

# Цитоплазматическая мужская стерильность и перспективы ее использования в селекционно-генетических исследованиях и семеноводстве картофеля

И.Н. Анисимова<sup>1</sup>, Т.А. Гавриленко<sup>1, 2</sup> 

<sup>1</sup> Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова» (ВИР), Санкт-Петербург, Россия

<sup>2</sup> Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет», биологический факультет, Санкт-Петербург, Россия

Возрастающий интерес к цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС) и поиску генов восстановления фертильности пыльцы (*Rf*) у картофеля обусловлен появлением нового направления в современной селекции этой важной культуры, которое заключается в создании гетерозисных гибридов, полученных от скрещиваний инбредных диплоидных линий. В статье дается обзор основных результатов исследований генетических систем ЦМС-*Rf*, проведенных на разных видах культурных растений, обсуждаются современные подходы к изучению молекулярных механизмов ЦМС и восстановления фертильности пыльцы, а также имеющиеся на сегодняшний день литературные данные по состоянию этих исследований у картофеля. Рассматривается природа химерных митохондриальных генов, обуславливающих цитоплазматическую мужскую стерильность, обсуждаются особенности структуры и функции генов восстановления фертильности пыльцы; приведены примеры генетических систем ЦМС-*Rf* у культурных видов растений, в том числе у представителей семейства пасленовых. Освещаются основные результаты исследований молекулярных механизмов ЦМС и восстановления фертильности в постгеномную эру, полученные на разных видах растений с использованием методов транскриптомного и протеомного анализов. Как и у большинства видов растений, у картофеля признак цитоплазматической мужской стерильности имеет гибридную природу. Рассматриваются результаты исследований генетического контроля мужской стерильности у картофеля, которые были выполнены с использованием традиционных подходов (гибридологического анализа) и привели к формированию концепции генно-цитоплазматической мужской стерильности ряда видов секции *Petota* рода *Solanum*. Дана характеристика различных типов цитоплазм картофеля, ассоциированных с проявлением мужской стерильности. Согласно классификации Hosaka, Sanetomo (2012), они включают: T/бета, W/гамма и D, каждый из которых отличается по фенотипическому проявлению признака мужской стерильности, а также по частоте встречаемости в генофонде селекционных сортов и у разных видов картофеля. Представлены результаты исследований по разработке ДНК-маркеров для идентификации различных типов цитоплазм картофеля.

Ключевые слова: цитоплазматическая мужская стерильность; гены *Rf*; *Solanum*; картофель; гибридизация.

## Cytoplasmic male sterility and prospects for its utilization in breeding, genetic studies and seed production of potato

I.N. Anisimova<sup>1</sup>, T.A. Gavrilenko<sup>1, 2</sup> 

<sup>1</sup> Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St.-Petersburg, Russia

<sup>2</sup> St. Petersburg State University, Biological Faculty, St. Petersburg, Russia

Increasing interest to cytoplasmic male sterility (CMS) and searching for restoration of pollen fertility (*Rf*) genes in potato is determined by a new way in the modern breeding of this important crop, the development of heterotic hybrids obtained after crosses of inbred diploid lines. The paper reviews the main results of studies on CMS-*Rf* genetic systems in different species of cultivated plants, the modern methods and approaches of investigating molecular mechanisms of CMS and pollen fertility restoration, and also the available literature data on the status of these studies in potato. The nature of chimeric mitochondrial genes accounting for cytoplasmic male sterility is considered; the peculiarities of the structure and functions of restoration of pollen fertility genes are discussed; examples of CMS-*Rf* genetic systems in cultivated plant species including representatives of the family Solanaceae are presented. The main results of research on molecular mechanisms of CMS and fertility restoration obtained in the post-genomic era for various plant species using methods of transcriptomic and proteomic analyses are provided. As in many plant species, cytoplasmic male sterility in potato is of hybrid origin. The results of investigating genetic control of male sterility in potato are presented that have been carried out using conventional approaches (hybridological analysis) and led to the formation of the concept of genic cytoplasmic male sterility in some species of section *Petota* of the genus *Solanum*. The characteristics of potato cytoplasmic male sterility types which are associated with male sterility are given. According to classification of Hosaka, Sanetomo (2012), these types include: T/beta, W/gamma and D, each distinguished by the phenotypic appearance of male sterility traits

and also by the frequency of occurrence in the breeding varieties gene pool and in various potato species. The results of studies on developing DNA markers for identification of various potato cytoplasm types are presented.

Key words: cytoplasmic male sterility; *Rf* genes; *Solanum*; potato; hybridization.

#### КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

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;21(1):83-95. DOI 10.18699/VJ17.226

#### HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Anisimova I.N., Gavrilenko T.A. Cytoplasmic male sterility and prospects for its utilization in breeding, genetic studies and seed production of potato. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2017;21(1):83-95. DOI 10.18699/VJ17.226

Селекционно-генетические исследования возделываемого картофеля – *Solanum tuberosum* L. ( $2n = 4x = 48$ ) – существенно осложняет комплекс следующих факторов: стерильность многих форм, автотетраплоидность, высокий уровень гетерозиготности, тетрасомное (до 4 аллелей на локус) наследование и проявление сильной инбредной депрессии. В отечественной селекции картофеля преимущественно используют традиционные методы межсортовых скрещиваний и межвидовой гибридизации, селекция проводится на тетраплоидном уровне. В мировой практике помимо этих традиционных методов для повышения эффективности отбора применяют достаточно сложные схемы селекции на диплоидном уровне, включающие: получение с использованием гаплопродюсеров дигаплоидов ( $2n = 2x = 24$ ); вовлечение их в межвидовую или внутривидовую гибридизацию; отбор в расщепляющихся поколениях перспективных диплоидных генотипов, обладающих селекционно-ценными признаками; отбор среди них генотипов, способных формировать нередуцированные гаметы для возврата на исходный тетраплоидный уровень; скрещивания отобранных генотипов между собой либо с тетраплоидными сортами с целью комбинирования ценных признаков (Hougas, Peloquin, 1957, 1958; Chase, 1963; Peloquin et al., 1989a, b; Jansky, Peloquin, 2006). Отметим, что самонесовместимость, характерная для большинства диплоидных видов картофеля, ограничивает возможности проведения генетических исследований на диплоидном уровне.

В последние десятилетия в селекционном процессе как на тетра-, так и на диплоидном уровне все шире используют методы биотехнологии и молекулярной биологии (например, индукция андрогенеза *in vitro*, методы маркер-опосредованной и геномной селекции) (Veilleux, 1999; Gebhardt et al., 2006; Mori et al., 2015).

Для стабильного воспроизводства сортов картофеля применяют методы вегетативного размножения (клубневые репродукции, клоновый отбор, микроразмножение), поскольку половое размножение разрушает генетическую структуру селекционных сортов, представленных высокогетерозиготными тетраплоидными генотипами. До недавнего времени в картофелеводстве доминировало представление о том, что вегетативное размножение – идеальный и единственно возможный способ воспроизводства возделываемого картофеля.

В последние годы было основано новое направление селекции и семеноводства картофеля, представляющее

«радикальную смену парадигмы» в создании и воспроизводстве сортов этой важной культуры (Lindhout et al., 2011; Jansky et al., 2016). Это направление включает: создание инбредных самофертильных диплоидных линий с использованием мутаций самосовместимости, например мутации гена *Sli* (Hosaka, Hanneman, 1998); отбор линий с высокой комбинационной способностью и проведение направленных скрещиваний между ними для получения гибридных семян (настоящих ботанических семян – true potato seeds, TPS) и гетерозисных диплоидных гибридов. Эффективные методы создания инбредных линий, межлинейной гибридизации и массового производства гибридных семян на основе мужской стерильности (ЦМС или ГМС) успешно реализованы в селекции и семеноводстве многих представителей крупяных, овощных, зерновых и других культур, для которых разработаны теоретические основы гибридной селекции, базирующиеся на исследованиях самонесовместимости, гетерозиса и генетических систем ЦМС-*Rf*. У картофеля эти вопросы мало изучены, хотя в последнее время возрастает интерес к исследованию этих проблем. Так, с использованием мутации самосовместимости гена *Sli* созданы инбредные диплоидные линии картофеля, высокая степень гомозиготности которых подтверждена SNP-сканированием, получены межлинейные гибриды и первые успешные результаты их селекционно-генетических исследований (Phumichai et al., 2005; Lindhout et al., 2011; Jansky et al., 2014, 2016; Endelman, Jansky, 2016). Прогнозируемыми преимуществами гетерозисной гибридной селекции картофеля на диплоидном уровне являются: повышение эффективности отбора генотипов с аллелями генов (QTL), детерминирующими ценные признаки и результативность элиминации аллелей, ассоциированных с инбредной депрессией и негативными свойствами; кардинальное сокращение сроков селекционного процесса, а также возможность отказаться от затратных технологий получения и репродуцирования безвирусного картофеля, поскольку подавляющее большинство патогенов с пылью не передаются (Lindhout et al., 2011; Jansky et al., 2014).

Гораздо меньший прогресс у картофеля достигнут в области исследований систем ЦМС-*Rf*. Классификация разных типов цитоплазм построена в основном на данных о полиморфизме хлоропластной (хл) ДНК культурных видов картофеля (Hosaka, Sanetomo, 2012); работы, в которых проводился анализ структурных перестроек мтДНК, единичны (Sanetomo, Hosaka, 2013); отсутствуют данные

о механизмах взаимодействий ядерного и митохондриального (мт) геномов; имеется ограниченная информация о генах восстановления фертильности. В то же время исследования генетических систем ЦМС-*Rf* являются основой для разработки методов гибридной гетерозисной селекции у картофеля, а информация о типах цитоплазм у сортов, источников и доноров ценных признаков необходима для эффективного подбора пар для скрещиваний. В этой связи представляется актуальным обсудить достигнутые результаты изучения систем ЦМС-*Rf*, полученные для разных видов культурных растений, современные методы и подходы исследования данной проблемы, а также имеющиеся на сегодняшний день литературные данные, касающиеся картофеля.

### Системы ЦМС-*Rf* у растений

Цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС) – наследуемая по материнской линии неспособность растений продуцировать жизнеспособную пыльцу, описана у нескольких сотен видов (Horn, 2006; Иванов, Дымшиц, 2007), включая многих представителей семейства пасленовых (Young, Hanson, 1987; Kim D., Kim B., 2006; Stoeva-Popova et al., 2007), к которому принадлежит и картофель. Признак ЦМС проявляется в результате взаимодействия определенных мутантных аллелей мт-генома с рецессивными аллелями ядерных генов восстановления фертильности (*rf*). Реверсии ЦМС-форм к фертильности могут быть получены при введении доминантных аллелей генов *Rf* в генотип растений-носителей стерильных цитоплазм. Генетические системы ЦМС-*Rf*, широко используемые в семеноводстве гибридов ряда экономически важных растений (кукурузы, риса, хлопчатника, подсолнечника, ряда овощных культур), служат эффективными моделями для изучения механизмов взаимодействий ядерного и мт-геномов.

