образцов, необходимых для ее инициации. В Институте генетики и цитологии НАН Беларуси создана коллекция селекционного материала для проведения эффективной селекции картофеля на диплоидном уровне. **Цель работы** – оценить возможность и определить особенности использования этой коллекции для реализации программы маркер-опосредованной селекции диплоидных гибридов картофеля, которая стартовала в Институте генетики и цитологии НАН Беларуси в 2021 году. В задачи исследования входило: оценить эффективность схем получения исходного материала для закладки диплоидных инбредных линий картофеля; отобрать по клубневой продуктивности, признакам культурного картофеля, и устойчивости к болезням и вредителям фертильные самосовместимые диплоидные клоны $S_1(F_2)$ для последующего создания инбредных линий; получить семена самоопыленных клонов $S_2(F_3)$. **Результаты.** Показано, что наиболее эффективными для закладки инбредных линий являются схемы с участием селекционно продвинутых диплоидных клонов на основе межвидовых гибридов и доноров фертильности и самосовместимости *Solanum tuberosum* L. Всего получено 3212 семян (36,5 семян/ягоду) от самоопыления 38 перспективных гибридов пяти схем. Отобрано для получения инбредных линий самоопыленное потомство 29 образцов диплоидного картофеля. Семена от самоопыления диплоидных клонов обладали пониженной всхожестью и слабым развитием сеянцев: в горшки с торфогрунтом высажено менее 20% возможного их количества. При уборке отобрано по признакам культурного картофеля 167 сеянцев самоопыленных клонов S_1 . По результатам полевых испытаний 67 клонов S_1 из 156 (42,9%) завязали ягоды от самоопыления. Из них отобрали по признакам культурного картофеля и полевой устойчивости к фитофторозу 36 клонов (23,1%). Они ведут происхождение от 17 диплоидных клонов, несущих ДНК-маркеры ряда генов устойчивости к болезням и вредителям. Семена от их самоопыления: всего 4699 шт., из которых 4382 от клонов S_1 на основе межвидовых гибридов, будут использованы для получения и отбора самоопыленных клонов S_2 . **Заключение.** Используемая в работе коллекция диплоидного картофеля пригодна для закладки инбредных линий. Наиболее эффективные схемы создания исходного материала – на основе межвидовых гибридов и оригинальных линий *S. tuberosum* доноров фертильности и самосовместимости. Получены семена от самоопыления фертильных самосовместимых клонов S_1 на основе исходных диплоидных клонов, несущих ДНК-маркеры ряда ценных для селекции генов устойчивости к болезням и вредителям.

Ключевые слова: картофель, отбор на диплоидном уровне, фертильность, самосовместимость, инбридинг, гетерозис, ДНК-маркеры

Благодарности: работа выполнена в рамках проектов 2.1.6 и 2.10.5 Государственной программы научных исследований «Биотехнологии 2» Республики Беларусь на 2021-2025 годы

Для цитирования: Ермишин А.П., Воронкова Е.В., Гукасян О.Н. Выбор исходного материала и закладка диплоидных инбредных линий в рамках программы гетерозисной селекции картофеля. *Биотехнология и селекция растений*. 2026;9(3). DOI: 10.30901/2658-6266-2026-3-05

Прозрачность финансовой деятельности: авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах. Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы. Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы.

© Ермишин А.П., Воронкова Е.В., Гукасян О.Н., 2026

Original article

DOI: 10.30901/2658-6266-2026-3-o5

Selection of source material and establishment of diploid inbred lines within the framework of the potato heterotic breeding program

Alexander P. Yermishin, Elena V. Voronkova, Olga N. Gukasian

Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus

Corresponding author: Alexander P. Yermishin, ermishin@igc.by

Background The present stage of development of potato genetics and breeding is characterized by an intensified activity of the leading breeding companies in using the technology of obtaining F_1 diploid hybrids propagated from true seed. However, wide application of this technology is complicated, as germplasm essential for its initiation is either deficient or lacks in international genebanks. Realization of diploid breeding programs is hampered by self-incompatibility and inbreeding depression intrinsic to diploid potatoes, manifested in male sterility or low male fertility and dramatic reduction of productivity in self-pollination progeny. The Institute of Genetics and Cytology of the Academy of Sciences of Belarus was successful in finding solutions to the majority of these problems through long-term research. One of the best collections of diploid breeding material has been created for effective potato breeding via the diploid level, including the production of inbred lines. **Objectives.** The aim of the study was to evaluate the possibility and specify the peculiarities of using this collection for realizing the program of marker-assisted breeding of diploid potato hybrids, which started in 2021. The objectives of the research were: to evaluate the efficiency of schemes of creating initial materials for establishing diploid inbred lines; to select fertile self-compatible $S_1(F_1)$ diploid clones assessed by tuber productivity, cultivated potato characters, disease and pest resistance; to produce seeds of $S_2(F_2)$ selfed clones. **Results.** It was demonstrated that the schemes most effective for establishing inbred lines were those that involved advanced diploid breeding clones derived from interspecific hybrids and *Solanum tuberosum* L. fertility and self-compatibility (DFS) donor lines. In total, 3212 seeds (36.5 seeds/berry) were produced from self-pollination of 38 advanced diploid hybrids from five crossing schemes. We failed to produce seeds from self-pollination of backcross progeny of hybrids between dihaploids and DFS to initial dihaploids because of their low male fertility. Backcrossing of such hybrids to DFS demonstrated insufficient level of cultivated potato characters. The self-progeny of 29 diploid clones was selected for establishing S_1 selfed clones. The seeds resulting from self-pollination demonstrated low germination and poor seedlings development at the early stage, therefore less than 20% of them were planted in pots for producing 1st year seedlings. Two thirds of seedlings were discarded during harvesting as having failed the assessment of their cultivated potato characters. In total, 167 seedlings of S_1 selfed clones from all 29 initial diploid clones were selected. In field trials (Minsk, 2025), 67 out of 156 S_1 selfed clones (42.9%) produced berries. From these 67, 36 S_1 clones (23.1%) were selected thanks to their cultivated potato characters and field late blight resistance. They originated from 17 initial diploid clones carrying DNA markers of a set of disease and pest resistance genes. The seeds resulting from their self-pollination totaling 4699 pcs, 4382 of which were from S_1 clones derived from interspecific hybrids, will be used for the production and selection of S_2 self-pollinated clones. **Conclusions.** The collection of diploid potato used in the research has shown good suitability for the establishment of inbred lines. The most effective schemes for producing the initial material were based on the use of interspecific hybrids and original *S. tuberosum* fertility and self-compatibility donor lines. Seeds were obtained from self-pollination of fertile self-compatible S_1 clones derived from the original diploid clones carrying DNA markers of a number of disease and pest resistance genes of importance for breeding.

Keywords: potato, selection via the diploid level, fertility, self-compatibility, inbreeding, heterosis, DNA-markers**Acknowledgements:** the work was performed in the frames of projects 2.1.6 and 2.10.5 of the State Program of Scientific Research "Biotechnology 2" of the Republic of Belarus for 2021-2025.**For citation:** Yermishin A.P., Voronkova E.V., Gukasian O.N. Selection of source material and establishment of diploid inbred lines within the framework of the potato heterotic breeding program. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2026;9(3):. (In Russ.). DOI: 10.30901/2658-6266-2026-3-o5

Financial transparency: the authors have no financial interest in the presented materials or methods. The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work. The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employers.

© Yermishin A.P., Voronkova E.V., Gukasian O.N., 2026

Введение

Современный этап развития генетики и селекции картофеля характеризуется интенсификацией работ ведущих селекционных фирм по реализации новой парадигмы выращивания и селекции картофеля, связанной с получением гетерозисных гибридов F_1 , размножаемых ботаническими семенами (Lindhout et al., 2011; 2018; Jansky et al., 2016; Vexler et al., 2024). Пионер в этой области нидерландская фирма Solynta в 2023 году представила семена первых восьми коммерческих гибридов картофеля и начала их реализацию на рынках регионов Западной, Центральной и Восточной Европы, Африки и Америки (www.solynta.com), а также Индии (Zienkiewicz, 2024).

Внедрение новой технологии призвано решить существующие проблемы селекции и семеноводства картофеля, так как позволяет значительно поднять скорость и вариативность селекционного процесса, существенно повысить потенциал урожайности гибридов. Появляется возможность быстро «добавлять» определенные гены родительским линиям и гибридам в соответствии с изменяющимися запросами потребителей. Эффективность семенного размножения намного выше вегетативного размножения. Большинство патогенов не передается потомству через ботанические семена. Гектарная доза ботанических семян картофеля весит всего 25 г, что существенно упрощает и удешевляет их транспортировку и хранение (Lindhout et al., 2011; 2018; Jansky et al., 2016).

Однако широкое применение технологии селекции гетерозисных гибридов картофеля осложняется недостатком или отсутствием в международных генетических банках образцов, необходимых для ее инициации. Реализация программ диплоидной селекции на гетерозис затруднена из-за самонесовместимости и присущей диплоидному картофелю инбредной депрессии, которая проявляется в виде мужской стерильности или пониженной фертильности, резком снижении показателей продуктивности у потомства от самоопыления (Lindhout et al., 2011; 2018).

