

На правах рукописи

Бычкова Вера Валерьевна

**ВЛИЯНИЕ ТИПА СТЕРИЛЬНОЙ ЦИТОПЛАЗМЫ НА ПАРАМЕТРЫ
ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ И СЕЛЕКЦИОННУЮ
ЦЕННОСТЬ ГИБРИДОВ ЗЕРНОВОГО СОРГО**

Специальность: 4.1.2. Селекция, семеноводство и биотехнология растений

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Краснодар – 2022

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном научном учреждении «Российский научно-исследовательский и проектно-технологический институт сорго и кукурузы»

- Научный руководитель:** Эльконин Лев Александрович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, заведующий отделом биотехнологии Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный аграрный научный центр Юго-Востока»
- Официальные оппоненты:**
- Костылев Павел Иванович**, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории селекции и семеноводства риса Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Аграрный научный центр «Донской»
- Чижикова Светлана Сергеевна**, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории качества риса ФГБНУ «Федеральный научный центр риса».
- Ведущая организация:** Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Саратовский государственный университет генетики, биотехнологии и инженерии имени Н.И. Вавилова»

Защита состоится «27» декабря 2022 г. в 13:00 часов на заседании диссертационного совета Д 24.1.258.01 при ФГБНУ «ФНЦ риса» по адресу: 350921, г. Краснодар, пос. Белозерный, 3. Тел.: (861) 205-15-55.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГБНУ «Федеральный научный центр риса», а также на сайте – <http://vniirice.ru>, с авторефератом – на сайтах ВАК РФ: <http://vak.ed.gov.ru> и ФГБНУ «Федеральный научный центр риса» – <http://vniirice.ru>.

Автореферат разослан «___» _____ 2022 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета Д 24.1.258.01
кандидат биологических наук

Л. В. Есаулова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДИССЕРТАЦИИ

Актуальность исследований. Засуха – один из ключевых факторов, снижающих урожайность сельскохозяйственных культур. В регионах, подверженных засухе, эффективным путем решения данной проблемы является возделывание сортов и гибридов зернового сорго (*Sorghum bicolor* (L.) Moench), обладающего высоким потенциалом урожайности зерна и биомассы в условиях дефицита влаги. Зерно сорго служит источником фуражного зерна и основным продуктом питания для многих миллионов людей в более чем 30 странах мира (Hariprasanna, Sujai, 2017; Shapter et al., 2018; Stoecker, 2018). Кроме того, зерно сорго не содержит глютеинов и может служить источником белка для людей, подверженных целиакии.

Достижения современной селекции свидетельствуют, что одним из ведущих факторов, определяющих высокие урожаи зерна и биомассы у сорго, является возделывание гетерозисных гибридов F1 (Premalatha et al., 2006; Ковтунова и др., 2017; Болдырева, Бритвин 2017; Volodin et al., 2018). Промышленное получение семян гетерозисных гибридов сорго невозможно без использования линий с цитоплазматической мужской стерильностью (ЦМС). В последние годы в селекции гетерозисных гибридов сорго все шире начинают использоваться ЦМС-линии с генетически различными типами стерильных цитоплазм: А2, А3, А4, 9Е, М35-1А и др. Использование новых типов ЦМС-индуцирующих цитоплазм значительно расширяет спектр ЦМС-линий, облегчает подбор родительских пар, увеличивает генетическое разнообразие гибридов F1 и, тем самым, позволяют создавать новые гибриды с улучшенным проявлением селекционно-ценных признаков, таких как скороспелость, устойчивость к стрессовым факторам внешней среды, высокой урожайностью зерна и биомассы, высоким содержанием и перевариваемостью протеина и крахмала.

Вместе с тем, использование генетически различных типов ЦМС в селекции сорго требует детального изучения влияния стерильных цитоплазм на проявление различных признаков у растений сорго, в том числе имеющих большое биологическое и хозяйственное значение.

Как известно, основным параметром, определяющим хозяйственное использование гибридов сорго, является их питательная ценность. Питательная ценность зерна и биомассы гибридов сорго обусловлена, главным образом, содержанием белка и сахаров. Важнейшим физиологическим процессом, обуславливающим накопление этих веществ в растении, является фотосинтез. Учитывая, что в разных типах стерильных цитоплазм сорго наблюдаются значительные различия митохондриального и хлоропластного геномов (Pring et al., 1995; Reddy et al., 2005; Elkonin et al., 2018), то вполне вероятно, что эти различия могут оказывать влияние на формирование и функционирование фотосинтетического аппарата, ассимиляционную способность и, в конечном итоге, на урожайность гибридов сорго.