Большинство источников ЦМС у растений получены на основе межвидовой гибридизации. Для выявления молекулярных различий между стерильным и фертильным типами цитоплазм использовались методы рестрикционного и RFLP анализов мтДНК, секвенирования мт-генома и его отдельных участков, изучения экспрессии в прокариотических системах, а также различные системы молекулярных маркеров на основе ПЦР. Работы по изучению особенностей проявления признака ЦМС, выяснению структуры мт-генов у ЦМС-форм, особенностей их взаимодействия с ядерным геномом подробно обсуждаются в ряде обзоров (Schnable, Wise, 1998; Тырнов, Эльконин, 2000; Hanson, Bentolila, 2004; Chase, 2006; Horn, 2006; Анисимова, Гаврилова, 2012; Chen, Liu, 2014; Touzet, Meyer, 2014).

В большинстве случаев факторами, индуцирующими мужскую стерильность, являются так называемые химерные гены, возникающие в результате множественных перестроек последовательностей мтДНК, наиболее часто включающие копии (или их фрагменты) генов «домашнего хозяйства» митохондрий и/или новые, не идентифицированные последовательности (*orf*), кодирующие специфичные для ЦМС белки. Ассоциированные с ЦМС локусы чрезвычайно разнообразны, но чаще всего содержат гены (или их фрагменты), кодирующие разные субъеди-

ницы АТФ-синтаз (*atp*), либо локализованы вблизи этих генов. В ряде случаев ЦМС-локусы могут включать последовательности генов цитохромоксидазы (*cox*) и НАДН-дегидрогеназы (*nad*), кодирующих белковые компоненты дыхательной цепи, а также фрагменты генов ядерной или хлДНК (Даниленко, Давыденко, 2003; Hanson, Bentolila, 2004; Mackenzie, 2004). Для одних видов формирование стерильной пыльцы у ЦМС-форм связывают с появлением в клетках пыльников новых транскриптов и полипептидов, кодируемых химерными генами, для других видов такие молекулярные маркеры признака ЦМС не выявлены (Hanson, Bentolila, 2004; Mackenzie, 2004; Satoh et al., 2004).

В клетках ЦМС-линий наряду с реорганизованными копиями мтДНК могут присутствовать в разной копииности и нереорганизованные копии связанных с ЦМС участков, а также целые молекулы мтДНК, не подвергшиеся перестройкам, причем у некоторых видов растений гетероплазмия является естественным состоянием мтДНК (Дымшиц, 2002; Даниленко, Давыденко, 2003; Брагин и др., 2011). Для отдельных видов показано, что ядерные гены могут оказывать влияние на соотношение мутантных и интактных молекул в общем пуле мтДНК (Abdelnoor et al., 2003; Shedje et al., 2007).

У различных культур компонентами генетических систем ЦМС-*Rf*, используемыми для производства гибридных семян, являются материнская линия ЦМС, ее фертильный аналог – закрепитель стерильности, и отцовская линия-восстановитель фертильности, несущая ядерный ген (или гены) восстановления фертильности. При изучении генетического контроля восстановления фертильности пыльцы, идентификации генетических факторов, отвечающих за проявление этого признака, используются методы классического генетического анализа. В селекции линий-восстановителей принципиальное значение имеет отбор генотипов, несущих функциональные аллели генов восстановления фертильности. Традиционно для выявления в генотипе генов, восстанавливающих фертильность, и изучения особенностей их экспрессии проводят тест-скрещивания с ЦМС-линиями и анализируют растения  $F_1$ . Этот длительный и трудоемкий процесс может быть ускорен благодаря использованию методов маркер-опосредованной селекции. В этой связи в последние десятилетия интенсивно развиваются методы молекулярного маркирования генов *Rf* на основе различных маркерных систем – RAPD, RFLP, AFLP, SSR (Klein et al., 2001; Horn, 2006; Wang et al., 2006; Kim et al., 2010; Dong et al., 2012; Liu Z. et al., 2013; Анисимова и др., 2015; Bisht et al., 2015; Kiani, 2015; и др.).

К настоящему времени гены восстановления фертильности выделены и охарактеризованы на молекулярном уровне лишь для небольшого числа видов. Среди них *Rf2* кукурузы, кодирующий альдегиддегидрогеназу (Cui et al., 1996), *Rf17* и *Rf2* риса, кодирующие синтаза-подобный белок-переносчик ацильной группы (Fujii, Togiya, 2009) и глицин-богатый белок (Itabashi et al., 2011) соответственно, а также ген *Rf1* сахарной свеклы, кодирующий ОМА1-подобный белок, сходный с протеазой дрожжей (Kitazaki et al., 2015). Все другие идентифицированные к настоящему времени гены *Rf* кодируют PPR-белки, которые характеризуются наличием tandemно повторяющихся

вырожденных последовательностей из 35 аминокислотных остатков (pentatricopeptide repeats – PPR). Семейство PPR-генов широко представлено у высших растений, вовлечено в антероградную/ретроградную регуляцию и играет важную роль в согласованной работе геномов ядра и органелл. PPR-белки необходимы для правильного процессинга и/или трансляции органелльных РНК (Lugin et al., 2004; Юрина, Одинцова, 2010). Принадлежность генов *Rf* к семейству, кодирующему PPR-белки, подтверждена для петунии (Bentolila et al., 2002), перца чили (Kim et al., 2010), риса (Kazama, Toriyama, 2003; Huang et al., 2015), редиса (Brown et al., 2003; Wang et al., 2015), капусты (Ahmad et al., 2013), кукурузы (Gabay-Laughnan et al., 2004; Meyer et al., 2011), сорго (Klein et al., 2005; Jordan et al., 2011). Не всегда удается идентифицировать гены *Rf* с помощью позиционного клонирования, что обусловлено сложной организацией этих локусов (Horn, Hamrit, 2010). Поэтому для их определения может быть использован сравнительно-генетический подход, основанный на поиске в геноме изучаемого вида последовательностей-кандидатов, гомологичных известным генам *Rf* (Yue et al., 2010; Anisimova et al., 2014). Недавно была продемонстрирована возможность *in silico* идентификации генов-кандидатов *Rf* на основе анализа биоинформационных баз данных (Sykes et al., 2016).

PPR-гены, продукты которых ассоциированы с функцией восстановления фертильности, выделены в отдельное подсемейство *RFL-PPR* (restoration of fertility like-PPR). Отличительной чертой *RFL-PPR*-генов высших растений является кластерная организация в геноме, уникальный характер дивергенции PPR-мотивов (Fujii et al., 2011) и высокая скорость эволюции (Dahan, Mireau, 2013). Продемонстрирован согласованный характер эволюции ассоциированных с ЦМС митотипов и соответствующих нуклеотипов – кандидатов генов *Rf* у риса (Tan et al., 2011).

Показано, что эффекты большинства идентифицированных к настоящему времени генов *Rf* проявляются на уровне процессинга мРНК или трансляции (см. таблицу). Для выяснения связи между структурой PPR-доменов и функцией генов *Rf* недавно был успешно использован метод направленного мутагенеза *RFL-PPR*-последовательностей и сравнительного анализа экспрессии *in vivo* (Qin et al., 2014). Данные первых экспериментов по изучению процессинга транскриптов мт-генома показали, что продукты генов *Rf* взаимодействуют с продуктами аберрантных генов митохондрий через формирование комплексов с другими белками (Huang et al., 2013). Однако четкого понимания действия генов восстановления фертильности пыльцы пока нет (Touzet, Meyer, 2014), а имеющаяся информация еще очень фрагментарна либо фактически отсутствует для представителей многих видов.

У культурных видов семейства пасленовых практическое применение получили генетические системы ЦМС-*Rf* сладкого и жгучего (чили) перца *Capsicum annuum* и баклажана *Solanum melongena*. Однако на молекулярном уровне ассоциированные с ЦМС мт-гены и ядерный ген *Rf* описаны лишь у перца. Известны по меньшей мере два мт-гена, обуславливающих ЦМС у перца, и определена природа ядерного гена *Rf* (Jo et al., 2009, 2016; Kim et al., 2009, 2010). У баклажана описаны несколько аллоплазма-

тических типов ЦМС, но гены восстановления фертильности пыльцы для них охарактеризованы только на фенотипическом уровне (Saito et al., 2009; Khan, Isshiki, 2011).

### Использование транскриптного, протеомного и метаболомного анализов для изучения механизмов ЦМС

В постгеномную эру для изучения молекулярных механизмов и идентификации генов и генных путей, ассоциированных с цитоплазматической мужской стерильностью и восстановлением фертильности, используются методы иммуноцитохимии, секвенирования нового поколения (new generation sequencing – NGS), профилирования транскриптома, протеомного и метаболомного анализов. Первые данные по изучению транскриптома линий ЦМС и их фертильных аналогов были опубликованы сравнительно недавно.

Сравнительный полногеномный анализ транскриптома у стерильных (ЦМС D8) линий *Gossypium hirsutum* и их фертильных аналогов на микрочипах платформы Affymetrix проведен в работе (Suzuki et al., 2013). Исследования дифференциально экспрессируемых генов (ДЭГ) у линий ЦМС и закрепителей стерильности с использованием методов высокопроизводительного секвенирования выполнены для рапса (Yan et al., 2013), хлопчатника (Yang P. et al., 2014), сои (Li et al., 2015; Du et al., 2016), редиса (Mei et al., 2016), белокочанной капусты (Wang et al., 2016). На основе профилирования транскриптома у китайской капусты (Liu et al., 2016) и арбуза (Rhee et al., 2015) идентифицированы группы функционально связанных генов, ассоциированных с генной мужской стерильностью (ГМС).

Накопленные к настоящему времени данные показывают, что у разных объектов ассоциированные с ЦМС ДЭГ относятся к различным функциональным категориям. Так, при сравнительном анализе транскриптома линии ЦМС NJCMS1A и закрепителя стерильности NJCMS1B у сои было проанализировано 88463 транскрипта и выявлено 365 ДЭГ. У стерильной линии уровень экспрессии 339 ДЭГ был понижен, и только 26 ДЭГ характеризовались повышенным уровнем экспрессии (Li et al., 2015). Тридцать шесть ДЭГ оказались связаны с 33 метаболическими путями. Многие ДЭГ, уровень экспрессии которых понижен у линии NJCMS1A по сравнению с фертильным аналогом, были вовлечены в энергетический метаболизм. По мнению авторов, этот факт, а также значительно сниженный у линии NJCMS1A уровень активности АТФазы свидетельствуют о том, что фенотип ЦМС связан с подавлением экспрессии генов, вовлеченных в энергетические процессы в клетке. Среди других групп ДЭГ, предположительно ассоциированных с проявлением признака ЦМС, были отмечены гены, кодирующие транскрипционные факторы, а также гены, участвующие в развитии пыльников и пыльцевых зерен, вовлеченные в элиминацию реактивных форм кислорода, клеточную трансдукцию. В работе (Mei et al., 2016) не выявлено различий в уровнях транскрипции мт- и хл-геномов у двух пар линий ЦМС и закрепителей стерильности редиса НУВР-А/В и УН-А/В (источник – линия 9802А-1), за исключением ассоциированного с ЦМС мт-транскрипта