Институт генетики и цитологии НАН Беларуси начал работы в этой области в 1993 году. В результате многолетних исследований удалось в значительной мере решить названные проблемы и создать одну из лучших коллекций диплоидного селекционного материала, необходимого для проведения эффективной селекции картофеля на диплоидном уровне, в том числе создания инбредных линий для получения гетерозисных гибридов (Yermishin et al., 2020). Она включает **коллекцию первичных дигаплоидов сортов картофеля**, которые являются источниками признаков культурного картофеля: высокой продуктивности, компактности гнезда клубней, правильной формы клубней с неглубокими глазками, а также источниками многочисленных генов устойчивости к болезням и вредителям.

Одним из важнейших элементов коллекции являются **диплоидные клоны *S. tuberosum* – доноры фертиль-**

ности и самосовместимости. Они получены в результате реализации программы селекции, которая включала комбинацию метода инбридинга и отбора по показателям функциональной фертильности пыльцы и самосовместимости (Yermishin, 2000; Yermishin, Voronkova, 2017; Yermishin et al., 2020).

Ядро коллекции составляют **диплоидные клоны, созданные в результате маркер-опосредованной селекции на диплоидном уровне**. Диплоидные клоны *S. tuberosum* на основе первичных дигаплоидов сортов картофеля и доноров фертильности и самосовместимости отбирали по продуктивности, признакам культурного картофеля и наличию ДНК-маркеров генов устойчивости к болезням и вредителям. Многие клоны обладают мужской фертильностью и способны завязывать семена при самоопылении. Нами были предложены и реализованы новые подходы к преодолению межвидовых репродуктивных барьеров (Yermishin et al., 2021). С помощью разработанных методов получен ряд уникальных гибридов между культурным картофелем и дикими видами, которые редко используются в селекции, так как практически не скрещиваются с сортами картофеля. Наибольший интерес представляют межвидовые гибриды с мексиканскими диплоидными и аллотетраплоидными видами, несущие гены высокой устойчивости к фитофторозу широкого спектра действия. Многие из полученных гибридов и их потомство обладают мужской фертильностью и самосовместимостью, так как при их создании использовали вышеупомянутые доноры фертильности и самосовместимости.

Цель настоящей работы – оценить возможность и определить особенности использования коллекции диплоидного селекционного материала Института генетики и цитологии НАН Беларуси для реализации программы маркер-опосредованной селекции диплоидных гибридов картофеля, которая стартовала в институте в 2021 году.

В задачи исследования входило:

- оценить эффективность схем получения исходного материала для закладки диплоидных инбредных линий картофеля;
- отобрать по клубневой продуктивности, признакам культурного картофеля, устойчивости к болезням и вредителям фертильные самосовместимые диплоидные клоны $S_1(F_2)$ для последующего создания инбредных линий;
- получить семена самоопыленных клонов $S_2(F_3)$.

Материалы и методы

В качестве материала использовали диплоидные селекционные клоны на основе *Solanum tuberosum* L. и межвидовых гибридов картофеля, гибриды между названными группами селекционного материала, полученные в лаборатории генетики картофеля Института генетики и цитологии НАН Беларуси, а также семена от самоопыления диплоидных клонов, полученные из них

сеянцы первого года и отобранные клоны первого клубневого поколения. При описании происхождения диплоидных клонов использованы следующие сокращения: ПДг – первичный дигаплоид какого-либо сорта картофеля или селекционного клона, в родословных гибридов указаны названия сортов, клонов, дигаплоиды которых использованы при их получении; ДФ – линия-донор фертильности и самосовместимости; 2n ДФ – линия-донор формирования фертильной 2n пыльцы; mix – смесь пыльцы от разных образцов; IGC XX/YY.n – обозначение гибридов, полученных в Институте генетики и цитологии НАН Беларуси, где X – год получения гибрида, Y – номер гибридной комбинации, n – номер гибрида в комбинации; S_n клон – самоопыленный клон, где подстрочный n – поколение самоопыления. Для обозначения диких видов картофеля в родословной гибридов использованы трехбуквенные обозначения названий

видов картофеля, принятые в научной литературе: blb – *S. bulbocastanum* Dunal., fen – *S. fendleri* A. Grav., phu – *S. phureja* Juz.&Bukasov; pnt – *S. pinnatisectum* Dunal., sto – *S. stoloniferum* Schltdl.&Bouchet, vrn – *S. vernei* Bitter&Wittm.; Sv – SvSv-линия (F₂ 2x *S. tuberosum* L. × *S. verrucosum* Schltdl. (Yermishin et al., 2017).

Принимая во внимание биологические особенности диплоидного картофеля, а именно: пониженная мужская фертильность и самонесовместимость, сильная инбредная депрессия самоопыленного потомства, и характеристики инбредных линий, которые предполагается получить: наличие фертильности, признаков культурного картофеля, генов устойчивости к болезням и вредителям – были определены возможные схемы селекции исходного материала для закладки инбредных линий (рис. 1).

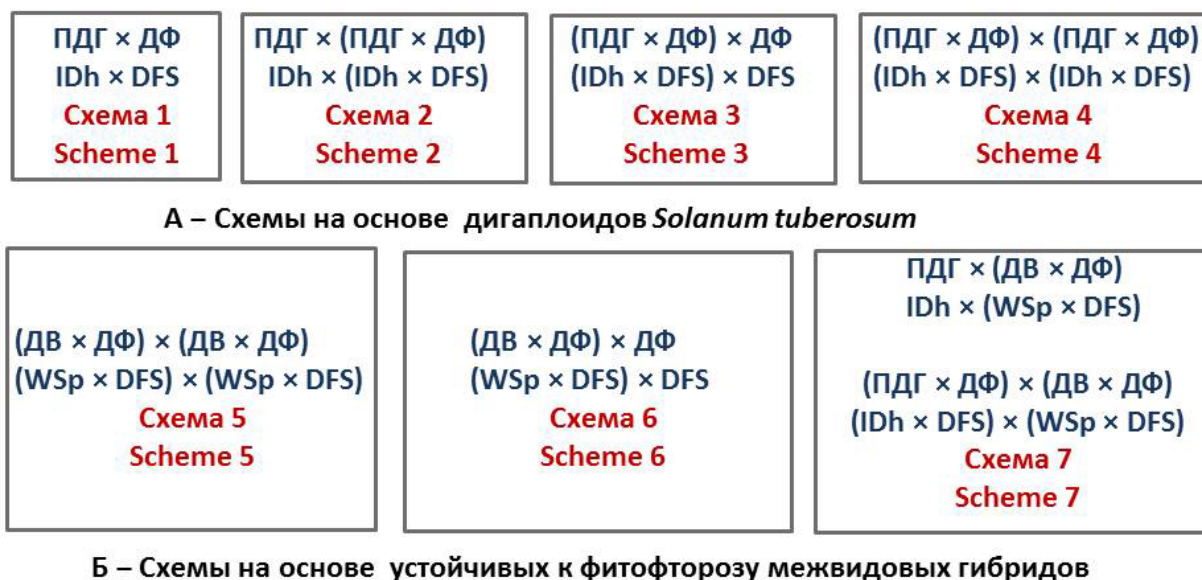


Рис. 1. Схемы селекции исходного материала для закладки диплоидных инбредных линий

ПДг – первичный дигаплоид картофеля; ДФ – донор фертильности и самосовместимости; ДВ – дикий вид

Fig. 1. Schemes of breeding the initial material for establishing diploid inbred lines

IDh – initial dihaploid; DFS – donor of fertility and self-compatibility; WSp – wild species

Схемы на основе гибридов *Solanum tuberosum*:

1. Самоопыление фертильных самосовместимых гибридов F₁ первичный дигаплоид × донор фертильности и самосовместимости;
2. Самоопыление фертильных самосовместимых гибридов беккрасса исходный первичный дигаплоид × (фертильные гибриды F₁ первичный дигаплоид × донор фертильности и самосовместимости);
3. Самоопыление фертильных самосовместимых гибридов беккрасса (гибриды F₁ первичный дигаплоид × донор фертильности и самосовместимости) × донор фертильности и самосовместимости;

4. Самоопыление фертильных самосовместимых гибридов от скрещиваний между фертильными диплоидными селекционными клонами *S. tuberosum*.

Схемы на основе фитофтороустойчивых межвидовых гибридов:

1. Самоопыление фертильных самосовместимых гибридов между диплоидными селекционными клонами на основе фитофтороустойчивых межвидовых гибридов.
2. Самоопыление фертильных самосовместимых гибридов F₁ диплоидные селекционные клоны на основе межвидовых гибридов × доноры фертильности

и самосовместимости;

3. Самоопыление и сестринские скрещивания фертильных самосовместимых гибридов между первичными дигаплоидами, диплоидными клонами *S. tuberosum* и межвидовыми гибридами.

