

Влияние разных типов стерильных цитоплазм (А3, А4, 9Е) на комбинационную способность ЦМС-линий сорго

О.П. Кибальник¹✉, Л.А. Эльконин²

¹ Российский научно-исследовательский и проектно-технологический институт сорго и кукурузы, Саратов, Россия

² Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Юго-Востока, Саратов, Россия

✉ e-mail: kibalnik79@yandex.ru

Аннотация. Изучение влияния цитоплазмы на комбинационную способность (КС) линий с цитоплазматической мужской стерильностью (ЦМС) представляет значительный интерес в плане понимания генетических функций цитоплазмы у растений и в практических целях для создания гибридов с улучшенными хозяйственно ценными признаками. С целью выяснения характера влияния разных типов стерильных цитоплазм (А3, А4, 9Е) на КС у сорго исследовали проявление ряда агрономически ценных признаков у 54 гибридных комбинаций F₁, полученных с использованием в качестве материнских родителей изоядерных ЦМС-линий, созданных на основе линии Желтозерное 10 и различающихся только типами стерильных цитоплазм (А3, А4 и 9Е). В качестве отцовских родителей были 18 сортов и линий зернового сорго селекции ФГБНУ Российского НИИ сорго и кукурузы. Комбинационную способность определяли методом топкросса. Родительские компоненты и гибриды F₁ выращивали в 2015–2017 гг. в условиях недостаточной (2015–2016 гг.: гидротермический коэффициент (ГТК) = 0.32–0.66) либо хорошей (2017 г.: ГТК = 1.00) влагообеспеченности. В среднем за три года испытаний выявлены положительное влияние цитоплазмы 9Е на общую комбинационную способность (ОКС) по длине соцветия (0.63) и отрицательные эффекты цитоплазм А3 и А4 (–0.32 и –0.31) на ОКС по этому признаку. В засушливые сезоны отмечены значимые положительные эффекты цитоплазмы 9Е на ОКС по длине наибольшего листа, цитоплазмы А3 – на ОКС по высоте растений и отрицательное влияние цитоплазмы А4 на эти признаки. Во влажный сезон различия отсутствовали. Тип ЦМС не оказывал влияния на ОКС по ширине наибольшего листа и урожайности зерна. Дисперсия специфической комбинационной способности (СКС) в засушливые сезоны оказалась значимой для следующих признаков: длина листа, высота растений, длина и ширина метелки, урожайность. При этом линия с цитоплазмой 9Е отличалась наиболее высокими показателями дисперсии СКС, тогда как линия с цитоплазмой А4 – наименьшими. Полученные данные свидетельствуют, что разные типы стерильных цитоплазм сорго вносят различный вклад в КС в условиях засухи. Ключевые слова: *Sorghum bicolor* (L.) Moench; цитоплазматическая мужская стерильность; гетерозис; комбинационная способность; цитоплазматические эффекты; засуха.

Для цитирования: Кибальник О.П., Эльконин Л.А. Влияние разных типов стерильных цитоплазм (А3, А4, 9Е) на комбинационную способность ЦМС-линий сорго. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2020;24(6): 549-556. DOI 10.18699/VJ20.648

Influence of different types of sterile cytoplasm (A3, A4, 9E) on the combining ability of CMS lines of sorghum

O.P. Kibalnik¹✉, L.A. Elkonin²

¹ Russian Research and Project-technological Institute of Sorghum and Maize, Saratov, Russia

² Agricultural Research Institute of the South-East Region of Russia, Saratov, Russia

✉ e-mail: kibalnik79@yandex.ru

Abstract. Investigation of the effect of the cytoplasm on the combining ability (CA) of lines with cytoplasmic male sterility (CMS) is of considerable interest in terms of understanding the genetic functions of the cytoplasm and for practical purposes to create hybrids with improved economically valuable traits. In order to investigate the effect of different types of sterile cytoplasm (A3, A4, 9E) on CA in sorghum, we studied the manifestation of a number of biological and agronomic traits in 54 F₁ hybrid combinations obtained using iso-nuclear CMS lines with the nuclear genome of the line Zheltotzernoye 10, differing only in the types of sterile cytoplasm (A3, A4 and 9E). Eighteen varieties and lines of grain sorghum developed at the Russian Research and Project-technological Institute of Sorghum and Maize were used as paternal parents. The CA was determined by the topcross method. F₁ hybrids and their parents were grown in 2015–2017 in conditions of insufficient (2015–2016: HTC (hydro-thermal coefficient) = 0.32–0.66), or good water availability conditions (2017: HTC = 1.00). On average, for three years of testing, a positive effect of the 9E cytoplasm on the general combining ability (GCA) (0.63) and negative effects of the A3 and A4 cytoplasm (–0.32 and –0.31) for the inflorescence length were noted. In dry seasons, significant positive effects of the 9E cytoplasm on GCA for the length of the largest leaf, and positive effects of the A3 cytoplasm on GCA for the plant height, and

negative effects of the A4 cytoplasm on GCA for these traits were observed. No differences were observed during the wet season. The type of CMS did not affect the GCA for the width of the largest leaf and grain yield. The dispersion of specific combining ability (SCA) in the dry seasons was significant for the following traits: leaf length, plant height, panicle length and width, and grain yield, the 9E cytoplasm had the highest SCA dispersion, whereas the A4 cytoplasm had the smallest one. The data obtained indicate that different types of sterile cytoplasm of sorghum make a different contribution to CA under conditions of drought stress.

Key words: *Sorghum bicolor* (L.) Moench; cytoplasmic male sterility; heterosis; combining ability; cytoplasmic effects; drought.

For citation: Kibalnik O.P., Elkonin L.A. Influence of different types of sterile cytoplasms (A3, A4, 9E) on the combining ability of CMS lines of sorghum. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(6):549-556. DOI 10.18699/VJ20.648

Введение

Цитоплазма как среда, в которой происходит функционирование ядерного генома, играет важную роль в генетическом контроле многих признаков растений. Наряду с широко известными и в ряде случаев хорошо изученными мутациями пестролистности и цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС), возникающими в результате перестроек в хлоропластном и митохондриальном геномах, известно немало примеров эффекта цитоплазматического окружения на проявление многих признаков растений, в том числе имеющих важное биологическое и хозяйственное значение. В основе такого влияния цитоплазмы может лежать ретроградная регуляция экспрессии ядерных генов, осуществляемая посредством сигналов, продуцируемых цитоплазматическими органеллами под действием факторов внешней среды (Fujii, Toriyama, 2008), при этом генетически различные пласты и митохондрии могут по-разному реагировать на условия внешней среды и влиять на экспрессию ядерных генов. Кроме того, цитоплазма способна вызывать наследуемые изменения в ядерном геноме по типу парамутаций (Zavalishina, Турнов, 2003, 2010), а также изменять характер метилирования нуклеотидных последовательностей ядерных генов (Xu et al., 2013; Ba et al., 2014), а также мобильных генетических элементов (Elkonin et al., 2018), что может отражаться на уровне экспрессии соответствующих генов и иметь значительные генетические последствия, так как изменение характера метилирования транспозонов – один из ключевых факторов их мобильности и, как следствие, возникновения мутаций (Yaakov, Kashkush, 2011).