Examples of CMS/Rf systems in crops

Species	CMS type	Mitochondrial gene	Rf gene	Rf gene product	Function of the protein uncoded by Rf	References
<b>POACEAE</b>						
<i>Oryza sativa</i>	BT	<i>atp6-orf79</i>	<i>Rf1</i>	PPR	mRNA processing	Wang et al., 2006
	LD	<i>orf79</i>	<i>Rf2</i>	Mitochondrial glycine-rich protein	mRNA processing	Itabashi et al., 2011
	HL	<i>orf79</i>	<i>Rf5</i>	PPR	Processing of the <i>atp6-orf79</i> transcript	Hu et al., 2012
	CW	Unknown	<i>Rf17</i>	Mitochondrial protein bearing a synthase-like fragment of the acyl-carrier protein	Participation in retro-grade signaling	Fujii, Toriyama, 2009
<i>Sorghum bicolor</i>	A1	<i>orf107/urf209</i>	<i>Rf1</i>	PPR13	Unknown	Klein et al., 2005
			<i>Rf2</i>	Presumably PPR	Unknown	Jordan et al., 2010
	A1, A2	Unknown	<i>Rf5</i>	Presumably PPR	mRNA processing	Jordan et al., 2011
<i>Triticum aestivum</i>	K	<i>orf256</i>	<i>Rfv<sub>1</sub><sup>SP</sup> Rfv<sub>2</sub></i>	Not identified	Unknown	Song et al., 2014
<i>Zea mays</i>	T	<i>T-urf13</i>	<i>Rf1</i>	Not identified	Processing and post-transcriptional reduction of the T-URF13 protein level	Wise et al., 1999
			<i>Rf2</i>	Mitochondrial aldehyde de-hydrogenase	Aldehyde oxidation. Not involved in <i>urf13</i> post-transcriptional processing	Cui et al., 1996
			<i>Rf3</i>	PPR	Unknown	Xu et al., 2009
			<i>Rf8</i>	PPR	<i>urf13</i> transcript processing	Meyer et al., 2011
	S	<i>orf355-orf77</i>	<i>Rf3</i>	Not identified	Post-transcriptional regulation	Wen, Chase, 1999; Gabay-Laughnan et al., 2004
				PPR Non-ATPase subunit 5 of the 26S proteaso	Suppression of programmed cell death	Zhang, Zheng, 2008
<b>CRUCIFERAE</b>						
<i>Brassica napus</i>	Ogura	<i>orf138/orf125</i>	<i>Rfo</i>	PPR	Posttranscriptional regulation	Brown et al., 2003; Desloire et al., 2003
<i>Rhaphanus sativus</i>	Kosena	<i>orf138/orf125</i>	<i>Rfk1</i>	PPR	Post-transcriptional regulation	Koizuka et al., 2003
	DCGMS	<i>orf463</i>	<i>Rfd1</i>	Not identified	Unknown	Kim et al., 2010
<b>MALVACEAE</b>						
<i>Gossypium hirsutum</i>	D2	<i>atp9</i>	<i>Rf1</i>	PPR	Unknown	Zhang, Stewart, 2001
	D8	<i>atpA, cox3, nad6</i>	<i>Rf1, Rf2</i>	Not identified	Unknown	Wu et al., 2011
<b>SOLANACEAE</b>						
<i>Capsicum annuum</i>	S	<i>orf456</i> (bell pepper)	<i>Rf</i>	PPR	Unknown	Jo et al., 2009; Kim et al., 2009
		<i>atp6-2 orf507</i> (chili pepper)	<i>Rf</i>	PPR	Unknown	Gulyas et al., 2010; Jo et al., 2016
<i>Petunia × hybrida</i>	pcf	<i>urf-S</i>	<i>Rf</i>	PPR592	Degradation of mRNA and reduction of the PCF protein level	Bentolila et al., 2002
					mRNA processing	Gillman et al., 2007
<i>Solanum melongena</i>	CMS1	Not identified	One dominant gene	Not identified	Unknown	Saito et al., 2009
	CMS2	Not identified	Two independent dominant genes	Not identified	Unknown	Khan, Isshiki, 2016
<b>ASTERACEAE</b>						
<i>Helianthus annuus</i>	PET1	<i>orfH522</i>	<i>Rf1, Rf2</i>	Not identified	Unknown	de la Canal et al., 2001; Horn, 2006

*orf138*. В то же время в группу ДЭГ попали ядерные гены, кодирующие транскрипционные факторы MYB, bHLH, а также PPR-белки и белки теплового шока. Показано участие редокс-гомеостатической системы в формировании мужской стерильности у хлопчатника (Yang P. et al., 2014); получены экспериментальные данные, подтверждающие предположение (Bentolila, Hanson, 2004) о том, что абортивность пыльцы у ЦМС-линий сопровождается нарушениями процессов дыхания и/или программируемой смерти клеток (апоптоза) (Shemesh-Mayer et al., 2015).

У представителей семейства пасленовых транскриптомный анализ выполнен пока лишь для перца чили (Liu C. et al., 2013). В результате сравнительного анализа транскриптомных профилей пыльников линии ЦМС 121А и ее почти изогенного аналога – линии восстановителя фертильности пыльцы 121С – идентифицировано 85 144 транскрипта со средней длиной 643 п. н., среди которых 84 783 представляли белок-кодирующие последовательности. Число генов с повышенным уровнем экспрессии существенно различалось у стерильной линии и у восстановителя фертильности (4326 и 7061 соответственно). Некоторые из них рассматриваются как кандидаты для признака ЦМС (гены субъединиц АТФ-синтазы, цитохромоксидазы) или восстановления фертильности пыльцы (PPR).

Наряду с методами транскриптомного анализа, в последние годы для выяснения молекулярных механизмов ЦМС у различных растений активно привлекаются методы профилирования протеома. Как правило, на первом этапе работы белковые фракции, выделенные из развивающихся пыльников либо из изолированных митохондрий, разделяют методом дифференциального двумерного электрофореза (2-DE), сочетающего изоэлектрическое фокусирование (IEF) или электрофорез нативных белков (blue native electrophoresis – BN-E) – в первом направлении, с электрофорезом в денатурирующих условиях – во втором. Затем полученные белковые компоненты, по которым линии с фертильной и стерильной цитоплазмами различаются, вырезают из гелей и подвергают анализу с использованием технологии MALDI-TOF (matrix assisted laser desorbition/ionization) – масс-спектрометрии (mass spectrometry – MS). Обработка полученных данных с привлечением различных биоинформационных ресурсов позволяет сделать заключение о функциях дифференциально накапливающихся белков.

Первые работы в этом направлении были посвящены исследованию протеома линий риса с широко используемым в гибридной селекции типом ЦМС Honglian (HL) (Wen et al., 2007). С помощью 2-DE и MALDI-TOF-MS в спектрах белков развивающихся пыльников, находящихся на стадии тетрад, авторы идентифицировали до 1 500 компонентов. Сорок восемь уникальных белков, вовлеченных в ряд важных для развития пыльцы процессов (метаболизма, синтеза белков, транскрипции, сигнальной трансдукции, клеточной смерти, иммунного ответа, клеточного транспорта), оказались в различной степени представлены у линий со стерильной и фертильной цитоплазмами. С использованием высокоразрешающей технологии ICAT (isotope-code affinity tag) установлено, что в пыльниках линии риса с ЦМС HL-типа (стадия одноядерных клеток) уровень накопления белков, участвующих в энергетиче-

ских процессах в клетке, значительно снижен в сравнении с фертильным аналогом (Sun et al., 2009). В пыльниках линии рапса с фертильной цитоплазмой наблюдался более высокий уровень экспрессии белков, связанных с метаболизмом, ремоделированием клеточной стенки, фотосинтезом, синтезом флавоноидов, чем у линии с ЦМС Ogura. В то же время в пыльниках стерильной линии отмечался повышенный уровень протеиназ (Sheoran, Sawhney, 2010).

Дифференциальный количественный анализ протеома линии сои с ЦМС NJCMS1A и ее аналога, закрепителя стерильности NJCMS1B, выполнен в работе (Li et al., 2016). С применением технологии iTRAQ (isobaric tags for relative and absolute quantification), а также валидации полученных данных с помощью qRT-PCR и анализа активности ферментов авторы выявили несколько ассоциированных с ЦМС ключевых групп белков. Показано, что экспрессия признака ЦМС у сои сопровождается дисбалансом между синтезом и деградацией белков, нарушением синтеза флавоноидов, аномалиями метаболизма, апоптозом. Схожие результаты получены и при изучении белков пыльцы линии *Triticum aestivum* с ЦМС K-типа (Zhang et al., 2016). Мужскую стерильность линии 732А авторы связывают с нарушениями метаболизма, накоплением активного кислорода, программируемой смертью клеток, нарушениями пентозофосфатного пути, гликолизом. В протеомных спектрах семян родительских линий и гибрида F<sub>1</sub> подсолнечника с использованием 2-DE и MALDI-TOF-MS идентифицированы семь дифференциально экспрессирующихся групп белков, вовлеченных в первичный и вторичный метаболизм, энергетические процессы, рост клеток, их деление, устойчивость к болезням (Shabani et al., 2013).

В работах по изучению протеома митохондрий пыльников риса (Wei et al., 2010; Liu et al., 2012) и свеклы (Wesolowski et al., 2015) также выявлены множественные функциональные и метаболические изменения у линий ЦМС по сравнению с фертильными аналогами.

Известно единственное исследование, посвященное дифференциальному анализу протеома представителя семейства пасленовых – перца чили (Wu et al., 2013). Методом 2-DE с последующей масс-спектрометрией выявлены значительные различия в составе и уровне накопления белков между линией ЦМС NA3 и закрепителем стерильности NB3. У линии ЦМС наблюдали пониженный уровень экспрессии D-цепи АТФ-синтазы, форматдегидрогеназы, альфа-маннозидазы и многих других белков, в то время как уровни экспрессии полифенолоксидазы, бета-субъединицы АТФ-синтазы, актина были повышены.

Методы метаболомного анализа пока не используются в исследованиях ядерно-цитоплазматических отношений у форм растений с различными типами цитоплазмона и разными аллелями ядерных генов *Rf*. Однако результаты поискового исследования, выполненного на арабидопсисе, указывают на центральную роль цитоплазматических геномов в контроле изменчивости метаболомных сетей (Joseph et al., 2013).

Таким образом, данные транскриптомного и протеомного анализов свидетельствуют о том, что феномен цитоплазматической мужской стерильности у различных видов растений обусловлен значительными нарушениями, затрагивающими работу различных функционально

связанных групп генов, участвующих в процессах обмена веществ и энергии, деления и гибели клеток. Однако работы в этой области пока выполняются только на модельных для ЦМС объектах, а ввиду весьма ограниченного объема транскриптомных и геномных данных молекулярные механизмы цитоплазматической мужской стерильности и восстановления фертильности до сих пор остаются малоизученными.

### Цитоплазматическая мужская стерильность у картофеля

Как и у большинства растений, у картофеля признак цитоплазматической мужской стерильности имеет гибридную природу, т.е. проявляется при скрещиваниях определенных родительских пар в одном направлении и не проявляется в реципрокных комбинациях; в дальнейшем признак ЦМС передается строго по материнской линии. Источники различных типов цитоплазм, ассоциированных с мужской стерильностью, выявлены среди образцов культурного (*S. tuberosum* ssp. *tuberosum*) и диких (например, *S. demissum*, *S. stoloniferum*, *S. verrucosum*) видов картофеля (Dionne, 1961; Grun, Aubertin, 1965; Grun, 1970a, b, 1973; Abdalla, Hermsen, 1971; Grun et al., 1977; Hanneman, Peloquin, 1981; Ross, 1986; Jansky, Hamernik, 2009)<sup>1</sup>. Больше всего данных получено для носителей цитоплазмы 'Tuberosum'-типа (или Т/бета-, или Т-, или культурного, или чилийского типа), источником которой являются местные чилийские сорта картофеля либо полученные на их основе селекционные сорта. Этот тип цитоплазмы был идентифицирован при изучении многочисленных реципрокных комбинаций скрещиваний (4x × 4x) между тетраплоидными чилийскими и индийскими аборигенными сортами – *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* и *S. tuberosum* ssp. *andigenum* соответственно, а также комбинаций скрещиваний (2x × 2x) дигиплоидов *S. tuberosum* с диплоидными дикими или диплоидными культурными видами картофеля. Результаты этих исследований можно обобщить следующим образом.