Большинство изученных в рамках настоящего исследования гибридов было получено и оценено ранее (Yermishin, Voronkova, 2017; Yermishin et al., 2017; 2020; 2021). Также в рамках исследования предпринята попытка реализации некоторых из приведенных схем с целью получения гибридов, которые не были представлены в коллекции. О результативности схем судили по количеству семян, полученных в результате самоопыления соответствующих диплоидных клонов, количеству семян S_1 , отобранных для проведения полевых испытаний, количеству семян от самоопыления клонов S_1 , отобранных по признакам культурного картофеля и полевой устойчивости к фитофторозу.

Выращивание экспериментальных растений картофеля. Растения картофеля соответствующих клубневых репродукций выращивали на экспериментальном поле Биологической опытной станции ГНУ «Институт генетики и цитологии НАН Беларуси» в мае-сентябре 2023-2025 годов. Схема посадки – 70 см между рядами и 25-30 см – между растениями в ряду. Осуществляли трехкратное окучивание растений до смыкания ботвы и двукратную обработку препаратом для защиты от колорадского жука.

Оценка клубневой продуктивности и признаков культурного картофеля. Оценку признаков продуктивности семян первого года и первой клубневой репродукции инбредных линий S_1 проводили визуально в баллах от 1 до 5. Учитывали также признаки: длина столонов, форма клубней, глубина глазков. К культурному типу относили растения с короткими столонами, имеющие клубни правильной формы без глубоких глазков. К дикому типу, соответственно, растения с большим числом длинных столонов и/или большим числом мелких клубней, или клубней неправильной формы, с глубокими глазками.

Оценка полевой устойчивости к фитофторозу картофеля. Оценку устойчивости к фитофторозу инбредных линий S_1 осуществляли визуально в баллах от 1 до 9 в полевых условиях 4-10 августа 2025 года при сильном поражении патогеном неустойчивых сортов картофеля.

Оценка плоидности родительских клонов инбредных линий S_1 . Клубни проращивали в фитотроне, световой период 16 ч, освещенность 5 тыс. люкс, в горшочках с торфогрунтом «Двина». С проростков высотой 20-30 см собирали листья. Снятый с нижней стороны листа эпидермис фиксировали в ледяной уксусной кислоте, окра-

шивали 5% спиртовым раствором йода. Препараты изучали под световым микроскопом при увеличении 40×. Диплоидными считали растения с 12-14 хлоропластами на пару замыкающих устьичных клеток, тетраплоидными – с 18 и более хлоропластами (Kostrica, Domkarova, 1993; De Maine, 2003).

Оценка родительских клонов инбредных линий S_1 на предмет наличия ДНК-маркеров генов устойчивости к болезням и вредителям. Выделение и очистку ДНК осуществляли из этиолированных проростков с использованием набора DNA purification Kit (Thermo Scientific, EC) в соответствии с рекомендациями производителя. Измерение концентрации и степени очистки ДНК выполняли с использованием спектрофотометра Ultrospec 3300 (Amersham Biosciences, USA). Синтез праймеров осуществлен в ОДО «Праймтех» и ООО «Арт-БиоТех» (Минск, Беларусь). Использовали *Taq*-полимеразу и сопутствующие реактивы производства этих же компаний.

Определяли наличие ДНК маркеров 57R₄₅₀ и *Grol-4*₆₀₂ генов *H1* и *Grol-4* устойчивости к золотистой цистообразующей картофельной нематодой, маркера NL25₁₄₀₀ гена *Sen1* устойчивости к возбудителю рака картофеля, маркера RYSC3₃₂₁ гена *Ry_{adg}* устойчивости к PVY, маркеров 517/1519₆₅₀ и R3b₃₇₈ генов *Rpi-blb1* и *R3b* устойчивости к фитофторозу (табл. 1).

ПЦР осуществляли в 20 мкл унифицированной смеси реактивов, содержавшей препарат геномной ДНК в количестве 100 нг, 2,5 mM MgCl₂, 0,25 mM dNTP; соответствующие праймеры, прямой и обратный, в концентрации 0,4 мкМ (400 нМ); *Taq*-ДНК-полимеразу в количестве 0,7-1 ед. с буфером 10× для ПЦР без MgCl₂ – 0,1 мкл/1мкл ПЦР смеси (10% от объема смеси) и с доведением объема смеси до конечного деионизированной водой.

Унифицированный режим для проведения ПЦР: начальная денатурация в течение 7 мин. при 95°C; далее 38 циклов по 20 сек. при 95°C, 20 сек. при температуре отжига праймеров и 2 мин. при 72°C; финальная элонгация в течение 7 мин при температуре 72°C.

Результаты

В таблице 2 представлены результаты получения семян от самоопыления диплоидных клонов на основе *Solanum tuberosum* L. (см. рис. 1, схемы 1-4). Как видно из таблицы (см. табл. 2), фертильные гибриды между первичными дигаплоидами и донорами фертильности относительно легко и в большом количестве завязывали семена от самоопыления (см. рис. 1, схема 1), а также гибриды между подобными гибридами (см. рис. 1, схема 4), в том числе те, что были получены в результате сестринских скрещиваний (гибрид IGC 95/27.3).

Таблица 1. ДНК-маркеры генов устойчивости к болезням и вредителям, использованные в работе
Table 1. DNA markers of disease and pest resistance genes used in the study

Маркер/ Marker	Ген/ Gene	Последовательность праймера (5'→3')/ Primer sequence (5'→3')	Температура отжига праймера (°C)/ Annealing temperature (°C)	Размер продукта ПЦР (пн)/ PCR product size (bp)	Источник/ Reference
57R	<i>H1</i>	F: TGCCTGCCTCTCCGATTCT R: GGTTCAGCAAAAGCAAGGACGTG	60	450	Schultz et al., 2012
Gro1-4	<i>Gro1-4</i>	F: TCTTTGGAGATACTGATTCTCA R: CGACCTAAAATGAAAAGCATCT	58	602	Gebhardt et al., 2006
NL25	<i>Sen1</i>	F: TATTGTTAATCGTTACTCCCTC R: AGAGTCGTTTTACCGACTCC	58	1400	Gebhardt et al., 2006
RYSC3	<i>Ry_{adg}</i>	F: ATACACTCATCTAAATTTGATGG R: GGATATACGGCATCATTTTTCCGA	60	321	Kasai et al., 2000
517/1519	<i>Rpiblb-1</i>	F: CATTCCTCACTAGCCATCTTGG R: TATTCAGATCGAAAGTACAACG	58	651	Wang et al., 2008
R3b	<i>R3b</i>	F: TCGATGAATGCTATGTTTCTCGAGA R: ACCAGTTTCTTGAATTCAGATTG	61	378	Rietman et al., 2012

Таблица 2. Ягоды и семена от самоопыления исходного материала для закладки диплоидных инбредных линий на основе *Solanum tuberosum* L.
(Минск, 2023)

Table 2. Berries and seeds from self-pollination of the initial material for establishing *S. tuberosum*-derived diploid inbred lines
(Minsk, 2023)

Образец IGC/ IGC accession	Происхождение/ Pedigree	Схема/ Scheme	Ягод, шт./ Berries, pcs	Семян, шт./ Seeds, pcs	Семян на ягоду, шт./ Seeds per berry, pcs
18/84.2	13/64.1 Пдг31Y-04-13 × mix 12/40.n ДФ	1	2	171	85,5
21/6.1	17/22.2 Пдг 'Olga' × IGC 12/40.3 ДФ	1	2	38	19
21/14.4	18/22.1 Пдг 'Максимум' × 12/40.8 ДФ	1	2	76	38
21/14.1	18/22.1 Пдг 'Максимум' × 12/40.8 ДФ	1	3	25	8,3
21/14.2	18/22.1 Пдг 'Максимум' × 12/40.8 ДФ	1	2	43	21,5
95/27.3	93/9.8 (Пдг'Покра' × 92/1.2 'Jubel' ДФ) × 93/9.3 (Пдг'Покра' × 92/1.2 'Jubel' ДФ)	4	1	69	69
13/31.15	09/8.24 Пдг 'Лиля' × 12/54.1 (Пдг'Norteña' × Пдг'Atzimba')	4	4	110	27,5

Не удалось получить семена от самоопыления беккроса гибридов *S. tuberosum* на исходный первичный дигампоид (см. рис. 1, схема 2) из-за их низкой мужской фертильности. В таблице 2 также не представлены данные об эффективности схемы 3 (беккрос гибридов *S. tuberosum* на доноры фертильности и самосовместимости, см. рис. 1), так как полученные гибриды, несмотря на фертильность и самосовместимость, показали неудовлетворительный уровень признаков культурного картофеля, характерный, в некоторой степени, для родительских ДФ-линий.

Как видно из результатов, приведенных в таблице 3, 24 клон на основе межвидовых гибридов завязали 2038

семян от самоопыления, в то время как семь клонов на основе *S. tuberosum* (см. рис. 1, схемы 1-4; см. табл. 2) завязали 532 семени.