Цель и задачи исследования. Целью данной работы являлось изучение влияния генетически различных типов стерильных цитоплазм (А2, А3, А4, 9Е, М35-1А) на основные параметры фотосинтетической активности и питательную ценность зерна у ЦМС-линий и гибридов F1 сорго. В этой связи были поставлены следующие задачи:

1. Изучить влияние типа стерильной цитоплазмы на фотосинтетический потенциал и чистую продуктивность фотосинтеза у ЦМС-линий и гибридов F1 зернового сорго, полученных на основе изо-ядерных ЦМС линий с генетически различными типами стерильных цитоплазм;
2. Изучить влияние типа стерильной цитоплазмы на гетерозис по признакам фотосинтетического потенциала и чистой продуктивности фотосинтеза;
3. Изучить влияние типа стерильной цитоплазмы на урожайность биомассы и сухого вещества у линий и гибридов сорго на разных типах стерильных цитоплазм;
4. Изучить влияние типа стерильной цитоплазмы на проявление эффекта гетерозиса по

- урожайности сухого вещества;
5. Изучить влияние разных типов стерильных цитоплазм на содержание белка и крахмала и их перевариваемость в условиях *in vitro*;
 6. Изучить содержание общего и перевариваемого белка и крахмала у гибридов разных ЦМС-линий на цитоплазме А2 с линиями-восстановителями фертильности; изучить состав крахмала.

Научная новизна исследования. Впервые у сорго в результате анализа гибридов F1, полученных на основе генетически чистого материала – двух наборов изо-ядерных ЦМС-линий, установлено влияние типа стерильной цитоплазмы на фотосинтетический потенциал (ФП), чистую продуктивность фотосинтеза (ЧПФ), урожайность биомассы и сухого вещества (УСВ), содержание общего белка и крахмала в зерне. Выявлено, что стерильная цитоплазма типа 9Е повышает урожайность биомассы у гибридов F1, увеличивает УСВ в фазах «кущение-выметывание» и «выметывание-полная спелость», тогда как цитоплазма А3 снижает урожайность биомассы и УСВ в фазу «кущение – выметывание».

Впервые изучен эффект гетерозиса по параметрам ФП и ЧПФ у сорго. При этом установлен высокий положительный истинный гетерозис по ФП и отрицательный гетерозис по величине ЧПФ. Наименьший эффект отрицательного гетерозиса наблюдается у гибридов на цитоплазме А4.

Впервые установлено влияние цитоплазмы на перевариваемость запасных белков зерна сорго в системе *in vitro*, при этом цитоплазма 9Е улучшает перевариваемость запасных белков у гибридов с опылителем Пищевое 35, полученных на основе обоих изученных наборов ЦМС-линий с разными ядерными геномами (Желтозерного 10 (Ж10) и Пищевого 614 (П614)).

Установлено, что проявление цитоплазматических эффектов у сорго зависит от гидротермического режима выращивания растений: наиболее сильные различия между гибридами по изученным признакам наблюдаются в условиях засухи, тогда как во влажных условиях эти различия выражены менее отчетливо. Цитоплазма 9Е повышает устойчивость гибридов F1 к стрессу засухи, повышая параметры ФП и ЧПФ и УСВ, а также увеличивая показатели истинного и гипотетического гетерозиса по этим признакам, тогда как в условиях прохладных и влажных сезонов гибриды на цитоплазме А3 имеют более высокие показатели ЧПФ в фазу «кущение-выметывание» и урожайность биомассы. Полученные данные свидетельствуют о генетическом влиянии цитоплазмы на устойчивость растений к стрессу засухи.

Теоретическая и практическая значимость работы. Показана высокая эффективность использования изо-ядерных ЦМС-линий для выявления влияния цитоплазмы на селекционно-ценные признаки у сорго. Установлена зависимость проявления цитоплазматических эффектов от условий внешней среды. Показано влияние цитоплазмы 9Е на повышение устойчивости растений сорго к стрессу засухи.