Большинство агрономически ценных признаков растений – полигенные, они формируются в результате взаимодействия продуктов многих ядерных генов между собой и с факторами внешней среды. В связи с этим цитоплазматическое окружение может оказывать значительное влияние на проявление этих признаков. В литературе имеется немало данных, подтверждающих эффект цитоплазмы на селекционно-ценные признаки у линий и гибридов пшеницы (Atienza et al., 2007), риса (Tao et al., 2011), хлопчатника (Tuteja, Banga, 2011), африканского проса (Amiribehzadi et al., 2012), озимой ржи (Урбан, Гордей, 2013), сорго (Aruna et al., 2013), подсолнечника (Jan et al., 2014), кукурузы (Кабанова и др., 2015), горчицы (Chakrabarty et al., 2015). Ввиду того, что проявление гетерозиса у гибридов F_1 в значительной степени определяется комбинационной способностью (КС) материнских линий, исследование влияния цитоплазмы на КС представляет интерес. Однако работ, посвященных эффекту цитоплазмы на КС, мало.

Так, у африканского проса отмечены преимущественный эффект цитоплазм А4 и А5, в сравнении с цитоплазмой А1, на урожайность зерна и влияние на структурные компоненты урожайности (Chandra-Shekara et al., 2007; Pujar et al., 2019). Испытания новых источников ЦМС (ХА, Е002-91А, PKU-2А, ARG-2А, ARG-3А, ARG-6А, DV-10А, PHIR-27А, PRUN-29А) подсолнечника в программах скрещиваний показали положительный эффект стерильных цитоплазм Е002-91А (*Helianthus annuus*), ARG-3А (*H. argophyllus*) и ARG-6А (*H. argophyllus*) на КС материнских линий по продуктивности семян в сравнении с нормальной цитоплазмой NC-41В (Tyagi, Dhillon, 2016). Аналогичное влияние цитоплазм А4 и А8 на общую комбинационную способность (ОКС) линий установлено у риса (Young, Virmani, 1990).

В исследованиях на сорго получены противоречивые результаты, демонстрирующие как эффект цитоплазмы А2 на ОКС ЦМС-линий по продолжительности межфазного периода «всходы–цветение», урожайности зерна, массе зерна с одной метелки и 100 зерен в сравнении с А1 (Kishan, Borikar, 1989; Ramesh et al., 2006; Reddy et al., 2007, 2009), так и отсутствие цитоплазматических эффектов (Williams-Alanís, Rodríguez-Herrera, 1994).

Цель настоящей работы – изучение влияния разных стерильных цитоплазм (А3, А4, 9Е) на комбинационную способность у сорго с использованием изоядерных ЦМС-линий, различающихся только типами стерильности.

Материалы и методы

Для выявления цитоплазматических эффектов на КС использовали созданные нами раннеспелые аллоплазматические изоядерные ЦМС-линии сорго (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) с ядерным геномом фертильной линии Желтозерное 10 (Ж10) на основе генетически различных типов стерильных цитоплазм – А3, А4 и 9Е (Эльконин и др., 1997). Эти линии получены путем серий беккроссов Желтозерного 10 с ЦМС-линиями А3 Тх398, А4 Тх398, 9Е Тх398 (предоставлены К.Ф. Schertz, Texas Agricultural Experimental Station, США), несущими цитоплазмы следующих источников стерильности: А3 (IS112С), А4 (IS7920С), 9Е (IS17218). В исследовании использовали материнские растения из семей ВС₁₈. В качестве опылителей были 18 сортов и линий зернового сорго: раннеспелые – Перспективный 1, Меркурий, Огонек, Аванс, Факел, Азарт, Гарант, Топлаз, Волжское 615 и среднеранние – Старт, Л-КСИ 28/13, Камелик, Гелеофор, Кремовое, Пищевое 614, Сармат, Восторг, Пищевое 35, – различающихся между собой по основным хозяйственно ценным признакам и харак-

теризующихся высокой адаптационной способностью к агроклиматическим условиям региона (Кибальник и др., 2010; Kibalnik et al., 2017). Гибриды F_1 , полученные с использованием этих опылителей, относились к группе среднеспелых (110–117 дней до полной спелости).

Отцовские формы выращивали в условиях строгой изоляции (с изолированием метелки пергаментными изоляторами до начала цветения) в течение 8–25 поколений. Все опылители были закрепителями стерильности исследуемых типов ЦМС, за исключением Перспективного 1 и Л-КСИ 28/13, являющихся восстановителями фертильности ЦМС А4 и 9Е и обеспечивающих 80–100 % завязываемость зерна в условиях строгой изоляции (Кибальник, Семин, 2018).

Анализировали следующие признаки: высота растений; длина и ширина наибольшего листа, длина и ширина соцветия; масса и число зерен с одной метелки; урожайность зерна. Поскольку отцовские родители не были универсальными восстановителями фертильности и большая часть исследуемых гибридов характеризовалась мужской стерильностью, то для учета признаков, связанных с зерновой продуктивностью, использовали соцветия, зерно на которых завязалось от свободного опыления. Выращивание в режиме свободного опыления среди сотен тысяч фертильных растений ежегодно обеспечивало 100 % завязываемость всех метелок исследуемых гибридов. Такой подход уже применяли при исследовании урожайности гибридов на цитоплазме А3 (Morgan, Rooney, 2003).