Таким образом, эффективными оказались пять из семи испытанных схем скрещиваний (см. рис. 1) для получения диплоидных гибридов, пригодных для закладки инбредных линий. Всего получено 3212 семян (36,5 семян/ на ягоду) от самоопыления 38 перспективных диплоидных клонов.

В течение зимнего периода 2023-2024 годов проведена проверка плоидности родительских форм, завязавших семена в результате свободного самоопыления. Не все отобранные клоны прошли тест на соответствие пло-

Таблица 3. Ягоды и семена от самоопыления исходного материала для закладки диплоидных инбредных линий на основе межвидовых гибридов

(Минск, 2023)

Table 3. Berries and seeds from self-pollination of the initial material for establishing diploid inbred lines derived from interspecific hybrids

(Minsk, 2023)

Образец IGC/ Sample IGC	Происхождение/ Pedigree	Схема/ Scheme	Ягод, шт./ Berries, pcs	Семян, шт./ Seeds, pcs	Семян на ягоду, шт./ Seeds per berry, pcs
13/88.1	03/170.2 sto ДФ × 07/86.84 blb ДФ	5	2	23	11,5
13/90.1	08/30.12 'Norteña' sto ДФ × 07/86.72 blb ДФ	5	2	21	10,5
13/90.2	08/30.12 'Norteña' sto ДФ × 07/86.72 blb ДФ	5	3	13	4,3
19/89.4	16/22.9 'Agria' sto ДФ × 14/49 4KP svpnt	5	2	151	75,5
21/28.1	S ₁ 19/65.3 'Альпинист' sto blb ДФ	5	2	48	24
17/67.6	07/40.1 pnt fen ДФ × mix 12/40.n ДФ	6	2	64	32
14/29.2	08/3.17 Пдг 'Heidrun' × 02/185.3sto ДФ	7	1	152	152
94/135.12	92/1.2 S, Пдг 'Jubel' × 203/5.7 'Полесский розовый' phu vrn	7	1	86	86
14/23.1	08/6.1 Пдг 'Блакит' × 07/86.72 blb ДФ	7	3	115	38,3
15/47.3	09/8.24 Пдг 'Лилея' × 12/45.4 'Saphir' fen ДФ	7	3	56	18,7
14/10.3	98/100.36 Пдг 'Альпинист' × 05/1.2 fen ДФ	7	2	13	6,5
14/5.6	98/102.12 Пдг 'Альпинист' × 07/86.72 blb ДФ	7	2	93	46,5
14/42.3	09/7.8 Пдг 4KP × 02/181.1 sto ДФ	7	2	35	17,5
14/45.5	09/7.8 Пдг 4KP × 08/29.40 'Norteña' sto ДФ	7	2	152	76
19/262.2	S ₁ 18/108.1 'Saphir' 'Norteña' 'Atzimba' fen ДФ	7	2	6	3
17/72.4	13/31.6 'Лилея' 'Norteña' 'Atzimba' × 13/88.1,2 sto blb ДФ	7	2	46	23
21/57.2	S ₁ 18/104 'Saphir' sto blb ДФ	7	2	36	18
18/76.1	07/9.1 Пдг 'Дубрава' × 13/88.1sto blb ДФ	7	4	183	45,8
18/83.3	13/60.2 Пдг 52-03-16 × 13/77.3blb sto ДФ	7	4	100	25
18/83.6	13/60.2 Пдг 52-03-16 × 13/77.3 blb sto ДФ	7	3	53	17,7
18/83.4	13/60.2 Пдг 52-03-16 × 13/77.3 blb sto ДФ	7	4	154	38,5
18/87.4	16/10.9 Пдг 'Манифест' × 12/45.12 'Saphir' fen ДФ	7	2	82	41

идности $2n=2x$. В частности, тетраплоидными оказались клоны IGC 19/73.1 (07/86.83blb × 16n.8 2nДФ) и IGC 19/65.2 (02/183.22sto × IGC14/5.6 'Альпинист' blb ДФ). Их потомство было исключено из дальнейших исследований (см. табл. 2; 3: представлены данные только по отобранному клону). Учитывая тот факт, что явление формирования нередуцированных $2n$ гамет является распространенным в популяциях диплоидного картофеля, считаем, что контроль уровня плоидности материала является важным этапом диплоидной селекции.

Весной 2024 года сеянцы из семян от самоопыления 29 отобранных диплоидных клонов были высажены в горшочки с торфогрунтом с целью получения и отбора первого клубневого поколения S_1 (табл. 4; рис. 2). Семена от самоопыления диплоидных клонов в силу инбредной депрессии обладали пониженной всхожестью и слабым развитием сеянцев на начальных этапах развития: в горшки с торфогрунтом высажено менее 20% возможного их количества. При уборке клубней в результате отбора по признакам культурного картофеля около двух третей сеянцев было выбраковано по причине сла-

бого клубнеобразования, плохой формы клубней, формирования длинных столонов или клубней с глубокими глазками. В общей сложности отобрано 167 сеянцев самоопыленных клонов S_1 (36,8%) из всех исходных 29 диплоидных клонов.

По результатам полевых испытаний 156 самоопыленных клонов S_1 (29 на основе *S. tuberosum* и 127 на основе межвидовых гибридов) завязали ягоды от самоопыления 67 клонов (42,9%). После их оценки по признакам культурного картофеля и устойчивости к фитофторозу отобраны 36 клонов S_1 (23,1%), из которых шесть на основе *S. tuberosum* и 30 на основе межвидовых гибридов. Отобранные клоны S_1 ведут происхождение от 17 диплоидных клонов (четыре на основе *S. tuberosum* и 13 на основе межвидовых гибридов). Семена от их самоопыления (всего 4699, из них 317 от клонов S_1 на основе *S. tuberosum* и 4382 от клонов S_1 на основе межвидовых гибридов) предполагается использовать для получения самоопыленных клонов S_2 (см. табл. 4, первая клубневая репродукция).

Таблица 4. Результаты отбора семян первого года самоопыленного потомства диплоидных клонов картофеля (сеянцы S₁, Минск 2024) и завязавших семена клонов S₁ (первая клубневая репродукция, Минск 2025)

Table 4. The results of selecting the first year seedlings from the self-pollinated progeny of potato diploid clones (S₁ seedlings, Minsk, 2024) and S₁ clones that set seeds (the first tuber reproduction, Minsk 2025)

Самоопы- ленные клоны S ₁ / S ₁ selfed clones	Происхождение/ Pedigree	Сеянцы первого года/ 1st year seedlings			Первая клубневая репродукция/ 1st tuber generation				
		Семян, шт./ Seeds, pcs	Посажено сеянцев, шт./ Seedlings planted, pcs	Отобрано сеянцев, шт./ Seedlings selected	Посажено сеянцев/ с ягодами/ Seedlings/ planted/ seedlings with berries	Устойчивость к фитофторозу сеянцев с ягодами, баллы/ Late blight resistance of seedlings with berries, points	Отобрано сеянцев, шт./ Seedlings selected, pcs	Ягод, шт./ Berries, pcs	Семян (семян на ягоду), шт./ Seeds per berry), pcs
Клоны на основе S. tuberosum L./ S. tuberosum-derived clones									
IGC 23/5	S ₁ 13/31.15(09/8.24 Пдг 'Лилея' × 12/54.1 'Norteña' 'Atzimba')	110	29	16	15/5	7,5	1	2	0
IGC 23/10	S ₁ 18/84.2(13/64.1 Пдг 31У-04-13 × 12/40.n ДФ)	171	15	5	5/4	7,5	1	3	19(6,3)
IGC 23/21	S ₁ 21/6.1 (17/22.2 Пдг 'Olga' × 12/40.3ДФ)	38	14	4	4/2	6	2	3	84(28,0)
IGC 23/22	S ₁ 21/13.14 (18/22.1Пдг 'Максимум' × 12/40.5 ДФ)	76	20	2	2/2	8,5	1	1	87 (87,0)
IGC 23/23	S ₁ 21/14.1 (18/22.1 Пдг 'Максимум' × 12/40.8 ДФ)	25	6	1	1/1	6	1	11	127 (11,5)
IGC 23/24	S ₁ 21/14.2 (18/22.1 Пдг 'Максимум' × 12/40.8 ДФ)	43	19	2	2/0	-	0	-	-
Итого: In total:		463	103	30	29/14		6	20	317(15,9)
Клоны на основе межвидовых гибридов/ Clones derived from interspecific hybrids									
IGC 23/3	S ₁ 14/29.2 (08/3.17 Пдг 'Heidrun' × 02/185.3 sto ДФ)	152	3	2	1/0	-	0	-	-
IGC 23/4	S ₁ 94/135.12 (92/1.2 'Jubel' × 203/5.7 phu ym)	86	14	7	6/0	-	0	-	-
IGC 23/6	S ₁ 14/23.1 (08/6.1 Пдг 'Блакиг' × 07/86.72 blb ДФ)	115	22	9	9/2	7	2	4	98(24,5)
IGC 23/7	S ₁ 15/47.3(09/8.24 Пдг 'Лилея' × 12/45.4 Saphir fen ДФ)	56	20	8	8/3	8-8,5	2	12	370(30,8)
IGC 23/8	S ₁ 13/88.1 (03/170.2 sto ДФ × 07/86.84 blb ДФ)	23	9	5	5/3	7	1	4	232(58,0)
IGC 23/11	S ₁ 13/90.1(08/30.12 'Norteña' sto ДФ × 07/86.72blb ДФ)	21	11	3	3/3	8,5	1	3	95(31,7)
IGC 23/12	S ₁ 13/90.2(08/30.12 'Norteña' sto ДФ) × 07/86.72blbДФ)	13	6	3	3/0	-	0	-	-
IGC 23/13	S ₁ 14/10.3 (98/100.36 Пдг 'Альпинист' × 05/1.2 'Saphir' fen ДФ)	13	6	3	3/0	-	0	-	-
IGC 23/14	S ₁ 14/5.6 (98/102.12 Пдг 'Альпинист' × 07/86.72 blb ДФ)	93	19	3	3/1	8,5	1	1	43(43,0)
IGC 23/15	S ₁ 14/42.3(09/7.8 Пдг 4КР × 02/181.1 sto ДФ)	35	6	3	3/2	7-8,5	2	6	235(39,2)
IGC 23/16	S ₁ 14/45.5 (09/7.8 Пдг 4КР × 08/29.40 sto ДФ)	152	32	21	20/13	8-8,5	5	20	554 (27,7)
IGC 23/17	S ₁ 19/262.2(18/108.1 'Saphir' 'Norteña' 'Atzimba' × 05/1.3 'Saphir' fen)	6	2	2	2/1	8,5	1	1	77(77,0)
IGC 23/18	S ₁ 17/72.4(13/31.6 'Лилея' 'Norteña' 'Atzimba' × 13/88.1,2sto blb ДФ)	46	30	15	14/11	8-8,5	5	17	1154(67,9)
IGC 23/19	S ₁ 17/67.6 (07/40.1pnt fen × mix12/40.n ДФ)	64	30	15	13/6	8-8,5	2	12	514(42,8)
IGC 23/20	S ₁ 19/89.4 (16/22.9 'Agria' sto ДФ × 14/33.1 'Heidrun' blb ДФ)	151	26	12	7/4	7-8,5	6	18	867(48,2)