Гибридные комбинации на стерильной цитоплазме типа 9Е, отличающиеся высоким урожаем биомассы, могут быть использованы для получения кормов для сельскохозяйственных животных. К их числу относится гибрид F1 9Е Желтозерное 10/Меркурий, способный давать высокие урожаи биомассы, особенно в условиях засухи и повышенных температур. Выявлены гибридные комбинации на цитоплазме А2 с высоким выходом перевариваемого белка и крахмала с гектара (А2 АГС/Топаз; А2 АГС/ Пищевое 614; А2 О-1237/ Пищевое 614).

Основные положения, выносимые на защиту:

- цитоплазма 9Е повышает урожайность сухого вещества у гибридов F1 сорго в фазу «выметывание – полная спелость» по сравнению с цитоплазмами А3, А4 и М35-1А;
- проявление цитоплазматических эффектов у сорго зависит от гидротермического режима выращивания растений, при этом генетически различные типы стерильных

цитоплазм повышают (9E), либо понижают (A3, A4, M35-1A) засухоустойчивость гибридов сорго;

- тип стерильной цитоплазмы влияет на содержание общего белка и крахмала у линий и гибридов F1 зернового сорго, при этом проявление цитоплазматических эффектов зависит от генотипа гибрида.

Апробация результатов. Основные положения диссертационной работы доложены на заседаниях учёного совета ФГБНУ РосНИИСК «Россорго» (2013, 2020 гг.), на Международной конференции секции кукурузы и сорго XXII EUCARPIA; Научно-практической конференции 2-ой специализированной агропромышленной выставки «Саратов –АГРО 2011» (2011 г.); Международных научно-практических конференциях «Вавиловские чтения» (2011, 2012 г.); II Международной школе-конференции молодых ученых «Генетика и селекция растений, основанные на современных генетических знаниях и технологиях» (2011 г.); Всероссийской научно-практической конференции молодых ученых и специалистов «Проблемы и перспективы аграрной науки в России (посвящается 135-летию со дня рождения А.И. Стебута)» (2012 г.); Международной школе молодых ученых им. Н.И.Вавилова «Генетические ресурсы растений и их использование в селекции сельскохозяйственных культур» (2013 г.); Международных научно-практических конференциях ФГБНУ РосНИИСК «Россорго» (2013, 2015-2018, 2021, 2022 гг.); Международной научно-практической конференции «Роль селекции зерновых и кормовых культур в выполнении стратегии долгосрочного развития АПК до 2020 года в условиях импортозамещения» (2016 г.); Международной научно-практической конференции «Современное состояние, проблемы и перспективы развития аграрной науки» (2016 г.); Всероссийской конференции с международным участием «50 лет ВОГиС: успехи и перспективы» (2016 г.); Международной научно-практической конференции «Эколого-генетические резервы селекции, семеноводства и размножения растений» (2017 г.).

Публикации. Опубликовано 22 печатные работы по теме диссертации, из них 3 публикации в печатных изданиях перечня ВАК РФ, 3 статьи в журналах, входящих в Международные реферативные базы данных.

Личный вклад автора. Все полевые и лабораторные исследования и учеты выполнены соискателем самостоятельно. Написание текста диссертации и статей, анализ и обобщение результатов исследований, формулировка теоретических положений и выводов сделаны по плану, согласованному с руководителем.

Структура работы. Диссертация изложена на 140 страницах, состоит из введения, глав, заключения, выводов, предложений и рекомендаций, списка сокращений, списка литературы и приложений. Содержит 31 таблицу, 24 рисунка. Список использованной литературы включает 224 источника, в том числе 180 ссылок на иностранном языке.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Представлен обзор литературных данных о цитоплазматической мужской стерильности у растений. Рассмотрены механизмы генетического контроля ЦМС и восстановления фертильности пыльцы. Представлена подробная информация о типах ЦМС-индуцирующих цитоплазм у сорго: A1, A2, A3, A4, A5, A6, 9E, M35-1A и использовании ЦМС в селекции этой культуры. Обобщены данные о влиянии стерильных цитоплазм на агрономически-ценные признаки различных сельскохозяйственных культур, в том числе сорго. Проведенный анализ литературных данных свидетельствует об актуальности и научной значимости целей и задач данного исследования. Вовлечение новых типов стерильных цитоплазм в селекционную работу открывает неограниченные возможности для расширения генетического разнообразия ЦМС-линий сорго и создания