Гибриды F_1 (всего 54) высевали на опытном поле ФГБНУ «Российский научно-исследовательский и проектно-технологический институт сорго и кукурузы» в 2015–2017 гг. в третьей декаде мая. Почва опытного участка представлена черноземом южным среднесуглинистым. Содержание гумуса в пахотном слое составляло 3.5 %. Нитрификационная способность (по Кравкову) – 7.7 мг/кг; фосфор (по Мачигину) – 34.2–35.7 мг/кг, калий (в углеаммонийной вытяжке) – 349–378 мг/кг. В каждый сезон применяли зональную технологию возделывания сорго, не включающую искусственное орошение (Горбунов и др., 2012). Предшественник – пар. Повторность в опыте трехкратная. Размещение делянок площадью 7.7 м² – рандомизированное. Густоту стояния растений устанавливали вручную – 100 тыс. раст./га. Оценку признаков и учет урожайности проводили по методике государственного испытания сельскохозяйственных культур (Методика..., 1989). Комбинационную способность родительских форм определяли по методу топкросса (Савченко, 1973). Результаты исследований обработаны с помощью статистического анализа выборки и дисперсионного однофакторного анализа посредством программы «Агрос 2.09» (Мартынов, 1999).

Метеоусловия за сезоны исследования варьировали. Высокой влагообеспеченностью характеризовался 2017 г.: гидротермический коэффициент (ГТК) равен 1.00 (сумма активных температур – 1072.3 °С и количество осадков – 107.1 мм). Во время периода «всходы–цветение» сорго в 2015 (ГТК = 0.66) и 2016 гг. (ГТК = 0.32) отмечены засушливые условия. Сумма активных температур составляла 1144.9–1167.9 °С, количество осадков – 75.2 и 37.3 мм соответственно.

Результаты

Анализ варьирования агрономически ценных признаков у гибридов F_1 . Для изучения влияния цитоплазмы на комбинационную способность изоядерных ЦМС-линий предварительно проведена оценка варьирования изучаемых признаков у 54 гибридов F_1 (табл. 1).

Обнаружено слабое варьирование признаков «высота растения» ($V = 7.4–11.7 \%$), «длина соцветия» ($V = 7.7–11.0 \%$), «длина наибольшего листа» ($V = 7.3–11.2 \%$) (см. табл. 1). Средняя изменчивость установлена по ширине наибольшего листа ($V = 10.5–15.1 \%$), по остальным признакам показана высокая вариабельность. Более высокие коэффициенты вариации изучаемых признаков были отмечены в 2015 г., за исключением длины наибольшего листа.

Дисперсионным анализом подтверждены различия между испытываемыми гибридами F_1 по агрономически ценным признакам: $F_{\text{факт.}} > F_{\text{теор.}}$. По массе зерен с одной метелки в среднем за три года испытаний значимых различий между гибридами на 5 % уровне не выявлено, поэтому комбинационная способность не определена.

Комбинационная способность изоядерных ЦМС-линий
Вегетативные признаки. Цитоплазмы А3 и 9Е достоверно увеличивали показатели эффектов ОКС ЦМС-линий по высоте растений в 2015 г. (2.08–2.71); дисперсий СКС в 2015 г. (253.47–305.75) и 2016 г. (75.16–109.25) в сравнении с цитоплазмой А4 (рис. 1).

Различия эффектов ОКС ЦМС-линий по параметрам наибольшего листа наблюдали только в 2016 г. Эффекты ОКС ЦМС-линии с цитоплазмой 9Е (1.78) существенно выше, чем линии с цитоплазмой А4 (–2.22). На комбинационную способность ЦМС-линий по ширине наибольшего листа цитоплазматический эффект не выявлен. Вместе с тем отмечена тенденция к проявлению более высоких показателей эффектов ОКС у линии 9Е Желтозерное 10 (ежегодно). Анализ СКС показал влияние типа ЦМС на параметры наибольшего листа в 2015–2016 гг. исследований. На ширину листа цитоплазма А3 оказала наибольший эффект: дисперсии СКС составили 0.27–0.36. Цитоплазма А4 снижала значения дисперсий СКС по параметрам наибольшего листа (табл. 2).

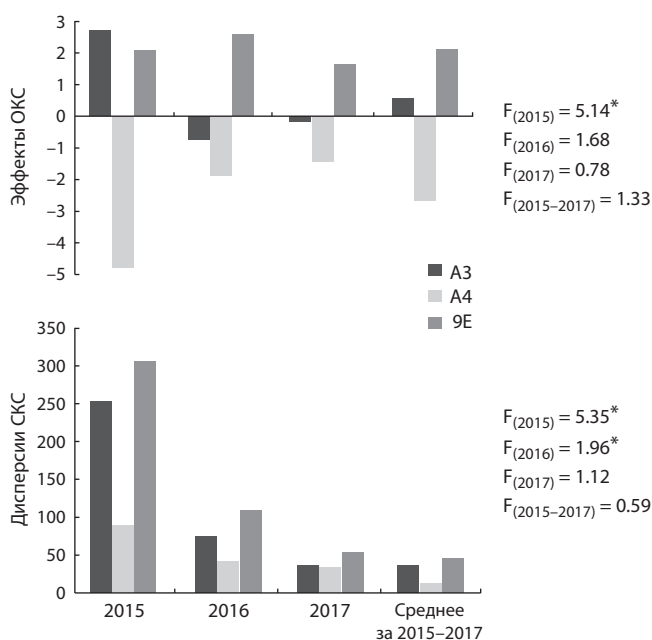
Признаки генеративных органов. Установлено значимое влияние цитоплазмы 9Е на эффекты ОКС по длине соцветия в 2015–2016 гг. и в среднем за три года (рис. 2). Более высокие показатели ОКС по ширине соцветий также обнаружены в 2015 г. на цитоплазме 9Е: 0.32 против –0.29 и –0.03 на цитоплазмах А3 и А4 соответственно. Дисперсия СКС по параметрам метелки оказалась значимо выше у ЦМС-линии 9Е Желтозерное 10: по длине соцветия – в каждый сезон вегетации, а по ширине соцветия – только в 2015–2016 гг. (см. рис. 2).

Установлен стимулирующий цитоплазматический эффект на ОКС ЦМС-линий по массе и числу зерен с одной метелки в 2016 г. и СКС – в 2015–2016 гг., т. е. при «засушливых» условиях выращивания гибридов F_1 . При этом эффекты ОКС по массе и числу зерен с одной метелки существенно выше у А3 Желтозерное 10 (1.24 и 43.19 соответственно), а дисперсии СКС ниже у А4 Желтозерное 10 (в разные сезоны: 3.59–18.40 и 9154.16–12129.40 соответственно) (табл. 3).