Таблица 4. Продолжение

Самоопы- ленные клоны S ₁ / S ₂ selfed clones	Происхождение/ Pedigree	Сеянцы первого года/ 1st year seedlings			Первая клубневая репродукция/ 1st tuber generation				
		Семян, шт./ Seeds, pcs	Посажено сеянцев, шт./ Seedlings planted, pcs	Отобрано сеянцев, шт./ Seedlings selected	Посажено сеянцев/ сеянцев с ягодами/ Seedlings/ planted/ seedlings with berries	Устойчивость к фитофторозу сеянцев с ягодами, баллы/ Late blight resistance of seedlings with berries, points	Отобрано сеянцев, шт/ Seedlings selected, pcs	Ягод, шт./ Berries, pcs	Семян (семян на ягоду), шт./ Seeds (seeds per berry), pcs
IGC 23/25	S ₁ 21/28.1 (S ₁ 19/65.3 'Альпинист' sto blb ДФ)	48	17	6	6/0	-	0	-	-
IGC 23/26	S ₁ 21/45.1 (18/83.3 blb sto ДФ × 12/40.6 ДФ)	7	3	3	3/1	-	0	-	-
IGC 23/28	S ₁ 18/76.1 (07/9.21 Пдг 'Дубрава' × 13/88.1 sto blb ДФ)	183	20	2	2/0	-	0	-	-
IGC 23/29	S ₁ 18/83.3 (13/60.2 Пдг 52-03-16 × 13/77.3 blb sto ДФ)	100	20	3	3/2	8	1	3	11 (3,7)
IGC 23/30	S ₁ 18/83.6 (13/60.2 Пдг 52-03-16 × 13/77.3 blb sto ДФ)	53	15	6	7/1	8,5	1	4	132(33,0)
IGC 23/31	S ₁ 18/87.4 (Пдг 'Манifest' × 12/45.12 'Saphir' fen ДФ)	82	25	3	3/0	-	0	-	-
IGC 23/32	S ₁ 18/83.4 (13/60.2 Пдг 52-03-16 × 13/77.3 blb sto ДФ)	154	15	3	3/0	-	0	-	-
Итого: In total:		1653	351	137	127/53		30	105	4382 (41,7)
Итого в эксперименте/ Total in the experiment:		2116	454	167	156/67		36	125	4699 (37,5)



Рис. 2. Урожай клубней с растения у некоторых самоопыленных клонов S_1

(Минск, 2025, первое клубневое поколение)

А – IGC23/15.1 = S_1 IGC 14/42.3 (09/7.8 Пдг 4КР × 02/181.1 sto ДФ); Б – IGC23/21.4 = S_1 IGC 21/6.1 (17/22.2 Пдг 'Olga' × 12/40.3ДФ); В – IGC 23/30.7 = S_1 IGC 18/83.6 (13/60.2 Пдг 52-03-16 × 13/77.3 blb sto ДФ)

Fig. 2. Tuber yield per plant of some S_1 selfed clones

(Minsk, 2025, the 1st tuber generation)

А – IGC23/15.1 = S_1 IGC 14/42.3 (09/7.8 Пдг 4КР × 02/181.1 sto ДФ); Б – IGC23/21.4 = S_1 IGC 21/6.1 (17/22.2 Пдг 'Olga' × 12/40.3ДФ); В – IGC 23/30.7 = S_1 IGC 18/83.6 (13/60.2 Пдг 52-03-16 × 13/77.3 blb sto ДФ)

Родительские диплоидные клоны, давшие начало самоопыленным клонам S_1 , были оценены на предмет наличия ДНК-маркеров ряда генов устойчивости к болезням и вредителям (табл. 5).

Как видно из таблицы (см. табл. 5), выделенный исходный материал несет маркеры ряда ценных для селекции генов. В их числе диплоидные клоны, несущие маркеры генов устойчивости к карантинным объектам: золотистой цистообразующей картофельной нематоды, четыре клонa с маркером 57R гена *H1* и 10 с маркером Grol-4 гена *Grol-4*, и возбудителю рака картофеля, более половины оцененных клонов с маркером NL25 гена *Sen1*. Значительная доля родительских клонов имела маркер RYSC3 гена *Ry_{adg}* устойчивости к PVY. Характерной особенностью диплоидных клонов картофеля, использованных в работе, является высокая полевая устойчивость к фитофторозу благодаря генам устойчивости к патогену, интрогрессированным от диких видов, в частности гена широкого спектра действия *Rpi-blb1*. Маркер этого гена выявлен почти у половины диплоидных клонов, давших начало самоопыленным клонам S_1 . В связи с этим не было неожиданным достаточно большое количество клонов S_1 с высокой устойчивостью к фитофторозу по данным полевых испытаний 2025 года и отобранных для получения самоопыленных клонов S_2 (см. табл. 4).

Обсуждение

Исходный материал диплоидного картофеля для закладки инбредных линий должен отвечать определённым требованиям. Прежде всего, он должен иметь селекционную ценность, то есть обладать потенциалом для получения продуктивных гибридов с признаками культурного картофеля, комплексной устойчивостью к болезням и вредителям, высокими потребительскими и/или технологическими свойствами. Во-вторых, он должен быть фертильным и самосовместимым. Наконец, он должен обеспечить уровень инбредной депрессии, позволяющий сохранять жизнеспособность и фертильность нескольких поколений самоопыленных линий до достижения ими высокой степени гомозиготности.

Выбранная нами стратегия создания диплоидных инбредных линий заключается в раздельной их закладке на исходном материале, различающемся по происхождению: на основе генофонда культурного картофеля *Solanum tuberosum* L., фитофтороустойчивых межвидовых гибридов и диплоидных гибридов между этими двумя группами. Создание инбредных линий на основе генофонда культурного картофеля, линии первого типа, имеет целью «собрать» в них в максимально возможной степени достижения традиционной селекции картофеля: комплекс генов, определяющих высокую клубневую продуктивность, признаки культурного картофеля,

Таблица 5. ДНК-маркеры генов устойчивости к болезням и вредителям у родительских клонов самоопыленных клонов S_1 , отобранных по фертильности и самосовместимости, признакам культурного картофеля и устойчивости к фитофторозу (Минск, 2025)

Table 5. DNA markers of disease and pest resistance genes in parental clones of the S_1 selfed clones selected thanks to their fertility, self-compatibility, cultivated potato characters, and late blight resistance (Minsk, 2025)

Родительский клон IGC/ IGC parental clone	Линия S_1 IGC/ IGC S_1 line	ДНК маркеры/ DNA markers					
		57R	Gro1-4	NL 25	RYSC3	517/1519	R3b
13/31.15	23/5	0	0	1*	1	0	0
14/23.1	23/6	1	0	0	1	1	0
15/47.3	23/7	0	0	0	1	0	0
13/88.1	23/8	0	1	0	0	0	0
18/84.2	23/10	1	0	1	1	0	0
13/90.1	23/11	0	1	1	0	1	0
14/5.6	23/14	0	1	0	1	1	0
14/42.3	23/15	0	1	1	0	1	0
14/45.5	23/16	0	1	1	1	1	0
19/262.2	23/17	0	1	1	1	0	0
17/72.4	23/18	-	-	-	-	-	-
17/67.6	23/19	-	-	-	-	-	-
19/89.4	23/20	0	1	0	0	1	0
21/6.1	23/21	1	1	1	0	0	0
21/13.14	23/22	0	1	0	1	0	0
21/14.1	23/23	-	-	-	-	-	-
18/83.3	23/29	1	1	1	1	0	1
18/83.6	23/30	0	0	0	1	0	0

*1 – маркер выявлен/ marker identified,
0 – маркер отсутствует/ marker absent

устойчивость к основным болезням и вредителям, прежде всего, к карантинным объектам: золотистой цистообразующей картофельной нематодой, возбудителем рака картофеля, а также к вирусам.