В комбинациях (4x × 4x) у гибридов (*S. tuberosum* ssp. *tuberosum* × *S. tuberosum* ssp. *andigenum*) с 'Tuberosum'-типом цитоплазмы проявляются различные аномалии развития генеративных органов (дефектные пыльники, не содержащие пыльцу; срастание пестика и пыльников; стерильность пыльцы и др.); в реципрокных комбинациях эти дефекты не выявлены, гибриды формируют фертильную пыльцу (Grun, 1970a, b, 1973, 1979; Grun et al., 1977; Hoopes et al., 1980). Признак мужской стерильности у гибридов из возвратных скрещиваний наследуется по материнской линии; вместе с тем проявление этого признака определяется ядерно-цитоплазматическими взаимодействиями. Согласно П. Грюну (Grun, 1970a, b, 1973; Grun et al., 1977), генотипы с цитоплазмой 'Tuberosum'-типа (образцы чилийского картофеля и их производные) различаются по наличию плазмогенов – 'plasmon factors' [Sp<sup>s</sup> (sporads), SM<sup>s</sup> (shrivelled microspores), In<sup>s</sup> (indecisence), TA<sup>s</sup> (thin anthers), ASF<sup>s</sup> (anther-style fusion), VSA<sup>s</sup> (ventral-styles anthers), Fm<sup>s</sup> (female sterility)], которые индуцируют

у гибридов разные формы мужской стерильности в присутствии соответствующих ядерных генов (*Sp*, *SM*, *TA*, *In*, *ASF*, *VSA*, *Fm*) индийского картофеля.

В комбинациях (2x × 2x) мужская стерильность выявлена у межвидовых гибридов, полученных в скрещиваниях дигиплоидов *S. tuberosum* (материнская форма, цитоплазма 'Tuberosum') с рядом диплоидных диких видов картофеля: *S. gourlayi*, *S. infundibuliforme*, *S. microdontum*, *S. raphanifolium*, *S. sanctae-rosae*, *S. sparsipilum* (Hermundstad, Peloquin, 1985; Tucci et al., 1996; Santini et al., 2000) или с диплоидными культурными видами (*S. phureja*, *S. stenotomum*) (Ross et al., 1964; Carroll, 1975; Hanneman, Peloquin, 1981; Hilali et al., 1987). В реципрокных комбинациях (когда удавалось в качестве опылителей привлечь редкие фертильные формы дигиплоидов *S. tuberosum*) были получены фертильные формы межвидовых гибридов.

В большинстве случаев межвидовые гибриды с цитоплазмой 'Tuberosum'-типа были полностью стерильны, однако в отдельных комбинациях скрещиваний (дигиплоиды *S. tuberosum* × диплоидные виды картофеля) наряду со стерильными были получены и фертильные формы гибридов (Hermundstad, Peloquin, 1985). Для объяснения этих результатов была предложена гипотеза генно-цитоплазматической (или ядерно-цитоплазматической) мужской стерильности картофеля, согласно которой мужская стерильность межвидовых гибридов определяется взаимодействием генетических факторов цитоплазмы 'Tuberosum'-типа с доминантным аллелем ядерного гена *Ms* (Male sterility gene) диплоидных видов картофеля (Hanneman, Peloquin, 1981; Hermundstad, Peloquin, 1985; Iwanaga et al., 1991; Camadro et al., 2004). В случае гетерозиготного состояния локуса *Ms* у генотипов (*Ms/ms*) диплоидных видов, используемых в качестве опылителей, часть межвидовых гибридов (*ms/ms*) со стерильной цитоплазмой 'Tuberosum'-типа может быть фертильна (Hermundstad, Peloquin 1985; Jansky, Peloquin, 2006).

В то же время доминантный аллель гена *Ms* не выявлен у других изученных южноамериканских диких диплоидных видов, например *S. berthaultii*, *S. chacoense*, *S. kurtzianum*, *S. spagazzinii*, *S. tariense*, *S. vernei* (Grun et al., 1962, 1977; Hermundstad, Peloquin, 1985; Tucci et al., 1996), и у мексиканского вида *S. demissum* (Ortiz et al., 2009).

Источники восстановления фертильности пыльцы у генотипов с 'Tuberosum'-типом цитоплазмы выделены среди нескольких селекционных клонов *S. tuberosum* неизвестного происхождения (Iwanaga et al., 1991; Ortiz et al., 1993; Mihovilovich et al., 2015), а также среди образцов родственных диких видов – *S. sanctae-rosae* (Tucci et al., 1996) и *S. chacoense* (Grun, Aubertin, 1965; Tucci et al., 1996). Исследователи из Университета штата Висконсин, США (Iwanaga et al., 1991; Ortiz et al., 1993), провели масштабное изучение наследования признака восстановления фертильности пыльцы в гибридном потомстве более сотни комбинаций скрещиваний (4x × 4x) и (4x × 2x) с участием сортов, селекционных клонов и дигиплоидов *S. tuberosum*, а также образцов диплоидных культурных и диких видов. В этих работах с использованием гибридологического анализа был идентифицирован ядерный ген *Rt* (male fertility Restorer gene), доминантный аллель которого восстанавливает фертильность пыльцы у генотипов со стерильной

<sup>1</sup> Здесь и далее латинские названия видов (подвидов) картофеля приведены в соответствии с таксономической системой Дж. Хокса (Hawkes, 1990).

цитоплазмой ‘Tuberosum’-типа даже при наличии у них доминантного аллеля гена *Ms* (Iwanaga et al., 1991; Ortiz et al., 1993). По оценке (Iwanaga et al., 1991), частота встречаемости в селекционном генофонде доминантного аллеля гена *Rt* достигает 0.2. При использовании таких генотипов в скрещиваниях частота появления фертильных форм в гибридном потомстве варьирует в широких пределах в зависимости от состояния гетерозиготности локуса *Rt* [нуллиплекс (*rtrtrtrt*), симплекс (*Rtrtrtrt*), дуплекс (*RtRtrtrt*), триплекс (*RtRtRtrt*)] (Iwanaga et al., 1991).

Новый этап в изучении ЦМС картофеля связан с результатами молекулярно-генетических исследований полиморфизма хл- и мтДНК, послуживших основой для создания сначала RFLP (Lössl et al., 1999; Sukhotu et al., 2004), а затем ПЦР-маркеров, с использованием которых идентифицируют пять основных типов пластома: А, М (=С), Р (=S), Т, W (Hosaka, Sanetomo, 2012), три основных (альфа, бета, гамма) и два минорных типа мт-генов (Lössl et al., 2000) у культурных и родственных диких видов. Ни для одного из изученных видов картофеля не установлен специфичный тип пластидного или митохондриального геномов, однако выявлены их устойчивые сочетания. На основе этих данных разработана современная классификация, включающая семь основных типов цитоплазм картофеля: А, М, Р, Т/бета, W/бета, W/гамма, W/альфа (=D), из которых три типа (Т/бета, W/гамма и D) ассоциированы с проявлением признака мужской стерильности в определенных гибридных комбинациях, причем каждый из этих типов отличается по фенотипическому проявлению данного признака (Hosaka, Sanetomo, 2012).

С использованием ДНК-маркеров были протестированы большие выборки коллекционных образцов и выявлено широкое распространение различных типов фертильных и ЦМС-индуцирующих цитоплазм у отдельных культурных и диких видов картофеля. Остановимся на этих данных подробнее.

1. Т/бета- (или Т-, или чилийский, или ‘Tuberosum’) тип цитоплазмы, ассоциированный с нарушениями развития генеративных органов гибридов и стерильностью их пыльцы, был идентифицирован примерно у 90 % чилийских аборигенных сортов (Hosaka, 2002; Hosaka, Sanetomo, 2009; Gavrilenko et al., 2013) и у старых европейских и североамериканских сортов, созданных в XIX – начале XX в. на основе клоновых отборов из потомства редких интродукций местных южноамериканских сортов и их гибридов (Powell et al., 1993; Provan et al., 1999; Гавриленко и др., 2007; Hosaka, Sanetomo, 2012; Sanetomo, Gebhardt, 2015). Широкое распространение Т/бета-типа цитоплазмы среди старых селекционных сортов картофеля связано с его положительным влиянием на урожайность растений (Plaisted, 1972; Sanford, Hanneman, 1982; Maris, 1989), с одной стороны, и с индукцией мужской стерильности (Grun, 1973, 1979; Grun et al., 1977) – с другой. Поэтому растения с Т/бета-цитоплазмой традиционно использовались в селекционном процессе только в качестве материнских форм.
2. W/гамма-тип цитоплазмы был интродуцирован в селекционные сорта от образцов дикого аллотетраплоидного мексиканского вида *S. stoloniferum* (Ross, 1986;

Lössl et al., 2000). У сортов и межвидовых гибридов с W/гамма-типом цитоплазмы стерильные пыльцевые зерна часто соединены в тетрады (тетрадная стерильность) (Abdalla, Hermsen, 1971; Ortiz et al., 1993; Song, Schwarzfischer, 2008; Hosaka, Sanetomo, 2012). С использованием метода цибридизации (асимметричной соматической гибридизации) осуществлен перенос органелл *S. stoloniferum* в протопласты фертильных сортов картофеля. Среди полученных цибридов выявлены растения с тетрадной стерильностью (Perl et al., 1990); по мнению авторов, данный подход перспективен для получения ЦМС-аналогов картофеля, которые могут быть востребованы для производства гибридных TPS-семян.

3. D-тип цитоплазмы детектируется по наличию рекомбинантного фрагмента ‘Band1’, образованного в результате состыковок кодирующих областей мт-генов *rps19* и *atp6* и участка гомологичного ‘Region 2’ мт-ДНК (Sanetomo, Hosaka, 2011, 2013). Фрагмент ‘Band1’ выявлен только у носителей D-типа цитоплазмы. Источником D-типа цитоплазмы селекционных сортов являются образцы дикого мексиканского гексаплоидного вида *S. demissum*. Гибридизация этого дикого вида с возделываемым картофелем в большинстве случаев возможна в направлении *S. demissum* × *S. tuberosum*. Образующиеся гибриды формируют нежизнеспособные пыльцевые зерна нормальной морфологии и при дальнейшем беккроссировании с *S. tuberosum* используются только в качестве материнских форм (Dionne, 1961; Irikura, 1968). Согласно (Hosaka, Sanetomo, 2012; Sanetomo, Gebhardt, 2015), для сортов с D-типом цитоплазмы характерна функциональная стерильность пыльцы. В то же время в работе (Song, Schwarzfischer, 2008) сообщалось о функциональной фертильности пыльцы у ряда сортов, для которых позднее был идентифицирован D-тип цитоплазмы (Sanetomo, Gebhardt, 2015).