Таблица 1. Изменчивость агрономически ценных признаков гибридов F₁, полученных на основе изодерных ЦМС-линий сорго Желтозерное 10 с генетически различными типами стерильных цитоплазм A3, A4 и 9E

Признак, статистический показатель	Значение признака (min...max) ¹			
	2015 г.	2016 г.	2017 г.	Среднее ²
Высота при созревании, см	148.8–258.9	139.5–243.4	159.3–215.3	154.8–219.2
Коэффициент вариации, %	11.7	9.1	7.4	7.4
F _{факт.}	8.93*	5.80*	3.54*	2.41*
Длина соцветия, см	15.6–26.5	13.8–27.2	16.5–32.8	17.6–25.4
Коэффициент вариации, %	11.0	8.9	9.8	7.7
F _{факт.}	5.89*	4.92*	2.74*	1.99*
Ширина соцветия, см	4.6–15.0	3.8–11.0	7.8–17.8	5.9–13.1
Коэффициент вариации, %	25.7	19.7	21.1	19.3
F _{факт.}	9.71*	5.35*	2.21*	3.20*
Длина наибольшего листа, см	54.8–86.1	48.2–74.1	55.8–77.6	54.3–77.1
Коэффициент вариации, %	8.8	11.2	8.6	7.3
F _{факт.}	5.46*	4.45*	3.39*	2.85*
Ширина наибольшего листа, см	4.1–8.2	3.6–7.0	4.7–7.5	4.7–6.8
Коэффициент вариации, %	15.1	13.6	10.5	9.4
F _{факт.}	6.25*	2.76*	2.08*	2.06*
Масса зерна с 1 метелки, г	5.9–45.5	5.6–27.4	27.7–70.6	17.0–39.5
Коэффициент вариации, %	45.4	38.8	22.1	20.1
F _{факт.}	10.16*	10.88*	2.27*	1.31
Число зерен с 1 метелки, шт.	174–1308	234–1159	804–2336	503–1430
Коэффициент вариации, %	44.4	35.6	19.8	18.9
F _{факт.}	8.45*	6.67*	1.94*	1.65*
Урожайность зерна, т/га	1.09–7.53	0.93–4.33	3.41–8.49	2.34–5.59
Коэффициент вариации, %	48.6	31.4	19.9	22.4
F _{факт.}	12.42*	5.08*	1.48*	2.14*

¹ min и max – минимальное и максимальное значения признака; ² среднее – показатель признака в среднем за 2015–2017 гг.; * $p > 0.95$.

**Рис. 1.** Влияние типа стерильной цитоплазмы на комбинационную способность изодерных ЦМС-линий по высоте растений.* $p > 0.95$.

Эффекты ОКС материнских линий по урожайности зерна существенно не различались (рис. 3). В среднем по трехлетним данным, чуть выше показатели у цитоплазмы A3 – 0.06, тогда как на цитоплазмах A4 и 9E – 0.10 и 0.03 соответственно.

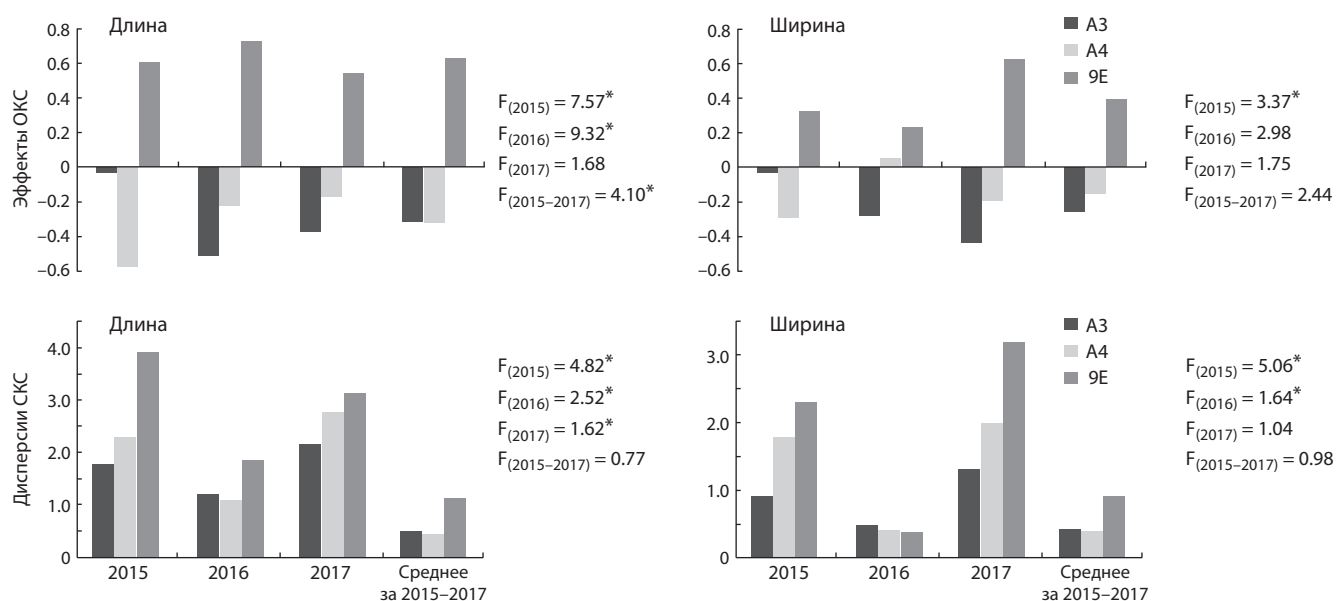
Цитоплазматические эффекты на СКС по урожайности зерна отмечены только в 2015 г.: цитоплазма A3 достоверно увеличивала показатели дисперсии СКС в сравнении с 9E: 0.36 против 0.19.