новых гибридов F1 с набором ценных признаков, таких как высокое содержание питательных веществ, урожайность зерна и биомассы, засухоустойчивость, устойчивость к вредителям и болезням.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Для изучения влияния цитоплазмы на параметры ФП, ЧПФ, урожайности зерна и биомассы, УСВ, уровень и перевариваемость белка и крахмала зерна исследовали гибриды F1, полученные на основе двух наборов изо-ядерных ЦМС-линий зернового сорго (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) с ядерными геномами линий Желтозерное 10 и Пищевое 614 на цитоплазмах А3, А4, 9Е и М35-1А. В качестве опылителей использовали два сорта зернового сорго Меркурий и Пищевое 35. В работе исследовали также гибридные комбинации F1 ЦМС-линий сорго на цитоплазмах А2 и М35-1А (А2 АГС, М35-1А Карликовое белое, А2 О-1237, А2 Судзерн светлый, А2 КВВ 114, А2 Сориз) с восстановителями фертильности КВВ 45, Топаз, КП-70, Пищевое 614, Восковидное раннее.

Материал выращивали на опытном поле ФГБНУ РосНИИСК «Россорго» на делянках в трехкратной повторности; площадь делянки 7,7 м²; размещение делянок рендомизированное (Доспехов, 2011). Исследования проводили в 2010, 2012 и 2013 гг., которые характеризовались контрастными метеорологическими условиями: 2010 г. отличался исключительно высокими температурами на протяжении всего онтогенеза растений и резким дефицитом осадков. Среднемесячная температура в 2010 г. составляла 24,2°; 27,5° и 26,5° С (соответственно, в июне, июле и августе), тогда как в 2012 г. – 23,0°; 24,0° и 22,2° С, а в 2013 г. – 20,9°; 21,4° и 21,5° С. Сумма осадков за летний период 2010 г. составляла 38,8 мм, 2012 г. – 145,8 мм, 2013 г. – 220,5 мм, причем в 2012 г. избытком осадков отличалась вторая, а в 2013 г. – первая половина вегетации. Исследования по изучению питательной ценности линий и гибридов сорго проводили также в 2011 году, в летний период которого сумма осадков составила 87,5 мм, а среднемесячная температура – 19,5°; 26,2° и 21,7°С (соответственно, в июне, июле и августе). В 2011 г. избытком осадков отличалась первая половина вегетации. Фенологические наблюдения проводили согласно «Международному классификатору СЭВ возделываемых видов рода *Sorghum* Moench» (Якушевский, 1982).

Параметры фотосинтетической активности изучали за три межфазных периода: «всходы – кущение», «кущение – выметывание» и «выметывание – полная спелость». Этапы органогенеза определяли по методике Куперман Ф.М. (1962). Площадь листьев определяли методом высечек, основанным на взвешивании вырезанных и общей массы листьев (Никитенко, 1982). Фотосинтетический потенциал и чистую продуктивность фотосинтеза рассчитывали по методике Ничипоровича (1961).

Учет урожайности биомассы проводили согласно общепринятой методике, при этом учет осуществлялся в заключительную фазу онтогенеза – «выметывание – полная спелость» (Якушевский, 1982). Проявление истинного, конкурсного и гипотетического гетерозиса оценивали по Гужову (1999). Для определения УСВ использовали ГОСТ 31640-2012.

Содержание сырого белка анализировали методом Къельдаля по ГОСТ 10846-91, сырого крахмала – поляриметрическим методом Эверса (ГОСТ 10845-98). Определение содержания перевариваемого белка проводили путем обработки муки сорго пепсином в условиях *in vitro* (Oria et al., 1995). Для изучения доли перевариваемого крахмала использовали методику, основанную на гидролизе крахмала муки в условиях *in vitro* амилолитическими ферментами – амилазой и амилоглюкозидазой, расщепляющими амилозу и амилопектин (McCleary, Monagan, 2002; Gibson et al., 1996). Для определения амилозы в муке пользовались методикой обработки крахмала диметилсульфоксидом (DMSO) с помощью специфического связывания амилопектина путем добавления

конканавалина А и последующим гидролизом амилозы до D-глюкозы (Yun, Matheson, 1990), при этом использовали наборы реактивов фирмы Megazyme (Ирландия).

Статистическая обработка экспериментальных данных выполнена с помощью программ «AGROS 2.09» (Мартынов и др., 1999) методом одно-, и двухфакторного дисперсионного анализа с использованием Теста множественных сравнений Дункана (Доспехов, 2011).

Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Параметры фотосинтетического потенциала. Выявлены значимые различия данного признака у гибридных комбинаций, полученных на основе ЦМС-линий с ядерным геномом Ж10. При этом эффекты стерильных цитоплазм проявлялись по-разному в разные сезоны (табл. 1). Цитоплазма 9Е повышала показатели фотосинтетического потенциала у гибридов F1 в условиях экстремально засушливого и жаркого сезона 2010 г. (в обеих изученных комбинациях: 9Е Ж10/Пищевое 35 и 9Е Ж10/Меркурий), тогда как в условиях прохладного и влажного сезона 2013 г. подобный эффект оказывала стерильная цитоплазма А4 (в обеих изученных комбинациях), а гибриды на цитоплазме 9Е, наоборот, проявляли наименьшие показатели этого признака (в обеих изученных комбинациях). В среднем, за 3 сезона, значимые различия между гибридами на цитоплазмах 9Е и А4 отсутствовали, тогда как гибриды на цитоплазме А3 с обоими опылителями имели значимо более низкие показатели ФП в фазу «кущение-выметывание».

В гибридных комбинациях на основе ЦМС-линий с геномом П614 цитоплазма 9Е повышала величину ФП в условиях засухи 2010 г., по сравнению с цитоплазмой М35-1А, тогда как в прохладный и влажный сезон 2013 г. более высокие показатели ФП имели гибриды с цитоплазмой М35-1А. В среднем за 3 года значимые различия наблюдались при использовании опылителя Меркурий в фазу «выметывание-полная спелость».

Параметры чистой продуктивности фотосинтеза. В среднем за 3 сезона в гибридных комбинациях, полученных на основе ЦМС-линий с ядерным геномом Ж10 и опылителем Меркурий цитоплазма 9Е и родственная ей цитоплазма А4 повышали показатели ЧПФ в фазах «всходы – кущение» (9Е) и «кущение – выметывание» (А4), по сравнению с цитоплазмой А3, тогда как в фазу «выметывание – полная спелость» гибриды на цитоплазме А4 имели наименьшие показатели ЧПФ, а значимо более высокие – на цитоплазмах 9Е и А3. При использовании опылителя Пищевое 35 различия наблюдались только в фазу «кущение – выметывание», при этом цитоплазма 9Е также повышала ЧПФ.

В гибридных комбинациях, полученных на основе ЦМС-линий с ядерным геномом П614, при использовании опылителя Пищевое 35 различия отсутствовали, тогда как при использовании опылителя Меркурий цитоплазма 9Е значимо повышала ЧПФ в фазу «кущение – выметывание», по сравнению с цитоплазмой М35-1А.

Тщательный анализ показал, что в жарком и сухом 2010 г. цитоплазма А3 снижала показатели ЧПФ у гибрида, полученного с использованием опылителя Меркурий в фазах «всходы-кущение» и «кущение-выметывание», а более высокие показатели имели гибриды на цитоплазмах 9Е и А4. В более прохладном и влажном сезоне 2012 г. в эти фазы развития более высокая ЧПФ наблюдалась у гибридов с цитоплазмами А3 и А4. В то же время, в фазу «выметывание – полная спелость», в засушливых условиях 2010 г. и августа 2013 г., более высокие показатели ЧПФ имела цитоплазма А3. В гибридных комбинациях на основе ЦМС-линий с ядерным геномом П614 цитоплазма 9Е повышала показатели ЧПФ, по сравнению с цитоплазмой М35-1А, в каждый сезон исследования, за исключением 2010 г., когда в фазу «выметывание – полная спелость» более высокие показатели ЧПФ имели гибриды с цитоплазмой М35-1А.

Таблица 1 - Фотосинтетический потенциал гибридов F1 сорго с изо-ядерными ЦМС-линиями с разными типами стерильных цитоплазм в разные межфазные периоды, тыс.м²сут /га, 2010, 2012, 2013 гг.