Начиная со второй половины XX в. межвидовая гибридизация стала основным методом расширения генетического разнообразия возделываемого картофеля, поэтому современный генофонд селекционных сортов представлен преимущественно сложными межвидовыми гибридами. Большинство зарубежных сортов, созданных во второй половине XX – начале XXI в., обладают W/гамма- и D-типами стерильных цитоплазм, полученными ими от образцов диких мексиканских полиплоидных видов картофеля *S. stoloniferum* и *S. demissum* соответственно (Sanetomo, Hosaka, 2011; Sanetomo, Gebhardt, 2015), которые наиболее часто вовлекались в селекцию в качестве источников устойчивости к Y вирусу картофеля и к фитофторозу (Ross, 1986).

Результаты масштабного молекулярного скрининга около 1200 европейских сортов и селекционных клонов картофеля показали, что более 90 % из них имеют цитоплазмы D-, W/гамма- и Т/бета-типов; генотипы с фертильным Р-типом цитоплазмы не обнаружены (Sanetomo, Gebhardt, 2015). В то же время фертильный Р-тип цитоплазмы встречается примерно у 6 % японских сортов и селекционных клонов (Hosaka, Sanetomo, 2012). Отметим, что Р-тип цитоплазмы характерен для представителей диплоидных культурных видов картофеля – *S. phureja* и *S. stenotomum*

(Sukhotu et al., 2006; Gavrilenko et al., 2013). Поскольку образцы *S. phureja* часто вовлекались в селекционный процесс и скрещивания с их участием характеризуются высокой результативностью (Mogi et al., 2012), можно полагать, что генотипы с фертильным Р-типом цитоплазмы использовались в европейских селекционных программах только в качестве опылителей. А-, М- и W/бета-типы цитоплазм редко встречаются у зарубежных селекционных сортов (Hosaka, Sanetomo, 2012; Sanetomo, Gebhardt, 2015). Некоторые исследователи полагают, что А-тип цитоплазмы также можно отнести к фертильному (Mihovilovich et al., 2015), поскольку он характерен для *S. tuberosum* ssp. *andigenum*, который часто использовался в селекции. Редкая встречаемость А-типа у селекционных сортов указывает на то, что родительские генотипы с А-типом цитоплазмы использовались в скрещиваниях в качестве опылителей.

Полученные результаты указывают на необходимость расширения генетического разнообразия селекционных сортов картофеля по генетическим факторам цитоплазмы. С использованием методов соматической гибридизации продемонстрирована возможность создания аллоплазматических форм картофеля на основе переноса в сорта органелл разных видов картофеля и неклубненосных видов рода *Solanum* (Perl et al., 1990; Cardi et al., 1999; Gavrilenko et al., 2005).

Можно заключить, что по сравнению с другими культурными видами, для которых разработаны методы гибридной селекции, информация о системах ЦМС-*Rf* картофеля ограничена. Это связано с тем, что признак мужской стерильности, хотя и проявляется у большинства селекционных сортов, размножаемых вегетативно, никогда не был приоритетным в селекции картофеля. В то же время практическое применение имеющейся информации о типах стерильных–фертильных цитоплазм может уже сейчас кардинально повысить эффективность исследований по подбору родительских пар для проведения скрещиваний, в том числе с целью пирамидирования генов, детерминирующих хозяйственно ценные признаки.

Со сменой парадигм в современной селекции картофеля, направленных на создание гетерозисных гибридов, полученных от скрещиваний инбредных диплоидных линий (Lindhout et al., 2011; Jansky et al., 2016), можно ожидать возрастания интереса к поиску генов восстановления фертильности пыльцы у картофеля и к изучению механизмов ядерно-плазматических взаимодействий.

## Acknowledgments

This work was supported by the Russian Science Foundation, project 16-16-04125.

## Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

## References

Abdalla M.M.F., Hermsen J.G.T. The plasmon-genic basis of pollen lobedness and tetrad sterility in *Solanum verrucosum* hybrids and duplicate linkage groups. *Genetica*. 1971;42:261-270.  
Abdelnoor R.V., Yule R., Elo A., Christensen A.C., Meyer-Gauen G., Mackenzie S.A. Substoichiometric shifting in the plant mitochondrial genome is influenced by a gene homologous to MutS. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2003;100(10):5968-5973.

Ahmad R., Farhatullah Khan R.S., Quiros C.F. Inheritance of fertility restorer gene for cytoplasmic male-sterility in *B. napus* and identification of closely linked molecular markers to it. *Euphytica*. 2013; 194(3):351-360. DOI 10.1007/s10681-013-0942-y.  
Anisimova I.N., Alpat'eva N.V., Karabicina Ju.I., Kuznecova E.B., Rozhkova V.T., Gavrilova V.A. Identification of genes of sunflower agronomic traits based on molecular screening. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK = Achievements of Science and Technology of AIC*. 2015;29(7):39-42.  
Anisimova I.N., Alpatieva N.V., Rozhkova V.T., Kuznetsova E.B., Pinaev A.G., Gavrilova V.A. Polymorphism among RFL-PPR homologs in sunflower (*Helianthus annuus* L.) lines with varying ability for the suppression of the cytoplasmic male sterility phenotype. *Rus. J. Genet*. 2014;50(7):712-721. DOI 10.1134/S1022795414070023.  
Anisimova I.N., Gavrilova V.A. Structural and functional diversity of genes suppressing phenotype of cytoplasmic male sterility in plants. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i selektsii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 2012;170:3-16.  
Bentolila S., Alfonso A.A., Hanson M.R. A pentatricopeptide repeat-containing gene restores fertility to cytoplasmic male-sterile plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2002;16:10887-10892. DOI 10.1073/pnas.102301599.  
Bisht D.S., Chamola R., Nath M., Shripad R., Bhat S. Molecular mapping of fertility restorer gene of an alloplasmic CMS system in *Brassica juncea* containing *Moricandia arvensis* cytoplasm. *Mol. Breeding*. 2015;35:14. DOI 10.1007/s11032-015-0225-5.  
Bragin A.G., Ivanov M.K., Fedoseeva L.A., Dymshic G.M. Analysis of mitochondrial DNA heteroplasmy in fertile and owen CMS sugar beet (*Beta vulgaris*) plants. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekt-sii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2011;15(3):524-530.  
Brown G.G., Formanova N., Jin H., Wargachuk R., Dendy C., Patil P., Laforest M., Zhang J., Cheung W.Y., Landry B.S. The radish *Rfo* restorer gene of Ogura cytoplasmic male sterility encodes a protein with multiple pentatricopeptide repeats. *Plant J*. 2003;35(2):262-272. DOI 10.1046/j.1365-3113X.2003.01799.  
Camadro E.L., Carputo D., Peloquin S.J. Substitutes for genome differentiation in tuber-bearing *Solanum*: interspecific pollen-pistil incompatibility, nuclear-cytoplasmic male sterility, and endosperm. *Theor. Appl. Genet*. 2004;109:1369-1376. DOI 10.1007/s00122-004-1753-2.  
Cardi T., Bastia T., Monti L., Earle E.D. Organelle DNA and male fertility variation in *Solanum* spp. and interspecific somatic hybrids. *Theor. Appl. Genet*. 1999;99:819-828.  
Carroll C.P. The inheritance and expression of sterility in hybrids of dihaploid and cultivated diploid potatoes. *Genetica*. 1975;45(2):149-162.  
Chase C.D. Cytoplasmic male sterility: a window to the world of plant mitochondrial-nuclear interactions. *Trends in Genetics*. 2006;23(3): 81-90. DOI 10.1016/j.tig.2006.12.004.  
Chase S.S. Analytic breeding in *Solanum tuberosum* L. – a scheme utilizing partenotes and other diploid stocks. *Can. J. Genet. Cytol*. 1963;5:359-363.  
Chen L., Liu Y.G. Male sterility and fertility restoration in crops. *Annu. Rev. Plant Biol*. 2014;65:579-606. DOI 10.1146/annurev-arplant-050213-040119.  
Cui X., Wise R.P., Schnable P.S. The *Rf2* nuclear restorer gene of male-sterile T-cytoplasm maize. *Science*. 1996;272(266):1334-1336. DOI 10.1126/science.272.5266.1334.  
Dahan J., Mireau H. The Rf and Rf-like PPR in higher plants, a fast-evolving subclass of PPR genes. *RNA Biol*. 2013;10(9):1469-1476. DOI 10.4161/rna.25568.  
Danilenko N.G., Davydenko O.G. Miry genomov organell [The worlds of organelle genomes]. Minsk, Tekhnologiya Publ., 2003.  
de la Canal L., Crouzillat D., Quetier F., Ledoigt G. A transcriptional alteration on the *atp9* gene is associated with a sunflower male-sterile cytoplasm. *Theor. Appl. Genet*. 2001;102(8):1185-1189. DOI 10.1007/s001220100558.  
Desloire S., Gherbi H., Laloui W., Marhadour S., Clouet V., Catto-lico L., Falentin L., Giancola S., Renard M., Budar F., Small I.,