Обсуждение

Анализ комбинационной способности ЦМС-линий – важнейший этап в селекции гетерозисных гибридов. Один из эффективных способов определения КС – метод топ-кросса, при применении которого все исследуемые линии скрещивают с несколькими тестерами (Кильчевский и др., 2008). При этом ОКС родительской формы измеряется средним значением отклонения признака у всех гибридов с данной линией от общего среднего по всем гибридам (Хотылева и др., 2016). Этот метод позволяет сравнивать между собой разные линии, и чем большее число тестеров вовлечено в гибридизацию, тем точнее будут результаты такого сравнения. В нашем исследовании в скрещивания были вовлечены изодерные ЦМС-линии, отличающиеся

Таблица 2. Комбинационная способность изоядерных ЦМС-линий сорго Желтозерное 10 с генетически различными типами стерильных цитоплазм (А3, А4, 9Е) по параметрам наибольшего листа

Тип ЦМС	Длина				Ширина			
	2015 г.	2016 г.	2017 г.	Среднее	2015 г.	2016 г.	2017 г.	Среднее
Эффекты ОКС								
А3	0.96	0.44	-0.90	0.16	-0.07	-0.12	-0.20	-0.12
А4	-1.03	-2.22	-0.11	-1.12	-0.01	0.04	0.07	0.03
9Е	0.07	1.78	1.01	0.95	0.07	0.08	0.14	0.09
F _{факт.}	2.38	6.92*	1.62	2.34	0.65	1.11	2.85	1.52
Дисперсия СКС								
А3	15.94	23.81	10.02	6.31	0.36	0.27	0.22	0.07
А4	13.51	10.41	5.20	2.48	0.23	0.14	0.13	0.03
9Е	20.34	18.22	6.19	6.87	0.22	0.17	0.11	0.04
F _{факт.}	3.31*	2.44*	1.04	0.93	2.99*	1.69*	1.13	0.48

* $p > 0.95$.**Рис. 2.** Влияние типа цитоплазмы (А3, А4, 9Е) на ОКС и СКС изоядерных ЦМС-линий сорго Желтозерное 10 по параметрам соцветия.* $p > 0.95$.**Таблица 3.** Комбинационная способность изоядерных ЦМС-линий сорго Желтозерное 10 с генетически различными типами стерильных цитоплазм (А3, А4, 9Е) по массе и числу зерен с одного соцветия

Тип ЦМС	Масса зерен			Число зерен			
	2015 г.	2016 г.	2017 г.	2015 г.	2016 г.	2017 г.	Среднее
Эффекты ОКС							
А3	-0.64	1.24	0.22	-11.96	43.19	10.87	14.63
А4	1.19	-0.02	-2.66	27.04	-6.33	-76.41	-17.95
9Е	-0.55	-1.22	2.44	-15.07	-36.85	65.55	3.32
F _{факт.}	2.33	8.17*	2.94	1.33	4.37*	2.10	0.27
Дисперсия СКС							
А3	26.06	8.68	17.88	18994.14	13808.67	15072.85	5839.94
А4	18.40	3.59	32.82	12129.40	9154.16	23906.35	6353.38
9Е	22.99	8.47	31.82	17221.55	15883.96	23156.41	7521.93
F _{факт.}	4.09*	3.11*	1.03	3.24*	2.89*	0.71	0.53

* $p > 0.95$.

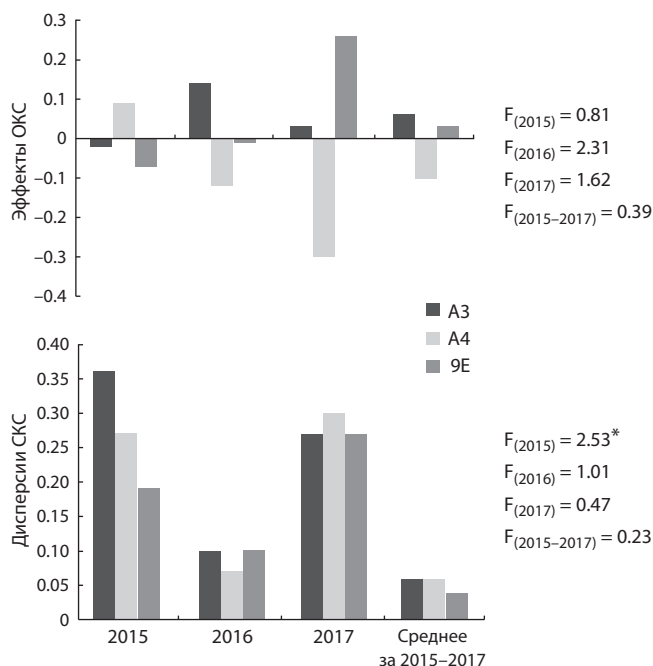


Рис. 3. Влияние типа цитоплазмы (A3, A4, 9E) на комбинационную способность изоядерных ЦМС-линий сорго Желтозерное 10 по урожайности зерна.

* $p > 0.95$.

друг от друга только типом цитоплазмы. С каждой из этих линий получены гибриды F_1 , при этом в качестве отцовских родителей были взяты одни и те же линии. Поэтому сравнение между собой наборов гибридов F_1 позволяет выявить наличие или отсутствие влияния цитоплазмы на комбинационную способность изучаемых ЦМС-линий.

Представленные выше экспериментальные данные наглядно демонстрируют эффект цитоплазмы на КС изоядерных линий сорго. Так, в среднем за три года испытаний показаны положительное влияние цитоплазмы 9E на ОКС по длине соцветия (0.63) и отрицательные эффекты цитоплазм A3 и A4 (–0.32 и –0.31) на ОКС по этому признаку. Следует отметить, что для учета признаков, определяющих зерновую продуктивность гибридов, мы использовали метелки, завязавшие зерно в режиме свободного опыления. Такой подход уже применялся ранее при изучении гибридов с ЦМС A3 (Moran, Rooney, 2003) и был обусловлен редкой встречаемостью восстановителей фертильности этого типа (Worstell et al., 1984; Torres-Cardona et al., 1990; Dahlberg, Madera-Torres, 1997). Среди использованных нами отцовских родителей восстановители ЦМС A3 также отсутствовали; восстановители ЦМС A4 и 9E были немногочисленны и не способны к восстановлению фертильности ЦМС A3. В связи с этим гибридные комбинации в наших опытах ежегодно выращивали на опытном поле в режиме свободного опыления среди сотен тысяч фертильных растений, что обеспечивало полноценное опыление всех метелок исследуемых гибридов.