ЦМС-линия	Опылитель ¹								В среднем, по комбинациям ²		
	Меркурий				Пищевое 35						
	2010	2012	2013	В среднем за 3 года	2010	2012	2013	В среднем за 3 года	2010	2012	2013
кущение-выметывание											
А3 Ж10	0,73 с	0,16 а	0,36 b	0,41 а	1,34 d	0,34 а	0,60 с	0,76 а	1,03 а	0,25 а	0,48 b
А4 Ж10	0,91 d	0,28 ab	0,31 b	0,50 b	1,60 е	0,38 а	0,56 bc	0,84 b	1,25 b	0,33 b	0,43 b
9Е Ж10	1,06 е	0,22 ab	0,32 b	0,53 b	2,01 f	0,30 а	0,36 а	0,89 b	1,53 с	0,26 а	0,34 а
В среднем, по годам (фактор В)	0,90 с	0,22 а	0,33 b		1,64 с	0,34 а	0,50 b				
F _A (тип ЦМС)				6,63*				18,99*	83,707*	51,024*	17,06*
F _B (год)				235,63*				2251,73*	-	-	-
F _{AB}				5,85*				89,03*	-	-	-
М35-1А П614	0,09	0,09	0,11	0,09	0,19 bc	0,09 а	0,21 с	0,16	0,14 а	0,09	0,16 b
9Е П614	0,06	0,09	0,11	0,09	0,37 d	0,10 а	0,11 а	0,19	0,22 b	0,10	0,11 а
В среднем, по годам (фактор В)					0,28 с	0,09 а	0,16 b				
F _A (тип ЦМС)				0,09				4,673	75,96*	0,96	12,52*
F _B (год)				2,43				47,745*	-	-	-
F _{AB}				0,96				28,049*	-	-	-
выметывание-полная спелость											
А3 Ж10	1,33 bc	1,00 а	1,08 ab	1,14	1,16 ab	1,01 ab	1,38 bc	1,19	1,25 а	1,01 b	1,23 b
А4 Ж10	1,43 с	1,14 abc	1,23 abc	1,27	1,13 ab	1,32 bc	1,56 с	1,34	1,28 а	1,23 с	1,39 с
9Е Ж10	2,03 d	1,01 а	0,98 а	1,34	1,90 d	0,89 а	1,12 ab	1,31	1,96 b	0,95 а	1,05 а
В среднем, по годам (фактор В)	1,60 b	1,05 а	1,10 а		1,40 b	1,08 а	1,35 b				
F _A (тип ЦМС)				3,92				1,66	11,85*	168,96*	78,51*
F _B (год)				34,67*				8,05*	-	-	-
F _{AB}				8,39*				11,61*	-	-	-
М35-1А П614	0,31 а	0,36 ab	0,41 cd	0,36 а	0,19 а	0,55 cd	0,67 е	0,47	0,26 а	0,45 b	0,55 b
9Е П614	0,37 abc	0,40 bcd	0,45 d	0,40 b	0,42 b	0,44 b	0,57 d	0,48	0,39 b	0,42 а	0,51 а
В среднем, по годам (фактор В)	0,34 а	0,38 а	0,43 b		0,31a	0,50 b	0,62 с				
F _A (тип ЦМС)				12,81*				0,06	85,21*	15,99*	6,56*
F _B (год)				19,68*				194,25*	-	-	-
F _{AB}				0,13				66,06*	-	-	-

Таблица 2 - Чистая продуктивность фотосинтеза гибридов F1 сорго с изо-ядерными ЦМС-линиями с разными типами стерильных цитоплазм в разные межфазные периоды, г/м² в сут., 2010, 2012, 2013 гг.