- Caboche M., Delourme R.M., Bendahmane A. Identification of the fertility restoration locus, *Rfo*, in radish, as a member of the pentatricopeptide-repeat protein family. *EMBO Rep.* 2003;4(6):588-594. DOI 10.1038/sj.embor.embor848.
- Dionne L.A. Sterility in *Solanum demissum*. *Am. Potato J.* 1961;38:117-120. DOI 10.1007/s11540-011-9196-z.
- Dong D.K., Li Z., Yuan F.J., Zhu S.L., Chen P., Yu W., Yang Q.H., Fu X.J., Yu X.M., Li B.Q., Zhu D.H. Inheritance and fine mapping of a restorer-of-fertility (*Rf*) gene for the cytoplasmic male sterility in soybean. *Plant Sci.* 2012;188-189:36-40. DOI 10.1016/j.plantsci.2012.02.007.
- Du K., Liu Q., Wu X., Jiang J., Wu J., Fang Y., Li A., Wang Y. Morphological structure and transcriptome comparison of the cytoplasmic male sterility line in *Brassica napus* (SaNa-1A) derived from somatic hybridization and its maintainer line SaNa-1B. *Front. Plant Sci.* 2016;7:1313. DOI 10.3389/fpls.2016.01313.
- Dymshits G.M. Surprises of mitochondrial genome. *Priroda = Nature (Moscow)*. 2002;6:5461.
- Endelman J.B., Jansky S.H. Genetic mapping with an inbred line-derived F2 population in potato. *Theor. Appl. Genet.* 2016;129(5):935-943. DOI 10.1007/s00122-016-2673-7.
- Fujii S., Bond Ch.S., Small I.D. Selection patterns on restorer-like genes reveals a conflict between nuclear and mitochondrial genomes throughout angiosperm evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2011;108(4):1723-1728. DOI 10.1073/pnas.1007667108.
- Fujii S., Toriyama K. Suppressed expression of retrograde-regulated male sterility restores pollen fertility in cytoplasmic male sterile rice plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2009;106(23):9513-9518. DOI 10.1073/pnas.0901860106.
- Gabay-Laughnan S., Chase C.D., Ortega V.M., Zhao L.M. Molecular-genetic characterization of CMS-S restorer-of-fertility alleles identified in Mexican maize and teosinte. *Genetics.* 2004;166(2):959-970.
- Gavrilenko T.A., Antonova O.Ju., Kostina L.I. Study of genetic diversity in potato cultivars using PCR analysis of organelle DNA. *Genetika = Genetics (Moscow)*. 2007;43(11):1301-1305.
- Gavrilenko T., Antonova O., Shuvalova A., Krylova E., Alpatyeva N., Spooner D., Novikova L. Genetic diversity and origin of cultivated potatoes based on plastid microsatellite polymorphism. *Genet. Resour. Crop Evol.* 2013;60(7):1997-2015. DOI 10.1007/s10722-013-9968-1.
- Gavrilenko T., Antonova O., Thieme R., Szczerbakowa A., Wielgat B. Inheritance of chloroplast and mitochondrial DNAs in interspecific somatic hybrids of potato. *Eur. Assoc. of Potato Res. Bilbao*, 2005; 652-654.
- 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. *Theor. Appl. Genet.* 2006;112:1458-1464. DOI 10.1007/s00122-006-0248-8.
- Gillman J.-D., Bentolila S., Hanson M.-R. The petunia restorer of fertility proteins are part of a large mitochondrial complex that interacts with transcripts of the CMS-associated loci. *Plant J.* 2007;49(2):217-227. DOI 10.1111/j.1365-313X.2006.02953.x.
- Grun P. Changes of cytoplasmic factors during the evolution of the cultivated potato. *Evolution.* 1970a;24:188-198.
- Grun P. Cytoplasmic sterilities that separate the cultivated potato from its putative diploid ancestors. *Evolution.* 1970b;24:750-758.
- Grun P. Cytoplasmic sterilities that separate the Group Tuberosum cultivated potato from its putative tetraploid ancestor. *Evolution.* 1973; 27:633-643.
- Grun P. Evolution of cultivated potato: a cytoplasmic analysis. *The Biology and Taxonomy of the Solanaceae*. Eds. J.G. Hawkes, R.N. Lester, A.D. Skelding. *Linn. Soc. Ser.* 1979;7:655-665.
- Grun P., Aubertin M. Evolutionary pathways of cytoplasmic male sterility in *Solanum*. *Genetics.* 1965;51:399-409.
- Grun P., Aubertin M., Radlow A. Multiple differentiation of plasmons of diploid species of *Solanum*. *Genetics.* 1962;47(10):1321-1333.
- Grun P., Ochoa C., Capage D. Evolution of cytoplasmic factors in tetraploid cultivated potatoes. *Am. J. Botany.* 1977;64:412-420.
- Gulyas G., Shin Y., Kim H., Lee J.-S., Hirata Y. Altered transcript reveals an *Orf507* sterility-related gene in chili pepper (*Capsicum annuum* L.). *Plant Mol. Biol. Rep.* 2010;28:605-612. DOI 10.1007/s11105-010-0182-4.
- Hanneman R.E., Peloquin S.J. Genetic-cytoplasmic male sterility in progeny of 4x-2x crosses in cultivated potatoes. *Theor. Appl. Genet.* 1981;59(1):53-56.
- Hanson M.R., Bentolila S. Interactions of mitochondrial and nuclear genes that affect male gametophyte development. *Plant Cell.* 2004;16(1):154-169. DOI 10.1105/tpc.015966.
- Hawkes J.G. *The Potato: Evolution, Biodiversity and Genetic Resources*. London: Belhaven Press, 1990.
- Hermundstad S.A., Peloquin S.J. Male fertility and 2n pollen production in haploid-wild species hybrids. *Am. Potato J.* 1985;62:479-487.
- Hilali A., Lauer F.I., Veilleux R.E. Reciprocal differences between hybrids of *Solanum tuberosum* groups tuberosum (haploid) and Phureja. *Euphytica.* 1987;36:631-639.
- Hoopes R.W., Plaisted R.L., Cubillos A.G. Yield and fertility of reciprocal-cross *tuberosum-andigena* hybrids. *Am. Potato J.* 1980;57: 275-284. DOI 10.1007/BF02855305.
- Horn R. Recombination: Cytoplasmic male sterility and fertility restoration in higher plants. *Progress Botany.* 2006;67:31-52. DOI 10.1007/3-540-27998-9\_2.
- Horn R., Hamrit S. Gene cloning and characterization. *Genetics, Genomics and Breeding of Sunflower*. Eds. J. Hu, G. Seiler, C. Kole. USA: Sci. Publ., 2010;173-219.
- Hosaka K. Distribution of the 241 bp deletion of chloroplast DNA in wild potato species. *Am. J. Potato Res.* 2002;79:119-123. DOI 10.1007/BF02881520.
- Hosaka K., Hanneman R.E. Genetics of self-compatibility in a self-incompatible wild diploid potato species *Solanum chacoense*. 2. Localization of an S locus inhibitor (*Sl*i**) gene on the potato genome using DNA markers. *Euphytica.* 1998;103:265-271.
- Hosaka K., Sanetomo R. Comparative differentiation in mitochondrial and chloroplast DNA among cultivated potatoes and closely related wild species. *Genes Genet. Syst.* 2009;84(5):371-378. DOI org/10.1266/ggs.84.371.
- Hosaka K., Sanetomo R. Development of a rapid identification method for potato cytoplasm and its use for evaluating Japanese collections. *Theor. Appl. Genet.* 2012;125:1237-1251. DOI 10.1007/s00122-012-1909-4.
- Hougas R.W., Peloquin S.J. A haploid plant of the potato variety Katahdin. *Nature.* 1957;180:1209-1210.
- Hougas R.W., Peloquin S.J. The potential of potato haploids in breeding and genetic research. *Am. Potato J.* 1958;35:701-707.
- Hu J., Wang K., Huang W., Liu G., Gao Y., Wang J., Huang Q., Ji Y., Qin X., Wan L., Zhu R., Li S., Yang D., Zhua Y. The rice pentatricopeptide repeat protein RF5 restores fertility in Hong-Lian cytoplasmic male-sterile lines via a complex with the glycine-rich protein GRP162. *Plant Cell.* 2012;24:109-122. DOI 10.1105/tpc.111. 093211.
- Huang S., Shingaki-Wells R.N., Taylor N.L., Millar A.H. The rice mitochondria proteome and its response during development and to the environment. *Front. Plant Sci.* 2013;4:16. DOI 10.3389/fpls.2013.00016.
- Huang W., Yu C., Hu J., Wang L., Dan Z., Zhou W., He C., Zeng Y., Yao G., Qi J., Zhang Z., Zhu R., Chen X., Zhu Y. Pentatricopeptide-repeat family protein RF6 functions with hexokinase 6 to rescue rice cytoplasmic male sterility. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2015;112: 14984-14989. DOI 10.1073/pnas.1511748112.
- Irikura Y. Studies on interspecific crosses of tuber-bearing Solanums. I. Overcoming and cross-incompatibility between *Solanum tuberosum* and other *Solanum* species by means of induced polyploids and haploids. *Res. Bull. Hokkaido Nat. Agr. Exp. Stat.* 1968;92: 23-27.
- Itabashi E., Iwata N., Fujii S., Kazama T., Toriyama K. The fertility restorer gene, *Rf2*, for lead rice-type cytoplasmic male sterility of rice encodes a mitochondrial glycine-rich protein. *Plant J.* 2011; 659(3):359-367. DOI 10.1111/j.1365-313X.2010.04427.x.
- Ivanov M.K., Dymshits G.M. Cytoplasmic male sterility and restora-