Примечательно, что проявление цитоплазматических эффектов зависит от гидротермического режима выращивания растений. Так, значимые положительные эффекты цитоплазм на ОКС установлены в засушливые сезоны:

для 9E – по длине наибольшего листа, для A3 – по высоте растений, тогда как во влажный сезон различия между ними отсутствовали. Именно в условиях засухи было негативное влияние цитоплазмы A4 на КС по многим признакам: длине и ширине листа, числу зерен с метелки, урожайности. По-видимому, цитоплазма A4 менее устойчива к экстремальным климатическим условиям, характеризующимся недостаточными гидротермическими показателями для развития сорго (отсутствие необходимого количества осадков, сопровождающееся высокими среднесуточными температурами воздуха). Как следствие, комбинационная способность ЦМС-линии A4 Желтозерное 10 по комплексу изученных признаков оказалась более низкой. Кроме того, эффекты ОКС менее зависимы от условий внешней среды, чем СКС. Возможно, именно по этой причине в экспериментах наблюдались различия в значимости влияния цитоплазмы на ОКС и СКС в конкретный сезон выращивания гибридов сорго. Так, ЦМС-линии различаются по дисперсиям СКС длины наибольшего листа (2015 г.), ширины наибольшего листа (2015–2016 гг.), высоте растений (2016 г.), урожайности зерна (2015 г.), массе и числу зерен с одной метелки (2015 г.), тогда как по эффектам ОКС различия были незначимы. Аналогичная зависимость проявления цитоплазматических эффектов от условий внешней среды обнаружена у африканского проса, при этом цитоплазмы A4 и A5 имели большую экологическую устойчивость, по сравнению с цитоплазмами A1, A2 и A3 (Chandra-Shekara et al., 2007).

Согласно литературным данным, влияние типа ЦМС на длину метелки отмечено у гибридов кукурузы (Кабанова и др., 2015); цитоплазматические эффекты на параметры листьев выявлены у гибридов кукурузы на основе С- и S-типов ЦМС: по длине листа выделились гибриды на основе С-типа, по ширине листа – аналоги S-типа (Франковская и др., 1995).

У сорго эффект типа цитоплазмы на ОКС по урожайности зерна и массы 100 зерен был ранее показан в работах индийских исследователей, при этом цитоплазма A2 имела преимущество по сравнению с цитоплазмами A1 и A4 (Kishan, Borikar, 1989; Ramesh et al., 2006; Reddy et al., 2007, 2009). В наших исследованиях обнаружено, что цитоплазма 9E увеличивала ширину листа у сорго-суданковых гибридов (Кибальник, Эльконин, 2012), а у гибридов зернового сорго – фотосинтетический потенциал в период «выметывание–полная спелость» (Бычкова, Эльконин, 2016), в сравнении с цитоплазмой A3. Отмечено также влияние стерильной цитоплазмы на КС ЦМС-линий сорго по интенсивности начального роста растений, при этом цитоплазма 9E способствовала увеличению, а цитоплазма A4 – снижению эффектов ОКС (Elkonin et al., 2018). Установлен положительный эффект цитоплазмы 9E на КС по продуктивности биомассы в более засушливые сезоны в сравнении с цитоплазмами A3 и A4 (Elkonin et al., 2018), тогда как цитоплазма A3 оказывала стимулирующий эффект на урожайность зерна в сухой и жаркий вегетационный сезон (Бычкова, Эльконин, 2017). Совокупность этих данных свидетельствует, что цитоплазма играет существенную роль в проявлении многих агрономически ценных признаков у сорго, снижая или повышая устойчивость растений к стрессу засухи.

Заключение

Установлено влияние цитоплазмы на комбинационную способность линий зернового сорго по агрономически ценным признакам: высоте растений, длине и ширине наибольшего листа и соцветия, массе зерна и числу зерен с одной метелки, урожайности зерна. Проявление цитоплазматических эффектов у гибридов сорго зависит от специфического взаимодействия генотипов родительских линий и гидротермических факторов сезона возделывания. Значимые различия по комбинационной способности изоядерных линий Желтозерное 10 с цитоплазмами А3, А4 и 9Е отмечены в засушливые сезоны вегетации (2015–2016 гг.). По высоте растений значимой ОКС отличалась А3 Ж10, тогда как СКС – 9Е Ж10. По длине и ширине листа наибольшие показатели дисперсии СКС характерны для линии А3 Ж10. По длине и ширине соцветия высокие эффекты ОКС и дисперсии СКС отмечены у линии 9Е Ж10. По массе зерна и числу зерен с одной метелки наибольшей ОКС характеризуется линия А3 Ж10, а СКС – А3 и 9Е. Значительной дисперсией СКС по урожайности зерна отличалась линия 9Е Желтозерного 10. По основным изученным агрономическим показателям цитоплазма А4 снижала значения комбинационной способности.

Полученные экспериментальные данные об эффектах цитоплазм А3 и 9Е целесообразно использовать в селекционных программах по созданию засухоустойчивых гибридов зернового сорго с улучшенными агрономическими ценными признаками.