Создание инбредных линий на основе межвидовых гибридов, линии второго типа, призвано расширить аллельное разнообразие исходного селекционного материала, привнести в будущие гибриды новые гены устойчивости к болезням и вредителям, прежде всего, устойчивости к фитофторозу. Кроме того, такие гибриды должны иметь определенную долю генов *S. tuberosum*, необходимых для элиминации нежелательных для селекции признаков диких видов: низкой клубневой продуктивности, длинных столонов, клубней неправильной формы с глубокими глазками. Предполагается, что гибридизация между линиями этих двух групп обеспечит максимальный гетерозис.

Характерной особенностью диплоидных селекционных клонов обоих типов в настоящем исследовании является использование при их создании оригинальных линий *S. tuberosum* доноров фертильности и самосовместимости. Поскольку эти линии были получены в результате специальной селекции с применением инбридинга, в их потомстве не только возможен отбор фертильных и само-

совместимых гибридов, но и менее выраженная инбредная депрессия при самоопылении гибридов, полученных с их участием.

Исходный материал на основе межвидовых гибридов картофеля. Проблемы пониженной фертильности диплоидного картофеля и инбредной депрессии тесно связаны (Carroll, Low, 1976; Jansky et al., 1990; M'Ribu, Veilleux, 1991; Charlesworth, Willis, 2009; Zhang et al., 2019; Bradshaw, 2022). Одним из способов решения проблемы фертильности является гибридизация мужски стерильных первичных дигаплоидов с примитивными культурными или дикими диплоидными видами картофеля (Ross et al., 1964; Hermundstad, Peloquin, 1985; Cunha et al., 1994). С одной стороны, диплоидные дикие виды обычно высоко фертильны (Budin, Gavrilenko, 1994) и выступают в скрещиваниях в качестве источников высокой фертильности. С другой стороны, эффект инбредной депрессии нивелируется за счет высокой гетерозиготности гибридов. Генетический материал, полученный на основе межвидовых гибридов и дигаплоидов *S. tuberosum*, используется в большинстве программ селекции картофеля на диплоидном уровне (Lindhout et al., 2011; 2018; Su et al., 2020; Alsahlany et al., 2021; Kaiser et al., 2021; Zhang et al. 2021).

В настоящем исследовании, как и ожидалось, получение диплоидных самоопыленных клонов было наиболее эффективным на основе селекционного материала, созданного с участием диких видов картофеля и линий-доноров фертильности и самосовместимости. Было получено 2038 семян от самоопыления 24 диплоидных клонов, для испытания отобрано 133 сеянца S_1 . Из них по результатам полевых испытаний и оценки по признакам культурного картофеля, устойчивости к фитофторозу и самофертильности отобрали 31 клон S_1 . Эти клоны завязали в настоящем эксперименте основную массу семян от самоопыления – 4382 шт. Полученные результаты несложно объяснить, принимая во внимание фертильность диких видов и историю создания линий-доноров фертильности и самосовместимости. Помимо высокой мужской фертильности, у этого материала представлены ДНК маркеры ценных для селекции генов устойчивости к болезням, прежде всего, гена *Rpi-blb1* устойчивости к фитофторозу широкого спектра действия (маркер 517/1519 выявлен у шести родительских клонов).

Исходный материал на основе *Solanum tuberosum* L.

В конечном итоге, для получения самоопыленных клонов S_2 были отобраны пять клонов S_1 на основе родительских клонов, полученных с участием дигиплоидов *S. tuberosum* и линий доноров фертильности и самосовместимости. Они завязали в общей сложности 317 семян от самоопыления. У родительских клонов этих линий представлены ДНК-маркеры важных для селекции генов устойчивости к золотистой цистообразующей картофельной нематоде (два клона с маркером 57R и два с маркером Grol-4), к возбудителю рака картофеля (два клона с маркером NL25), к PVY (два клона с маркером RYSC3). Это позволяет рассчитывать на выделение в будущем инбредных линий с этими маркерами.

Нам не удалось получить семена от самоопыления беккросса гибридов *S. tuberosum* на исходный первичный дигиплоид (см. рис. 1, схема 2) из-за их низкой мужской фертильности. Очевидно, беккросс на исходные первичные дигиплоиды возвращает гибридам характерный для них уровень инбредной депрессии. Реализация схемы 2 (см. рис. 1) в программе гетерозисной селекции имеет большое значение, так как направлена, прежде всего, на получение диплоидных клонов с комплексом ценных для селекции признаков *S. tuberosum*, в частности несущих ДНК-маркеры генов устойчивости к основным болезням и вредителям. Очевидно, для достижения этой цели целесообразно использовать схему 4 (скрещивания между гибридами типа Пдг × ДФ, несущими желаемые признаки; см. рис. 1).

Также не удалось получить семена от самоопыления S_1 на основе диплоидного клона IGC 13/31.15, при создании которого не были использованы линии-доноры фертильности и самосовместимости (гибрид между первичными дигиплоидами: 09/8.24 Пдг 'Лиля' × 12/54.1 (Пдг 'Norteña' × Пдг 'Atzimba')). Тот факт, что этот клон завязал 110 семян от самоопыления в 2023 году, свиде-

тельствует о его фертильности и вероятном наличии у него гена *Sli*. Пять из 15 высаженных в поле в 2025 году клонов S_1 на основе IGC 13/31.15 были способны к образованию ягод. Однако в двух ягодах отобранного по признакам культурного картофеля клона S_1 IGC 23/5.4 не оказалось выполненных семян. Причин отрицательного результата при получении семян S_2 у этого самоопыленного клона может быть несколько: небольшое количество пыльцы, ее невысокая фертильность, наконец, недостаточно эффективное функционирование варианта гена *Sli* от *S. tuberosum* (Sanetomo et al., 2025). Более высокую надежность в процессе создания инбредных линий показали диплоидные клоны, полученные с использованием линий доноров фертильности и самосовместимости.

Использование линий доноров фертильности и самосовместимости.

Характерной особенностью диплоидного картофеля является гаметофитная самонесовместимость, связанная с функционированием S-локуса, локализованного на хромосоме I, что препятствует получению инбредных линий даже в случае наличия фертильного исходного материала. Для решения этой проблемы в современных программах диплоидной селекции картофеля (Lindhout et al., 2011; 2018; Su et al., 2020; Alsahlany et al., 2021; Kaiser et al., 2021; Zhang et al., 2021) чаще всего используют линии дикого диплоидного вида *S. chacoense*, несущие ген *Sli* (ингибитор S-локуса) (Phumichai et al., 2005; Jansky et al., 2014; Song, Endelman, 2023). Однако наряду с целевым геном гибридам передается значительная доза генетического материала дикого вида, связанного с нежелательными признаками: низкой продуктивностью, многочисленными длинными столонами, позднеспелостью, повышенным содержанием в клубнях алкалоидов. Поэтому для успешной интрогрессии гена *Sli* требуется дополнительная селекция на основе беккросса межвидовых гибридов на диплоидные формы культурного картофеля.

В связи с существенным расширением знаний о механизмах гаметофитной самонесовместимости/самосовместимости у диплоидного картофеля предложен ряд молекулярно-генетических подходов конверсии самонесовместимого селекционного материала в самосовместимый путем манипуляций с генами, вовлеченными в эти процессы (Kardile et al., 2022).