- tion of pollen fertility in higher plants. *Genetika = Genetics (Moscow)*. 2007;43(4):354-368.
- Iwanaga M., Ortiz R., Cipar M.S., Peloquin S.J. A restorer gene for genetic-cytoplasmic male sterility in cultivated potatoes. *Am. Potato J.* 1991;68:19-28.
- Jansky S.H., Charkowski A.O., Douches D.S., Gusmini G., Richael C., Bethke P.C., Spooner D.M., Novy R.G., De Jong H., De Jong W.S., Bamberg J., Thompson A., Bizimungu B., Holm D., Brown C., Haynes K., Sathuvalli V. Reinventing potato as a diploid inbred line. *Crop Science*. 2016;56:1412-1422. DOI 10.2135/cropsci2015.12.0740.
- Jansky S.H., Chung Y.S., Kittipadukul P. M6: A diploid potato inbred line for use in breeding and genetics research. *J. Plant Reg.* 2014;8:195-199. DOI 10.3198/jpr2013.05.0024crg.
- Jansky S.H., Hamernik A.J. The introgression of 2x 1EBN *Solanum* species into the cultivated potato using *Solanum verrucosum* as a bridge. *Genet. Resour. Crop Evol.* 2009;56:1107-1115. DOI 10.1007/s10722-009-9433-3.
- Jansky S.H., Peloquin S.J. Advantages of wild diploid *Solanum* species over cultivated diploid relatives in potato breeding programs. *Genet. Resour. Crop Evol.* 2006;53:669-674. DOI 10.1007/s10722-004-2949-7.
- Jo Y.D., Ha Y., Lee J., Park M., Bergsma A.C., Choi H.-H., Goritschnig S., Kloosterman B., van Dijk P.J., Choi D., Kang B.-C. Fine mapping of *Restorer-of-fertility* in pepper (*Capsicum annuum* L.) identified a candidate gene encoding a pentatricopeptide repeat (PPR)-containing protein. *Theor. Appl. Genet.* 2016;129:2003. DOI 10.1007/s00122-016-2755-6.
- Jo Y.D., Kim Y.-M., Park M.-N., Yoo J.-H., Park M.K., Kim B.-D., Kang B.-C. Development and evaluation of broadly applicable markers for *Restorer-of-fertility* in pepper. *Mol. Breeding*. 2009;25(2): 187-201. DOI 10.1007/s11032-009-9318-3.
- Jordan D.R., Klein R.R., Sakrewski K.G., Henzell R.G., Klein P.E., Mace E.S. Mapping and characterization of *Rf<sub>5</sub>*: a new gene conditioning pollen fertility restoration in A<sub>1</sub> and A<sub>2</sub> cytoplasm in sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench). *Theor. Appl. Genet.* 2011; 123(3):383-396. DOI 10.1007/s00122-011-1591-y.
- Jordan D.R., Mace E.S., Henzell R.G., Klein P.E., Klein R.R. Molecular mapping and candidate gene identification of the *Rf2* gene for pollen fertility restoration in sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench]. *Theor. Appl. Genet.* 2010;120(7):1279-1287. DOI 10.1007/s00122-009-1255-3.
- Joseph B., Corwin J.A., Li B., Atwell S., Kliebenstein D.J. Cytoplasmic genetic variation and extensive cytonuclear interactions influence natural variation in the metabolome. *eLife*. 2013;2:e00776. DOI 10.7554/eLife.00776.
- Kazama T., Toriyama K. A pentatricopeptide repeat-containing gene that promotes the processing of aberrant *atp6* RNA of cytoplasmic male-sterile rice. *FEBS Lett.* 2003;544(1-3):99-102. DOI 10.1016/S0014-5793(03)00480-0.
- Khan M.R., Isshiki S. Development of a cytoplasmic male-sterile line of eggplant (*Solanum melongena* L.) with the cytoplasm of *Solanum anguivi*. *Plant Breeding*. 2011;130(2):256-260. DOI 10.1111/j.1439-0523.2010.01788.x.
- Khan M.R., Isshiki S. Cytoplasmic male sterility in eggplant. *Horticulture J.* 2016;85(1):1-7. DOI doi: 10.2503/hortj.MI-IR03.
- Kiani G. Validation of SSR markers linked to restoring fertility (*Rf*) genes and genotyping of rice lines at *Rf* loci. *J. Agr. Sci. Tech.* 2015; 17:1931-1938.
- Kim D.H., Kim B.-D. The organization of mitochondrial *atp6* gene region in male fertile and CMS lines of pepper (*Capsicum annuum* L.). *Curr. Genetics*. 2006;49(1):59-67. DOI 10.1007/s00294-005-0032-3.
- Kim K., Lee Y.-P., Lim H., Han T., Sung S.-K., Kim S. Identification of *Rfd1*, a novel restorer-of-fertility locus for cytoplasmic male-sterility caused by DCGMS cytoplasm and development of simple PCR markers linked to the *Rfd1* locus in radish (*Raphanus sativus* L.). *Euphytica*. 2010;175(1):79-90. DOI 10.1007/s10681-010-0190-3.
- Kim Y.M., Jo Y.D., Kang B.J. Haplotype analysis of CMS-associated DNA markers in sweet peppers. *Crop Sci. Biotechnol.* 2009;12:129-132. DOI 10.1007/s12892-009-0114-8.
- Kitazaki K., Arakawa T., Matsunaga M., Yui-Kurino R., Matsuhira H., Mikami T., Kubo T. Post-translational mechanisms are associated with fertility restoration of cytoplasmic male sterility in sugar beet (*Betavulgaris*). *Plant J.* 2015;83(2):290-299. DOI 10.1111/tpj.12888.
- Klein R.R., Klein P.E., Chhabra A.K., Dong J., Pammi S., Childs K.L., Mullet J.E., Rooney W.L., Schertz K.F. Molecular mapping of the *rf1* gene for pollen fertility restoration in sorghum (*Sorghum bicolor* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2001;102(8):1206-1212. DOI 10.1007/s001220100575.
- Klein R.R., Klein P.E., Mullet J.E., Minx P., Rooney W.L., Schertz K.F. Fertility restorer locus *Rf1* of sorghum (*Sorghum bicolor* L.) encodes a pentatricopeptide repeat protein not present in the collinear region of rice chromosome 12. *Theor. Appl. Genet.* 2005;111(6):994-1012. DOI 10.1007/s00122-005-2011-y.
- Koizuka N., Imai R., Fujimoto H., Hayakawa T., Kimura Y., Kohno-Murase J., Sakai S., Imamura J. Genetic characterization of a pentatricopeptide repeat protein gene, *orf687*, that restores fertility in the cytoplasmic male-sterile Koseno radish. *Plant J.* 2003;34(4):407-415. DOI 10.1046/j.1365313X.2003.01735.x.
- Li J., Ding X., Han S., He T., Zhang H., Yang L., Yang S., Gai J. Differential proteomics analysis to identify proteins and pathways associated with male sterility of soybean using iTRAQ-based strategy. *J. Proteomics*. 2016;138:2-82. DOI 10.1016/j.jpro.2016.02.017.
- Li J., Han S., Ding X., He T., Dai J., Yang S., Gai J. Comparative transcriptome analysis between the cytoplasmic male sterile line NJCMS1A and its maintainer NJCMS1B in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.). *PLoS ONE*. 2015;10(5):e0126771. DOI 10.1371/journal.pone.0126771.
- Lindhout P., Meijer D., Schotte T., Hutten R.C.B., Visser R.G.F., Eck H.J. Towards F1 hybrid seed potato breeding. *Potato Res.* 2011; 54:301-312. DOI 10.1007/s11540-011-9196-z.
- Liu C., Liu Z., Li C., Zhang Y., Feng H. Comparative transcriptome analysis of fertile and sterile buds from a genetically male sterile line of Chinese cabbage. *In Vitro Cell. Dev. Biol.-Plant*. 2016;52(2):130-139. DOI 10.1007/s11627-016-9754-9.
- Liu C., Ma N., Wang P.-Y., Fu N., Shen H.-L. Transcriptome sequencing and *de novo* analysis of a cytoplasmic male sterile line and its near-isogenic restorer line in chili pepper (*Capsicum annuum* L.). *PLoS ONE*. 2013;8(6):e65209. DOI 10.1371/journal.pone.0065209.
- Liu G., Tian H., Huang Y.-Q., Hu J., Ji Y.-X., Li S.-Q., Feng Y.-Q., Guo L., Zhu Y.-G. Alterations of mitochondrial protein assembly and jasmonic acid biosynthesis pathway in Honglian (HL)-type cytoplasmic male sterility rice. *J. Biol. Chem.* 2012;287(47):40051-40060. DOI 10.1074/jbc.M112.382549.
- Liu Z., Wang D., Feng J., Seiler G.J., Cai X., Jan C.-C. Diversifying sunflower germplasm by integration and mapping of a novel male fertility restoration gene. *Genetics*. 2013;193(3):727-737. DOI 10.1534/genetics.112.146092.
- Lössl A., Adler N., Horn R., Frei U., Wenzel G. Chondriome-type characterization of potato: mt a, β, γ, ε and novel plastid-mitochondrial configurations in somatic hybrids. *Theor. Appl. Genet.* 1999;98:1-10. DOI 10.1007/s001220051202.
- Lössl A., Götz M., Braun A., Wenzel G. Molecular markers for cytoplasm in potato: male sterility and contribution of different plastid-mitochondrial configurations to starch production. *Euphytica*. 2000;116:221-230. DOI 10.1023/A:1004039320227.
- Lurin C., Andrés C., Aubourg S., Bellaoui M., Bitton F., Bruyère C., Caboche M., Debast C., Gualberto J., Hoffmann B., Lecharny A., Le Ret M., Martin-Magniette M.-L., Mireau H., Peeters N., Renou J.-P., Szurek B., Taconnat L., Small I. Genome-wide analysis of Arabidopsis pentatricopeptide repeat proteins reveals their essential role in organelle biogenesis. *Plant Cell*. 2004;16:2089-2103. DOI 10.1105/tpc.104.022236.
- Mackenzie S.A. The influence of mitochondrial genetics in crop breeding strategies. *Plant Breed. Rev.* 2004;25:115-138. DOI 10.1073/pnas.0609344104.

- Maris B. Analysis of an incomplete diallel cross among three ssp. *tuberosum* varieties and seven long-day adapted ssp. *andigena* clones of the potato (*Solanum tuberosum* L.). Euphytica. 1989;41:163-182.
- Mei S., Liu T., Wang Z. Comparative transcriptome profile of the cytoplasmic male sterile and fertile floral buds of radish (*Raphanus sativus* L.) Int. J. Mol. Sci. 2016;6(17):E42. DOI 10.3390/ijms17010042.
- Meyer J., Pei D., Wise R.P. *Rf8*-Mediated *T-urf13* transcript accumulation coincides with a pentatricopeptide repeat cluster on maize chromosome 2L. Plant Genome. 2011;4(3):283-299.
- Mihovilovich E., Sanetomo R., Hosaka K., Ordoñez B., Aponte M., Bonierbale M. Cytoplasmic diversity in potato breeding: case study from the International Potato Center. Mol. Breeding. 2015;35:137-146. DOI 10.1007/s11032-015-0326-1.
- Mori K., Asano K., Tamiya S., Nakao T., Mori M. Challenges of breeding potato cultivars to grow in various environments and to meet different demands. Breed. Science. 2015;65:3-16. DOI 10.1270/jsbbs.65.3.
- Mori K., Mukojima N., Nakao T., Tamiya S., Sakamoto Y., Sohbaru N., Hayashi K., Watanuki H., Nara K., Yamazaki K., Ishii T., Hosaka K. Germplasm release: Saikai 35, a male and female fertile breeding line carrying *Solanum phureja*-derived cytoplasm and potato cyst nematode resistance (*H1*) and potato virus Y resistance (*Ry<sub>chc</sub>*) genes. Am. J. Potato Res. 2012;89:63-72. DOI 10.1007/s12230-011-9221-4.
- Ortiz R., Iwanaga M., Peloquin S.J. Male sterility and  $2n$  pollen in  $4x$  progenies derived from  $4x \times 2x$  and  $4x \times 4x$  crosses in potatoes. Potato Res. 1993;36:227-236.
- Ortiz R., Simon P., Jansky S., Stelly D. Ploidy manipulation of the gametophyte, endosperm and sporophyte in nature and for crop improvement: a tribute to Professor Stanley J. Peloquin (1921–2008). Ann. Bot. 2009;104(5):795-807. DOI 10.1093/aob/mcp207.
- Peloquin S.J., Jansky S.H., Yerck G.L. Potato cytogenetics and germplasm utilization. Am. Potato J. 1989a;66:629-638.
- Peloquin S.J., Yerck G.L., Werner J.E., Darmo E. Potato breeding with haploids and  $2n$  gametes. Genome. 1989b;31:1000-1004.
- Perl A., Aviv D., Galun E. Protoplast-fusion-derived CMS potato cybrids: Potential seed-parents for hybrid, true-potato-seeds. J. Heredity. 1990;81(6):438-442.
- 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;48:977-984. DOI 10.1139/g05-066.
- Plaisted R.L. Utilization of germplasm in breeding programs – use of cultivated tetraploids. Prospect for the Potato in the Developing Worlds. Lima, Peru: Intern. Potato Centre, 1972;23.
- Powell W., Baird E., Duncan N., Waugh R. Chloroplast DNA variability in old and recently introduced potato cultivars. Ann. Appl. Biol. 1993;123:403-410.
- Provan J., Powell W., Dewar H., Bryan G., Machray G.C., Waugh R. An extreme cytoplasmic bottleneck in the modern European cultivated potato (*Solanum tuberosum*) is not reflected in decreased levels of nuclear diversity. Proc. R. Soc. Lond. 1999;266:633-639.
- Qin X., Warguchuk R., Arnal N., Gaboriau L., Mireau H., Brown G.G. *In vivo* functional analysis of a nuclear restorer PPR protein. BMC Plant Biology. 2014;14:313. DOI 10.1186/s12870-014-0313-4.
- Rhee S.-J., Seo M., Jang Y.J., Cho S., Lee G.P. Transcriptome profiling of differentially expressed genes in floral buds and flowers of male sterile and fertile lines in watermelon. BMC Genomics. 2015;16:914. DOI 10.1186/s12864-015-2186-9.
- Ross H. Potato Breeding – Problems and Perspectives. Berlin; Hamburg: Paul Parey, 1986.
- Ross R.W., Peloquin S.J., Hougas R.W. Fertility of hybrids from *Solanum phureja* and haploid *S. tuberosum* matings. Eur. Potato J. 1964;7:81-89.
- Saito T., Matsunaga H., Saito A., Hamato N., Koga T., Suzuki T., Yoshida T. A novel source of cytoplasmic male sterility and a fertility restoration gene in eggplant (*Solanum melongena* L.) lines. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 2009;78(4):425-430.
- Sanetomo R., Gebhardt C. Cytoplasmic genome types of European potatoes and their effects on complex agronomic traits. BMC Plant Biology. 2015;15:162. DOI 10.1186/s12870-015-0545-y.
- Sanetomo R., Hosaka K. A maternally inherited DNA marker, descended from *Solanum demissum* ( $2n = 6x = 72$ ) to *S. tuberosum* ( $2n = 4x = 48$ ). Breed. Sci. 2011;61:426-434. DOI 10.1270/jsbbs.61.426.
- Sanetomo R., Hosaka K. A recombination-derived mitochondrial genome retained stoichiometrically only among *Solanum verrucosum* Schltdl. and Mexican polyploid wild potato species. Genet. Resour. Crop Evol. 2013;60:2391-2404.
- Sanford J.C., Hanneman R.E., Jr. Large yield differences between reciprocal families of *Solanum tuberosum*. Euphytica. 1982;31:1-12.
- Santini M., Camadro E.L., Marcellan O.N., Erazzu L.E. Agronomic characterization of diploid hybrid families derived from crosses between haploids of the common potato and three wild Argentinian tuber-bearing species. Am. J. Potato Res. 2000;77:211-218. DOI 10.1007/BF02855788.
- Satoh M., Kubo T., Nishizawa S., Estiati A., Itchoda N., Mikami T. The cytoplasmic male-sterile type and normal type mitochondrial genomes of sugar beet share the same complement of genes of known function but differ in the content of expressed ORFs. Mol. Gen. Genomics. 2004;272:247-256. DOI 10.1007/s00438-004-1058-9.
- Schnable P.S., Wise R.P. The molecular basis of cytoplasmic male sterility and fertility restoration. Trends Plant Sci. 1998;3:175-180.
- Shabani A., Tahmasebi Enferadi S., Zaefizadeh M. Proteome-comparison of sunflower cytoplasmic male sterile and fertile restorer inbred lines. Int. Sci. Investigation J. 2013;2(3):69-77.
- Shedge V., Arrieta-Montiel M., Christensen A.C., Mackenzie S.A. Plant mitochondrial recombination surveillance requires unusual RecA and MutS homologs. Plant Cell. 2007;19(4):1251-1264. DOI 10.1105/tpc.106.048355.
- Shemesh-Mayer E., Ben-Michael T., Rotem N., Rabinowitch H.D., Doron-Faigenboim A., Kosmala A., Perlikowski D., Sherman A., Kamenetsky R. Garlic (*Allium sativum* L.) fertility: transcriptome and proteome analyses provide insight into flower and pollen development. Front. Plant Sci. 2015;6:271. DOI 10.3389/fpls.2015.00271.
- Sheoran I.S., Sawhney V.K. Proteome analysis of the normal and *Ogura* (*ogu*) CMS anthers of *Brassica napus* to identify proteins associated with male sterility. Botany. 2010;88(3):217-230. DOI 10.1139/B09-085.
- Song X.Y., Qian H.H., Zhang L.L. Cytogenetic analysis of cytoplasmic male sterility in wheat line KTP116A and molecular mapping of two thermo-sensitive restoration genes. Euphytica. 2014;196(1):129-136. DOI 10.1007/s10681-013-1020-1.
- 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. Am. J. Potato Res. 2008; 85:159-170.
- Stoeva-Popova P.K., Dimaculangan D., Radkova M., Vulkova Z. Towards cytoplasmic male sterility in cultivated tomato. J. Agric. Food Environ. Sci. 2007;1(1). <http://www.scientificjournals.org/journals/2007/articles/1058.htm>.
- Sukhotu T., Kamijima O., Hosaka K. Nuclear and chloroplast DNA differentiation in Andean potatoes. Genome. 2004;47:46-56. DOI 10.1139/g03-105.
- Sukhotu T., Kamijima O., Hosaka K. Chloroplast DNA variation in the most primitive cultivated diploid potato species *Solanum stenotomum* Juz. et Buk. and its putative wild ancestral species using high-resolution markers. Genet. Res. Crop Evol. 2006;53:53-63. DOI 10.1007/s10722-004-0573-1.
- Sun Q., Hu C., Hu J., Li S., Zhu Y. Quantitative proteomic analysis of CMS-related changes in Honglian CMS rice anther. Protein J. 2009; 28(7-8):341-348. DOI 10.1007/s10930-009-9199-7.
- Suzuki H., Rodriguez-Urbe L., Xu J., Zhang J. Transcriptome analysis of cytoplasmic male sterility and restoration in CMS-D8 cotton. Plant Cell Rep. 2013;32(10):1531-1542. DOI 10.1007/s00299-013-1465-1467.
- Sykes T., Yates S., Nagy I., Asp T., Small I., Studer B. *In silico* identification of candidate genes for fertility restoration in cytoplasmic male sterile perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). Genome Biol. Evol. 2016:evw047. DOI 10.1093/gbe/evw047.