Список литературы / References

- Бычкова В.В., Эльконин Л.А. Влияние типа стерильной цитоплазмы на фотосинтетические параметры гибридов зернового сорго. *Зерновое хозяйство России*. 2016;4(46):5-8.
[Bychkova V.V., Elkonin L.A. The effect of the type of sterile cytoplasm on the photosynthetic parameters of the grain sorghum hybrids. *Zernovoe Khozjaistvo Rossii = Grain Economy of Russia*. 2016;4(46):5-8. (in Russian)]
- Бычкова В.В., Эльконин Л.А. Влияние типа стерильной цитоплазмы на урожайность зерна, биомассу и содержание белка у гибридов зернового сорго. *Таврический вестник аграрной науки*. 2017;1(9):37-44.
[Bychkova V.V., Elkonin L.A. Effect of the sterile cytoplasm type on grain yield, biomass, and protein content in grain sorghum hybrids. *Tavricheskiy Vestnik Agrarnoy Nauki = Taurida Herald of the Agrarian Sciences*. 2017;1(9):37-44. (in Russian)]
- Горбунов В.С., Костина Г.И., Ишин А.Г., Колов О.В., Жужукин В.И., Семин Д.С., Ефремова И.Г., Лящева С.В., Кибальник О.П., Ревякин Е.Л. Ресурсосберегающая технология производства зернового сорго. М.: Росинформагротех, 2012.
[Gorbunov V.S., Kostina G.I., Ishin A.G., Kolov O.V., Zhuzhukin V.I., Semin D.S., Efremova I.G., Lyascheva S.V., Kibalnik O.P., Revyakin E.L. Resource-Saving Technology of Grain Sorghum Production. Moscow, 2012. (in Russian)]
- Кабанова Е.М., Казакова В.В., Сивовол А.А. Влияние цитоплазматической мужской стерильности на длину метелки и высоту прикрепления початков кукурузы. *Труды КубГАУ*. 2015;57:84-88.
[Kabanova E.M., Kazakova V.V., Sivovol A.A. The influence of cytoplasmic male sterility on panicle length and the height of ear attachment in maize. *Trudy Kubanskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universiteta = Proceeding of the Kuban State Agrarian University*. 2015;57:84-88. (in Russian)]
- Кибальник О.П., Костина Г.И., Семин Д.С. Оценка пластичности и стабильности зернового сорго в условиях Саратовской области. *Аграр. вестн. Юго-Востока*. 2010;3-4:64-67.
[Kibalnik O.P., Kostina G.I., Semin D.S. Plasticity and stability assessment the grain sorghum under the conditions of Saratov region. *Agrarnyy Vestnik Yugo-Vostoka = Agrarian Reporter of South-East*. 2010;3-4:64-67. (in Russian)]
- Кибальник О.П., Семин Д.С. Использование А3, А4 и 9Е типов ЦМС в селекции гибридов зернового сорго. *Российская сельскохозяйственная наука*. 2018;5:22-25. DOI 10.31857/S250026270000640-9.
[Kibalnik O.P., Semin D.S. Using A3, A4, and 9E CSM types in breeding grain sorghum hybrids. *Russian Agricultural Sciences*. 2018;44:516-520. DOI 10.3103/S1068367418060071.]
- Кибальник О.П., Эльконин Л.А. Влияние типа стерильной цитоплазмы на проявление хозяйственно-полезных признаков у сорго-суданковых гибридов. *Докл. РАСХН*. 2012;1:12-15.
[Kibalnik O.P., Elkonin L.A. Effect of sterile cytoplasm type on economically-valuable traits of the sorghum-sudangrass hybrids. *Doklady Rossiyskoy Akademii Selskokhozyaystvennykh Nauk = Proceedings of the Russian Academy of Agricultural Sciences*. 2012;1:12-15. (in Russian)]
- Кильчевский А.В., Хотылева Л.В., Тарутин Л.А., Шаптуренко М.Н. Гетерозис в селекции сельскохозяйственных растений. В: Молекулярная и прикладная генетика. Т. 8. Минск: Право и экономика, 2008;7-25.
[Kilchevsky A.V., Khotyleva L.V., Tarutina L.A., Shapturenko M.N. Heterosis in breeding of agricultural plants. In: *Molecular and Applied Genetics*. V. 8. Minsk, Pravo i Ekonomika Publ., 2008;7-25. (in Russian)]
- Мартынов С.П. Статистический и биометрико-генетический анализ в растениеводстве и селекции. Пакет программ «AGROS 2.09». Тверь, 1999.
[Martynov S.P. Statistical and Biometrical Genetic Analysis in Crop Production and Breeding: A Software package. Tver, 1999. (in Russian)]
- Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур. Вып. 2. М., 1989.
[Methods of state variety testing of agricultural crops. V. 2. Moscow, 1989. (in Russian)]
- Савченко В.К. Метод оценки комбинационной способности генетически разнородных наборов родительских форм. В: Методики генетико-селекционного и генетического экспериментов. Минск, 1973.
[Savchenko V.K. A method for assessing the combinational ability of genetically heterogeneous sets of parental forms. In: *Methods of Breeding and Genetic Experiments*. Minsk, 1973. (in Russian)]
- Урбан Э.П., Гордей С.И. Использование ЦМС Р- и G-типов в селекции и семеноводстве гетерозисных гибридов F1 озимой ржи (*Secale cereale* L.). *Земледелие и селекция в Беларуси*. 2013;49:291-299.
[Urban E.P., Hardzei S.I. Use of CMS of P- and G-types in breeding and seed growing of heterotic winter rye (*Secale cereale* L.) F1 hybrids. *Zemledelie i Seleksiya v Belarusi = Agriculture and Breeding in Belarus*. 2013;49:291-299. (in Russian)]
- Франковская М.Т., Папазов Д.Ю., Огняник Л.Г. Влияние разных типов ЦМС на продуктивность гибридов. *Кукуруза и сорго*. 1995;3:4-5.
[Frankovskaya M.T., Papazov D.Yu., Ognyanik L.G. The influence of different types of CMS on the performance of hybrids. *Kukuruz a i Sorgo = Maize and Sorghum*. 1995;3:4-5. (in Russian)]
- Хотылева Л.В., Кильчевский А.В., Шаптуренко М.Н. Теоретические аспекты гетерозиса. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2016;20(4):482-492. DOI 10.18699/VJ16.174.
[Khotyleva L.V., Kilchevsky A.V., Shapturenko M.N. Theoretical aspects of heterosis. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2016;20(4):482-492. DOI 10.18699/VJ16.174. (in Russian)]
- Эльконин Л.А., Кожемякин В.В., Ишин А.Г. Использование новых типов ЦМС-индуцирующих цитоплазм для создания скоро-