ЦМС-линия	Опылитель ¹								В среднем, по комбинациям ²		
	Меркурий				Пищевое 35						
	2010	2012	2013	В среднем за 3 года	2010	2012	2013	В среднем за 3 года	2010	2012	2013
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
всходы-кущение											
А3 Ж10	6,03 b	3,43 a	3,09 a	4,18 a	3,69	3,19	3,39	3,43	4,86 a	3,31 b	3,24 c
А4 Ж10	9,44 c	3,76 ab	2,97 a	5,39 a	3,37	3,63	2,57	3,19	6,41 a	3,70 c	2,78 a
9Е Ж10	20,41 d	2,81 a	3,14 a	8,78 b	3,09	3,26	3,28	3,21	11,75 b	3,03 a	3,21 b
В среднем, по годам (фактор В)	11,96 b	3,33 a	3,07 a		3,38	3,36	3,09				
F _A (тип ЦМС)				32,35*				0,922	25,47*	420,49*	932,85*
F _B (год)				145,42*				1,480	-	-	-
F _{AB}				37,53*				2,677	-	-	-
кущение-выметывание											
А3 Ж10	4,68 a	13,87 fg	8,59 bcd	9,05 a	3,41 a	10,09 def	7,99 bcd	7,16 a	4,05	11,98 c	8,29 a
А4 Ж10	7,86 b	14,08 g	9,88 d	10,60 b	4,00 a	8,65 cd	9,63 def	7,42 a	5,93	11,36 b	9,75 b
9Е Ж10	7,61 b	9,30 cd	11,36 e	9,42 a	4,70 a	11,22 f	10,98 ef	8,96 b	6,15	10,26 a	11,17 c
В среднем, по годам (фактор В)	6,72 a	12,41 c	9,94 b		4,04 a	9,98 b	9,53 b				
F _A (тип ЦМС)				11,21*				7,423*	3,17	6323,50*	20760,44*
F _B (год)				138,55*				86,017*	-	-	-
F _{AB}				29,35*				1,927	-	-	-
М35-1А П614	14,51 ab	11,09 ab	10,58 a	12,06 a	4,28 a	14,95 de	11,81 c	10,35	9,40 a	13,01 a	11,19 a
9Е П614	30,85 c	16,53 b	11,15 ab	19,51 b	7,20 a	16,08 e	11,35 bc	11,55	19,02 b	16,31 b	11,25 b
В среднем, по годам (фактор В)	22,68 b	13,81 a	10,86 a		5,74 a	15,51 c	11,58 b				
F _A (тип ЦМС)				39,93*				3,264	104,72*	22917,98*	12,42*
F _B (год)				36,32*				73,43*	-	-	-
F _{AB}				15,62*				2,16	-	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
выметывание-полная спелость											
А3 Ж10	2,95 bc	5,77 de	6,43 e	5,05 b	1,43 a	5,61 e	4,68 b-e	3,91	2,19	5,69 b	5,56 c
А4 Ж10	0,84 a	4,12 cd	5,60 de	3,52 a	2,03 a	3,43 a-e	2,97 a-d	2,81	1,43	3,78 a	4,28 a
9Е Ж10	0,91 a	8,47 f	5,24 de	4,87 b	1,32 a	4,85 de	4,80 cde	3,65	1,12	6,66 c	5,02 b
В среднем, по годам (фактор В)	1,57 a	6,12 b	5,76 b		1,59 a	4,63 b	4,15 b				
F _A (тип ЦМС)				5,58*				2,24	0,40	279980,41*	2655,21*
F _B (год)				50,86*				18,195*	-	-	-
F _{AB}				5,98*				1,61	-	-	-
М35-1А П614	4,78 b	6,76 bc	5,38 b	5,64	10,24	5,38	6,17	7,26	7,51 b	6,07 a	5,78 a
9Е П614	2,47 a	5,61 b	7,89 c	5,32	5,53	7,01	6,30	6,28	4,00 a	6,31 b	7,09 b
В среднем, по годам (фактор В)	3,62 a	6,19 b	6,63 b		7,88	6,19	6,23				
F _A (тип ЦМС)				0,53				0,87	9,83*	877,68*	25349,49*
F _B (год)				18,57*				1,11	-	-	-
F _{AB}				11,12*				3,29	-	-	-

Примечание: * $p < 0.05$; ¹данные по каждой гибридной комбинации, обозначенные разными буквами, значимо различаются при $p < 0.05$ в соответствии с Тестом множественных сравнений Дункана; ²данные за каждый год в каждой гибридной комбинации, обозначенные разными буквами, значимо различаются при $p < 0.05$ в соответствии с Тестом множественных сравнений Дункана.

Урожайность биомассы. Урожайность биомассы также различалась у гибридов с разными типами стерильных цитоплазм (табл. 3). Обнаружено, что гибриды, полученные на основе ЦМС-линии 9Е с геномом Ж10 и обоих использованных опылителей – Меркурий и Пищевое 35, в условиях сухого и жаркого 2010 г. имели наиболее высокие показатели урожайности биомассы (67,20 и 51,80 т/га соответственно), что на 39 и 68% выше, чем на цитоплазмах А3 и А4 с опылителем Меркурий и на 58 и 79% на цитоплазмах А3 и А4 с опылителем Пищевое 35, соответственно. Этот факт свидетельствует, что цитоплазма 9Е, по-видимому, более отзывчива на высокую температуру окружающей среды, по сравнению с другими стерильными цитоплазмами сорго. Примечательно, в гибридной комбинации А3 Ж10/Меркурий в 2010 году наблюдалась наименьшая урожайность биомассы (26,5 т/га). В среднем за 3 года в гибридных комбинациях Ж10/Меркурий наиболее высокая урожайность биомассы наблюдалась на цитоплазме 9Е и составила 51,26 т/га.