Принимая во внимание методическую сложность этого подхода и использование генной инженерии, что не приветствуется общественностью во многих странах, в качестве альтернативы предлагается поиск доноров гена *Sli* среди имеющегося продвинутого в селекционном плане диплоидного материала (Kaiser et al., 2021). Установление факта широкой представленности гена-гомолога *Sli* в генетическом пуле *S. tuberosum* (Clot et al., 2020) и разработка ДНК-маркеров для его идентификации делают этот подход к получению диплоидного селекционного материала, обладающего самофертильностью, наиболее перспективным (Clot et al., 2020; Kaiser et al., 2021). По сути, именно этот подход был реализован нами (без приме-

ния соответствующих ДНК маркеров) (Yermishin, 2000; Yermishin, Voronkova, 2017). Среди диплоидного селекционного материала, отличного по происхождению от *S. chacoense*, был выделен образец-донор гена самосовместимости, который был использован в рамках программы селекции на функциональную фертильность пыльцы с привлечением преимущественно генофонда культурного картофеля. Созданные в результате линии-доноры фертильности и самосовместимости выгодно отличаются от инбредных линий *S. chacoense* с геном самосовместимости *Sli*, так как они имеют генетическую основу *S. tuberosum*.

В рамках настоящего исследования только две схемы получения исходного материала для закладки инбредных линий оказались недостаточно эффективными: схема 2 (беккросс гибридов *S. tuberosum* × доноры фертильности и самосовместимости на исходный первичный дигаплоид; см. рис. 1) и схема 3 (беккросс гибридов *S. tuberosum* на доноры фертильности и самосовместимости; см. рис. 1). В последнем случае полученные гибриды, несмотря на фертильность и самосовместимость, показали неудовлетворительное проявление признаков культурного картофеля (длинные столоны), характерное, в некоторой степени, для родительских ДФ-линий. С одной стороны, неудовлетворительные результаты можно объяснить небольшим количеством гибридов от комбинаций скрещивания в рамках схем 2 и 3 (см. рис. 1), использованных в работе. С другой стороны, очевидно, что линии доноры-фертильности и самосовместимости требуют дальнейшего селекционного улучшения.

Интересно было сравнить результативность отбора самоопыленных клонов $S_1(F_2)$ при использовании исходного материала в настоящем исследовании и аналогичными показателями, представленными в работах других авторов, в частности в статье P. Lindhout с соавторами (Lindhout et al., 2011) (исходный материал: гибриды между элитным диплоидным клоном D2 и донором фертильности и самосовместимости DS-клоном *S. chacoense*, получены от Dr. K. Hosaka, Japan). На уровне сеянцев нами было отобрано по признакам культурного картофеля 167 сеянцев $S_1(F_2)$ из 454 посаженных, что составило 36,7%. На уровне первого клубневого поколения 67 сеянцев из 156 посаженных образовали ягоды от самоопыления (42,9%), из которых было отобрано по признакам культурного картофеля и полевой устойчивости к фитофторозу 36 сеянцев (23,1% от числа высаженных в поле, или 7,9% от исходного количества (454 шт.) сеянцев первого года (см. табл. 4). В исследовании Lindhout с соавторами (Lindhout et al., 2011) 5598 сеянцев гибридной популяции F_2 DS × D2 после подращивания в теплице были высажены в виде рассады непосредственно в поле. Из них около 500 сеянцев завязали ягоды от самоопыления (8,9%), из которых по признакам культурного картофеля был отобран 51 сеянец (0,9%) для получения последующих поколений самоопыления. Несложно заметить, что использованный в настоящем исследовании исходный материал в селекци-

онном плане заметно превосходил гибриды с донорами фертильности и самосовместимости *S. chacoense*, полученные Lindhout с соавторами (Lindhout et al., 2011). Уже среди самоопыленных клонов S_1 стал возможен отбор относительно продуктивных линий с признаками культурного картофеля (см. рис. 2).

Процесс создания инбредных линий будет способствовать селекционному улучшению имеющегося диплоидного исходного материала в целом, прежде всего, за счет концентрации ценных для селекции аллелей и элиминации груза неблагоприятных мутаций. Максимально повысить его эффективность можно благодаря использованию современных методов геномной селекции (Zhang et al., 2021). Поскольку история селекции картофеля, связанной с созданием диплоидных гетерозисных гибридов, совсем короткая (Jansky, Spooner, 2018), потребуются много лет усилий селекционеров и генетиков, чтобы получить исходный материал, в полной мере отвечающий названным выше требованиям.

Заключение

Использованная в работе коллекция диплоидного картофеля пригодна для закладки инбредных линий. Наиболее эффективными являются схемы создания исходного материала на основе межвидовых гибридов и оригинальных линий *Solanum tuberosum*, являющихся донорами фертильности и самосовместимости. Получены семена от самоопыления фертильных самосовместимых клонов S_1 на основе исходных диплоидных клонов, несущих ДНК-маркеры ряда ценных для селекции генов устойчивости к болезням и вредителям.

References/Литература

- Alsahlany M., Enciso-Rodriguez F., Lopez-Cruz M., Coombs J., Douches D.S. Developing self-compatible diploid potato germplasm through recurrent selection. *Euphytica*. 2021;217:47. DOI: 10.1007/s10681-021-02785-0
- Bradshaw J.E. Breeding diploid F1 hybrid potatoes for propagation from botanical seed (TPS): comparisons with theory and other crops. *Plants*. 2022;11:1121. DOI: 10.3390/plants11091121
- Budin K.Z., Gavrilenko T.A. Genetic basis of remote hybridization in potato (Review). *Russian Journal of Genetics*. 1994;30(10):1225-1233.
- Carroll C.P., Low R.J. Aspects of male fertility in group Tuberosum dihaploids. *Potato Research*. 1976;19:109-121. DOI: 10.1007/bf02360411
- Charlesworth D., Willis J.H. The genetics of inbreeding depression. *Nature Reviews Genetics*. 2009;10:783-796. DOI: 10.1038/nrg2664
- Clot C.R., Polzer C., Prodhomme C., Schuit C., Engelen C.M.E., Hutten R.C.B., van Eck H.E. The origin and widespread occurrence of *Sli*-based self-compatibility in potato. *Theoretical and Applied Genetics*. 2020;133:2713-2728. DOI: 10.1007/s00122-020-03627-8
- Cunha A.L., Pinto B.P., Davide L.C. Flowering and 2n pollen production in dihaploid *Solanum tuberosum* and *Solanum chacoense* hybrids. *Review of Brazilian Genetics*. 1994;17(3):305-308.
- De Maine M.J. Potato haploid technologies. Ch.2.35. In: M. Maluszynsky, K.J. Kasha, B.P. Forster, I. Szarejka (eds) *Doubled haploids production in crop plants. A Manual*. USA: Kluwer Academic Publishers; 2003. p.241-247.