- спелых линий сорго с мужской стерильностью. Докл. PACXH. 1997;2:7-9.
- [Elkonin L.A., Kozshemyakin V.V., Ishin A.G. Using new types of CMS-inducing cytoplasm to create precocious sorghum lines with male sterility. *Doklady Rossiyskoy Akademii Selskokhozyaystvennykh Nauk* = *Proceedings of the Russian Academy of Agricultural Sciences*. 1997;2:7-9. (in Russian)]
- Amiribehzadi A., Satyavathi C.T., Singh S.P., Bharadwaj C., Singh M.P. Estimation of heterosis in diverse cytoplasmic male sterile sources of pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) Br. R). *Ann. Agric. Res. New Series*. 2012;33(4):220-227.
- Aruna C., Shrotria P.K., Pahuja S.K., Umakanth A.V., Bhat B.V., Devender A.V., Patil J.V. Fodder yield and quality in forage sorghum: scope for improvement through diverse male sterile cytoplasm. *Crop Pasture Sci*. 2013;63(12):1114-1123. DOI 10.1071/CP12215.
- Atienza S.G., Martin A.C., Ramirez M.C., Martin A., Ballesteros J. Effect of *Hordeum chilense* cytoplasm on agronomic traits in common wheat. *Plant Breed*. 2007;126:5-8. DOI 10.1111/j.1439-0523.2007.01319.x.
- Ba Q., Zhang G., Niu N., Ma S., Wang J. Cytoplasmic effects on DNA methylation between male sterile lines and the maintainer in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Gene*. 2014;549:192-197.
- Chakrabarty S.K., Maity A., Yadav J.V. Influence of cyto-sterility source of female line on seed quality of Indian mustard (*Brassica juncea* L. Czern & Coss.) in relation to storage period. *Plant Breed*. 2015;134(3):333-337. DOI 10.1111 / pbr.12267.
- Chandra-Shekara A.C., Prasanna B.M., Singh B.B., Unnikrishnan K.V., Seetharam A. Effect of cytoplasm and cytoplasm-nuclear interaction on combining ability and heterosis for agronomic traits in pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) Br. R). *Euphytica*. 2007;153:15-26. DOI 10.1007/s10681-006-9194-4.
- Dahlberg J.A., Madera-Torres P. Restorer reaction in A1 (AT 623), A2 (A2T 632), and A3 (A3SC 103) cytoplasm to selected accessions from the Sudan sorghum collection. *Int. Sorghum Millet Newsl*. 1977;38:43-58.
- Elkonin L., Kibalnik O., Zavalishina A., Gerashchenkov G., Rozhnova N. Genetic function of cytoplasm in plants with special emphasis on sorghum. In: Dejesus C., Trask L. (Eds.). *Chloroplasts and Cytoplasm. Structure and Function*. New York: Nova Science Publ., 2018.
- Fujii S., Toriyama K. Genome barriers between nuclei and mitochondria exemplified by cytoplasmic male sterility. *Plant Cell Physiol*. 2008;49:1484-1494.
- Jan C., Seiler G., Hammond J.J. Effect of wild *Helianthus* cytoplasm on agronomic and oil characteristics of cultivated sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Plant Breed*. 2014;133(2):262-267. DOI 10.1111/pbr.12151.
- Kibalnik O., Semin D., Gorbunov V., Zhuzhukin V., Efremova I., Kukoлева S., Starchak V., Arhipov A., Kameneva O. Directions of breeding of grain sorghum in the Low Volga region of Russia. In: *Agrobiodiversity for Improving Nutrition, Health and Life Quality*. 2017;1:226-229. DOI 10.15414/agrobiodiversity.2017.2585-8246. 226-229.
- Kishan A.G., Borikar S.T. Line \times tester analysis involving diverse cytoplasm system in sorghum. *Plant Breed*. 1989;102(2):153-157. DOI 10.1111/j.1439-0523.1989.tb00329.x.
- Moran J.L., Rooney W.L. Effect of cytoplasm on the agronomic performance of grain sorghum hybrids. *Crop Sci*. 2003;43(3):777-781. DOI 10.2135/cropsci2003.0777.
- Pujari M., Govindaraj M., Gangaprasad S., Kanatti A. Effect of isonuclear-alloplasmic cytoplasmic male sterility on grain yield in pearl millet. *Indian J. Genet.* 2019;79(Suppl. 1):141-149. DOI 10.31742/IJGPB.79S.1.3.
- Ramesh S., Reddy B.V.S., Reddy S., Ramaiah B. Influence of cytoplasmic-nuclear male sterility on agronomic performance of sorghum hybrids. *Int. Sorghum Millet Newsl*. 2006;47:21-25.
- Reddy B.V.S., Ramesh S., Reddy P.S., Kumar A.A. Male-sterility inducing cytoplasmic effect on combining ability in sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench). *Indian J. Genet. Plant Breed*. 2009;69(3):199-204.
- Reddy B.V.S., Ramesh S., Reddy P.S., Ramaiah B. Combining ability and heterosis as influenced by male-sterility inducing cytoplasm in sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench]. *Euphytica*. 2007;154:153-164. DOI 10.1007/s10681-006-9281-6.
- Tao D., Xu P., Zhou J., Deng X., Li J., Deng W., Yang J., Yang G., Li Q., Hu F. Cytoplasm affects grain weight and filled-grain ratio in indica rice. *BMC Genet*. 2011;12:53. DOI 10.1186/1471-2156-12-53.
- Torres-Cardona S., Sotomayor-Rios A., Quiles Belen A., Schertz K.F. Fertility restoration to A1, A2, and A3 cytoplasm systems of converted sorghum lines. *Texas Agric. Exp. Stn*. 1990;MP-1721:1-11.
- Tuteja O.P., Banga M. Effect of cytoplasm on heterosis for agronomic traits in upland cotton (*Gossypium hirsutum*). *Indian J. Agric. Sci*. 2011;81(11):1001-1007.
- Tyagi V., Dhillon S.K. Cytoplasmic effect on combining ability for agronomic traits in sunflower under different irrigation regimes. *SABRAO J. Breed Genet*. 2016;48(3):295-308.
- Williams-Alanis H., Rodriguez-Herrera R. Combining ability on isogenic sorghum in A1 and A2 cytoplasm. *Int. Sorghum Millets Newsl*. 1994;35:75.
- Worstell J.V., Kidd H.J., Schertz K.F. Relationships among male-sterility inducing cytoplasm of sorghum. *Crop Sci*. 1984;24(1):186-189.
- Xu P., Yan W., He J., Li Y., Zhang H., Peng H., Wu X. DNA methylation affected by male sterile cytoplasm in rice (*Oryza sativa* L.). *Mol. Breed*. 2013;31:719-727.
- Yaakov B., Kashkush K. Methylation, transcription, and rearrangements of transposable elements in synthetic allopolyploids. *Int. J. Plant Genom*. 2011;2011:569826:7. DOI 10.1155/2011/569826.
- Young J.B., Virmani S.S. Effects of cytoplasm on heterosis and combining ability for agronomic traits in rice (*Oryza sativa* L.). *Euphytica*. 1990;48:177-188.
- Zavalishina A.N., Tyrnov V.S. The starting mechanism for paramutation: cytoplasm as a factor. *Maize Gen. Coop. Newsl*. 2003;77:66-67.
- Zavalishina A.N., Tyrnov V.S. Cytoplasm-induced paramutations in maize. In: 52nd Annual Maize Genetics Conference. Riva del Garda (Trento), March 18–21, 2010. Riva del Garda (Trento). 2010;165.

ORCID ID

O.P. Kibalnik orcid.org/0000-0002-1808-8974
L.A. Elkonin orcid.org/0000-0003-3806-5697

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства сельского хозяйства РФ и тематического плана ФГБНУ РосНИИСК «Россорго», ФГБНУ «НИИСХ Юго-Востока».

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 05.02.2020. После доработки 30.06.2020. Принята к публикации 30.06.2020.