- Tan Y., Li S., Xie H.W., Zhu Y.G. Genetical and molecular analysis reveals a cooperating relationship between cytoplasmic male sterility- and fertility restoration-related genes in *Oryza* species. *Theor. Appl. Genet.* 2011;122(1):9-19. DOI 10.1007/s00122-010-1418-2.
- Touzet P., Meyer E.H. Cytoplasmic male sterility and mitochondrial metabolism in plants. *Mitochondrion.* 2014;19:166-171. DOI 10.1016/j.mito.2014.04.009.
- Tucci M., Carputo D., Bile G., Frusciante L. Male fertility and freezing tolerance of hybrids involving *Solanum tuberosum* haploids and diploid *Solanum* species. *Potato Res.* 1996;39(3):345-353. DOI 10.1007/BF02357938.
- Tyrnov V.S., Elkonin L.A. Studying genetic control of cytoplasmic male sterility in plants: state of the problem and current approaches. *Genetika = Genetics (Moscow).* 2000;36 (4):437-45.
- Veilleux R. Anther culture of potato and molecular analysis of anther-derived plants as laboratory exercises for plant breeding courses. *Hortic. Technol.* 1999;9:585-588.
- Wang S., Wang C., Zhang X.-X., Chen X., Liu J.-J., Jia X.-F., Jia S.-Q. Transcriptome *de novo* assembly and analysis of differentially expressed genes related to cytoplasmic male sterility in cabbage. *Plant Physiol. Biochem.* 2016;5:224-232. DOI 10.3390/ijms17010042.
- Wang Z., Zou Y., Li X., Zhang Q., Chen L., Wu H., Su D., Chen Y., Guo J., Long Y., Zhong Y., Liu Y. Cytoplasmic male sterility of rice with boro II cytoplasm is caused by cytotoxic peptide and is restored by two related PPR motif genes via distinct modes of mRNA silencing. *Plant Cell.* 2006;18(3):676-687. DOI 10.1105/tpc.105.038240.
- Wang Z.W., De Wang C., Mei S.Y., Gao L., Zhou Y., Wang T. An insertion-deletion at a pentatricopeptide repeat locus linked to fertility transition to cytoplasmic male sterility in radish (*Raphanus sativus* L.). *Mol. Breeding.* 2015;35:108(4). DOI 10.1007/s11032-015-0301-x.
- Wei L., Fei Z., Wu X., Dong H., Zhou P., Zhang J. Mitochondrial comparative proteomic analysis of sterile line and its maintain line of purple cytoplasmic rice (*Oryza sativa*). *Advances Biosci. Biotechnol.* 2010;1:145-151. DOI 10.4236/abb.2010.13020.
- Wen L., Chase C.D. Pleiotropic effects of a nuclear restorer-of-fertility locus on mitochondrial transcripts in malefertile and S male-sterile maize. *Curr. Genet.* 1999;35:521-526.
- Wen L., Liu G., Li S.-Q., Wan C.-X., Tao J., Xu K.-Z., Zhang Z.-J., Zhu Y.-G. Proteomic analysis of anthers from Honglian cytoplasmic male sterility line rice and its corresponding maintainer and hybrid. *Bot. Studies.* 2007;48(3):293-309.
- Wesołowski W., Szklarczyk M., Szalonek M., Słowińska J. Analysis of the mitochondrial proteome in cytoplasmic male-sterile and male-fertile beets. *J. Proteomics.* 2015;119:61-74. DOI 10.1016/j.jprot.2014.12.013.
- Wise R.P., Gobelman-Werner K., Pei D., Dill C.L., Schnable P.S. Mitochondrial transcript processing and restoration of male fertility in T-cytoplasm maize. *J. Hered.* 1999;90(3):380-385.
- Wu J., Gong Y., Cui M., Qi T., Guo L., Zhang J., Xing C. Molecular characterization of cytoplasmic male sterility conditioned by *Gossypium harknessii* cytoplasm (CMS-D2) in upland cotton. *Euphytica.* 2011;181:17-29. DOI 10.1007/s10681-011-0357-6.
- Wu Z., Cheng J., Qin C., Hu Z., Yin C., Hu K. Differential proteomic analysis of anthers between cytoplasmic male sterile and maintainer lines in *Capsicum annuum* L. *Int. J. Mol. Sci.* 2013;14(11):22982-22996. DOI 10.3390/ijms141122982.
- Xu X.-B., Liu Z.-X., Zhang D.-F., Liu Y., Song W.-B., Li J.-S., Dai J.-R. Isolation and analysis of rice *Rf1*-orthologous *PPR* genes co-segregating with *Rf3* in maize. *Plant Mol. Biol. Rep.* 2009;27:511. DOI 10.1007/s11105-009-0105-4.
- Yan X., Dong C., Yu J., Liu W., Jiang C., Liu J., Hu Q., Fang X., Wei W. Transcriptome profile analysis of young floral buds of fertile and sterile plants from the self-pollinated offspring of the hybrid between novel restorer line NR1 and *Nsa* CMS line in *Brassica napus*. *BMC Genomics.* 2013;14:26. DOI 10.1186/1471-2164-14-26.
- Yang P., Han J., Huang J. Transcriptome sequencing and *de novo* analysis of cytoplasmic male sterility and maintenance in JA-CMS cotton. *PLoS ONE.* 2014;9(11):e112320. DOI 10.1371/journal.pone.0112320.
- Yang X., Cheng Y.F., Deng C., Ma Y., Wang Z.W., Chen X.H., Xue L.-B. Comparative transcriptome analysis of eggplant (*Solanum melongena* L.) and turkey berry (*Solanum torvum* Sw.): phylogenomics and disease resistance analysis. *BMC Genomics.* 2014;15:412. DOI 10.1186/1471-2164-15-412.
- Young E.G., Hanson M.R. A fused mitochondrial gene associated with cytoplasmic male sterility is developmentally regulated. *Cell.* 1987;50(1):41-49.
- Yue B., Vick B.A., Cai X., Hu J. Genetic mapping for the *Rf1* (fertility restoration) gene in sunflower (*Helianthus annuus* L.) by SSR and TRAP markers. *Plant Breed.* 2010;129(1):24-28. DOI 10.1111/j.1439-0523.2009.01661.x.
- Yurina N.P., Odintsova M.S. Signal transduction pathways of plant mitochondria: retrograde regulation. *Fiziologiya rasteniy = Plant Physiology (Moscow).* 2010;57(1):9-22.
- Zhang F., Li G., Ding Q., Wang Z., Ma X., Zhang H., Zhang Z., Jin F., Ma L. Proteome analysis of pollen in the K-type male sterility line 732A and its maintainer 732B in wheat (*Triticum aestivum* L.) by two-dimensional gel electrophoresis. *Acta Physiol. Plant.* 2016;38:84. DOI 10.1007/s11738-016-2077-y.
- Zhang J., Stewart J.M. Inheritance and genetic relationships of the D8 and D2-2 restorer genes for cotton cytoplasmic male sterility. *Crop Science.* 2001;41(2):289-294. DOI 10.2135/cropsci2001.412289x.
- Zhang Z., Zheng Y. Identification of candidate genes associated with fertility restoration in maize S cytoplasmic male sterility. *Plant Mol. Biol. Rep.* 2008;26(1):60-71. DOI:10.1007/s11105-008-0023-x.