- Gebhardt C., Bellin D., Henselewski H., Lehmann W., Schwarzfischer J., Valkonen J.P.T. Marker-assisted combination of major genes for pathogen resistance in potato. *Theoretical and Applied Genetics*. 2006;112(8):1458-1464. DOI: 10.1007/s00122-006-0248-8
- Hermundstad S.A., Peloquin S.J. Germplasm enhancement with potato haploids. *Journal of Heredity*. 1985;76:463-467. DOI: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a110146.
- Lindhout P., Meijer D., Schotte T., Hutten R.C.B., Visser R.G.F., van Eck H.J. Towards F1 hybrid seed potato breeding. *Potato Research*. 2011;54:301-312. DOI: 10.1007/s11540-011-9196-z
- Lindhout P., de Vries M.E., ter Maat M., Ying Su, Viques-Zamora M., van Heusden S. Hybrid potato breeding for improved varieties. In: G. Wang-Pruski (ed.). *Achieving sustainable cultivation of potatoes. Vol. 1. Breeding improved varieties*. Canada: Burleigh Dodds Science Publishing, Dalhousie University; 2018. p.99-123. DOI: 10.19103/AS2016.0016.04
- Jansky S.H., Charkowski A.O., Douches D.S., Gusmini G., Richarl C., Bethke P.C., Spooner D.M., Novy R.G., De Jong H., De Jong W.S., Bamberg J.B., Thompson L., Bizimungu B., Holm D.G., Brown C.R., Haynes K.G., Sathuvalli V.R., Veilleux R.E., Miller J.C. Jr., Bradeen J.M., Jiang J. Reinventing potato as a diploid inbred line-based crop. *Crop Science*. 2016;56:1-11. DOI: 10.2135/cropsci2015.12.0740
- Jansky S.H., Chungand Y., Kittipadukal P. M6: a diploid potato inbred line for use in breeding and genetics research. *Journal of Plant Registrations*. 2014;8(2):195-199. DOI: 10.3198/jpr2013.05.0024crg
- Jansky S.H., Peloquin S.J., Yerk G.L. Use of potato haploids to put 2x wild species germplasm in usable form. *Plant Breeding*. 1990;104:290-294. DOI: 10.1111/j.1439-0523.1990.tb00438.x
- Jansky S.H., Spooner D.M. The evolution of potato breeding. In: *Plant Breeding Reviews. First Edition*. John Wiley & Sons Inc.; 2018. Vol. 41. p.169-214. DOI: 10.1002/9781119414735.ch4
- Kaiser N.R., Jansky S., Coombs J.J., Collins P., Alsahlany M., Douches D.S. Assessing the contribution of *Sli* to self-compatibility in North American diploid potato germplasm using KASPTM markers. *American Journal of Potato Research*. 2021;98:104-113. DOI: 10.1007/s12230-021-09821-8
- Kardile H., Yilma S., Sathuvalli V. Molecular approaches to overcome self-incompatibility in diploid potatoes. *Plants*. 2022;11(10):1328-1342. DOI: 10.3390/plants11101328
- Kasai K., Morikawa Y., Sorri V.A., Valkonen J.P., Gebhardt C., Watanabe K.N. Development of SCAR markers to the PVY resistance gene *Ryadg* based on a common feature of plant disease resistance genes. *Genome*. 2000;43(1):1-8. DOI: 10.1139/g99-092
- Kostrica P., Domkarova J. Possibilities of indirect determination of the ploidy in potato regenerants *in vitro*. *Rostlinna Viroba UZPI*. 1993;39(2):139-148.
- M'Ribu H.K., Veilleux R.E. Phenotypic variation and correlations between monoploids and doubled monoploids of *Solanum phureja*. *Euphytica*. 1991;54:279-284. DOI: 10.1007/BF00023004
- Phumichai C., Mori M., Kobayashi A., Kamijima O., Hosaka K. Toward the development of highly homozygous diploid potato lines using the self-compatibility controlling *Sli* gene. *Genome*. 2005;48(4):977-984. DOI: 10.1139/g05-066
- Rietman H., Bijsterbosch G., Cano L.M., Lee H-R., Vossen J.H., Jacobsen E., Visser R.G.F., Kamoun S., Vleeshouwers V.G.A.A. Qualitative and quantitative late blight resistance in the potato cultivar Sarpo Mira is determined by the perception of five distinct RXLR effectors. *Molecular Plant-Microbe Interaction*. 2012;25(7):910-919. DOI: 10.1094/MPMI-01-12-0010-R
- Ross R.W., Peloquin S.J., Hougas R.W. Fertility of hybrids from *Solanum phureja* and haploid *S. tuberosum* matings. *European Potato Journal*. 1964;7:81-89.
- Sanetomo R., Asai I., Yasuga A., Suzuki K., Yamashita M., Hosaka K. Characterization of the *Solanum tuberosum*-derived *Sli* gene. *Euphytica* 2025;221:156. DOI: 10.1007/s10681-025-03609-1
- Schultz L., Cogan N.O.I., McLean K., Dale M.F.B., Bryan G.J., Forster J.W., Slater A.T. Evaluation and implementation of a potential diagnostic molecular marker for HI-conferred potato cyst nematode resistance in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Plant Breeding*. 2012;131(2):315-321. DOI: 10.1111/j.1439-0523.2012.01949
- Song L., Endelman J.B. Using haplotype and QTL analysis to fix favorable alleles in diploid potato breeding. *Plant Genome*. 2023;16(2):e20339. DOI: 10.1002/tpg2.20339
- Su Y., Viquez-Zamora M., den Uil D., Sinnige J., Kruyt H., Vossen J., Lindhout P., van Heusden S. Introgression of genes for resistance against *Phytophthora infestans* in diploid potato. *American Journal of Potato Research*. 2020;97(1):33-42. DOI: 10.1007/s12230-019-09741-8
- Vexler L., de la O Leyva-Perez M., Konkolewska A., Clot C.R., Byrne S., Griffin D., Ruttink T., Hutten R.C.B., Engelen C., Visser R.G.F., Prigge V., Wagener S., Lairy-Joly G., Driesprong J.-D., Sundmark E.H.R., Rookmaker A.N.O., van Eck H.J., Milbourne D. QTL discovery for agronomic and quality traits in diploid potato clones using PotatoMASH amplicon sequencing. *G3 (Bethesda)*. *Genes. Genomes. Genetics*. 2024;14(10):jkael64. DOI: 10.1093/g3journal/jkael64
- Wang M., Allefs S., van den Berg R.G., Vleeshouwers V.G.A.A., van der Vossen E.A.G., Vosman B. Allele mining in *Solanum*: conserved homologues of *Rpi-blb1* are identified in *Solanum stoloniferum*. *Theoretical and Applied Genetics*. 2008;116(7):933-943. DOI: 10.1007/s00122-008-0725-3
- Yermishin A.P. The development of initial parental material for breeding disease resistant potatoes at the diploid level. *Plant Breeding and Seed Science*. 2000;44(1):105-115.
- Yermishin A.P., Polyukhovich Yu.V., Voronkova E.V., Gukasyan O.N. SvSv-lines is an effective tool for involvement of the valuable genepool of 1 EBN diploid potato species into breeding. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2017;21(1):42-50. [in Russian] (Ермишин А.П., Полухович Ю.В., Воронкова Е.В., Гукасян О.Н. SvSv-линии – эффективный инструмент для вовлечения в селекцию ценного генфонда 1 EBN диких диплоидных видов картофеля. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2017;21(1):42-50). DOI: 10.18699/VJ17.222
- 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) *Agricultural Biology*. 2017;52(1):50-62. DOI: 10.15389/agrobiol.2017.1.50eng
- Yermishin A.P., Voronkova E.V., Luksha V.I., Polyukhovich Yu.V., Levy A.V., Gukasyan O.N., Zharich V.M. Collection of diploid potato of the Institute of Genetics and Cytology of Belarusian Academy of Sciences (Kollektsiya diploidnogo kartofelia Instituta Genetiki i Tsitologii NAN Belarusi). Minsk: Institut genetiki i tsitologii NAN Belarusi; 2020. [in Russian] (Ермишин А.П., Воронкова Е.В., Лукша В.И., Полухович Ю.В., Левый А.В., Гукасян О.Н., Жарич В.М. Коллекция диплоидного картофеля Института генетики и цитологии НАН Беларуси. Минск: Институт генетики и цитологии НАН Беларуси; 2020).
- Yermishin A.P., Voronkova E.V., Kozlov V.A., Polyukhovich Yu.V., Luksha V.I., Levy A.V., Yakovleva G.A., Semanyuk T.A., Dubinich V.L., Rod'kina I.A.: A.P. Yermishin (ed.). Interspecific hybridization in potato breeding (Mezhvidovaya gibridizatsiya v seleksii kartofelya). Minsk: Byelaruskaya navuka; 2021. [in Russian] (Ермишин А.П., Воронкова Е.В., Козлов В.А., Полухович Ю.В., Лукша В.И., Левый А.В., Яковлева Г.А., Семанюк Т.А., Дубинич В.Л., Родькина И.А. Межвидовая гибридизация в селекции картофеля/ под ред. А.П. Ермишина. Минск: Беларуская навука; 2021).
- Zhang C., Wang P., Tang D., Yang Z., Lu F., Qi J., Tawari N.R., Shang Y., Li C., Huang S. The genetic basis of inbreeding depression in potato. *Nature Genetics*. 2019;51:374-378. DOI: 10.1038/s41588-018-0319-1
- Zhang C., Yang Z., Tang D., Zhu Y., Wang P., Li D., Zhu G., Xiong X., Shang Y., Li C., Huang S. Genome design in diploid potato. *Cell*. 2021;184:3873-3883. DOI: 10.1016/j.cell.2021.06.006.
- Zienkiewicz M. Bayer and Solynta are bringing hybrid true potato seeds to smallholder markets. *Seed World*. 2024.

Информация об авторах

Александр Петрович Ермишин, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник, лаборатория нехромосомной наследственности, Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси, 220072 Республика Беларусь, Минск, ул. Академическая, 27, ermishin@igc.by, <https://orcid.org/0000-0002-3106-4926>

Елена Васильевна Воронкова, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, лаборатория нехромосомной наследственности, Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси, 220072 Республика Беларусь, Минск, ул. Академическая, 27, e.voronkova@igc.by, <https://orcid.org/0000-0001-9747-8622>

Ольга Николаевна Гукасян, научный сотрудник, лаборатория нехромосомной наследственности, Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси, 220072 Республика Беларусь, Минск, ул. Академическая, 27, gukasyan.olya@bk.ru, <https://orcid.org/0009-0006-9795-8363>

Information about the authors

Alexander P. Yermishin, Dr. Sci. (Biology), Professor, Chief Researcher, Laboratory of Nonchromosomal Heredity, Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, 27, Akademicheskaya Street, Minsk, 220072 Belarus, ermishin@igc.by, <https://orcid.org/0000-0002-3106-4926>

Elena V. Voronkova, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, Laboratory of Nonchromosomal Heredity, Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, 27, Akademicheskaya Street, Minsk, 220072 Belarus, e.voronkova@igc.by, <https://orcid.org/0000-0001-9747-8622>

Olga N. Gukasian, Researcher, Laboratory of Nonchromosomal Heredity, Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, 27, Akademicheskaya Street, Minsk, 220072 Belarus, gukasyan.olya@bk.ru, <https://orcid.org/0009-0006-9795-8363>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 02.12.2025; одобрена после рецензирования 25.05.2026; принята к публикации 11.08.2026.

The article was submitted on 02.12.2025; approved after reviewing on 25.05.2026; accepted for publication on 11.08.2026.