Урожайность сухого вещества. Анализ показателей УСВ показал, что в среднем за 3 года значимые различия наблюдались за период «кущение – выметывание», при этом цитоплазма А3 значительно снижала показатели УСВ у гибридов с обоими опылителями (табл. 4). За период «выметывание – полная спелость» значимые различия за 3 года исследований наблюдались в гибридных комбинациях Ж10/Меркурий, при этом цитоплазма 9Е значительно увеличивала показатели УСВ (до 11,41 т/га). Значимые различия в эту фазу у гибридов, полученных на основе опылителя Пищевое 35 не выявлены, однако, в среднем, по обеим гибридным комбинациям цитоплазма 9Е также значительно усиливала УСВ.

Обращает на себя внимание, что наиболее сильные различия между гибридами, полученными на основе опылителя Меркурий на разных типах стерильных цитоплазм, наблюдались за все межфазные периоды в засушливый 2010 г., при этом цитоплазма 9Е увеличивала, а цитоплазма А3 понижала величину УСВ, тогда как в другие годы эти различия были выражены менее отчетливо. Аналогичная картина наблюдалась и у гибридов с Пищевым 35. Значимость взаимодействия цитоплазма × год была подтверждена дисперсионным анализом.

У гибридов на основе ЦМС-линий с геномом П614 на цитоплазмах 9Е и М35-1А и опылителями Меркурий и Пищевое 35 в среднем за 3 года исследований выраженные различия по показателям УСВ наблюдались за период «кущение – выметывание», при этом цитоплазма 9Е увеличивала данный показатель (2,13 т/га) по сравнению с цитоплазмой М35-1А (1,47 т/га). За период вегетации «выметывание – полная спелость» значимые эффекты типа цитоплазмы наблюдались у гибридов, полученных на основе опылителя Пищевое 35, при этом цитоплазма 9Е также увеличивала показатель УСВ (5,62 т/га в сравнении с 4,33 т/га на цитоплазме М35-1А). Значимый эффект взаимодействия цитоплазма × год был отмечен у гибридов с опылителем Меркурий за оба межфазных периода.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о значительном влиянии типа цитоплазмы на ассимиляционную способность гибридов сорго. Поскольку гибриды, использованные в данном исследовании, были получены на основе изо-ядерных ЦМС-линий, отличающихся друг от друга только типом цитоплазмы, то сравнение таких гибридов между собой позволяет выявить в чистом виде наличие или отсутствие влияния цитоплазмы на данный признак. Различия по параметрам фотосинтетической активности, наблюдавшиеся у гибридов на основе ЦМС-линий с геномом Ж10 и опылителя Меркурий на разных типах цитоплазм, отразились на урожайности биомассы и сухого вещества: гибриды с цитоплазмой А3, снижавшей ФП и ЧПФ в фазе «кущение - выметывание», имели наименьшие показатели УСВ в этой фазе онтогенеза, тогда как гибриды с цитоплазмой 9Е, повышавшей ФП в этой фазе онтогенеза (по сравнению с А3), отличались наибольшей урожайностью сухого вещества и урожайностью биомассы.

Таблица 3 - Урожайность биомассы гибридов F1 сорго с изо-ядерными ЦМС-линиями с разными типами стерильных цитоплазм, т/га, 2010, 2012, 2013 гг.

ЦМС-линия	Опылитель								В среднем, по комбинациям		
	Меркурий				Пищевое 35				2010	2012	2013
	2010	2012	2013	В среднем за 3 года	2010	2012	2013	В среднем за 3 года			
A3 Ж10	26,50 a	53,28 de	31,00 ab	36,93 a	30,00 bc	56,86 f	29,98 bc	38,95	28,25 a	55,07 b	30,49 a
A4 Ж10	45,70 c	31,51 ab	35,99 b	37,73 a	41,00 d	38,37 cd	28,00 b	35,79	43,35 b	34,94 a	31,99 b
9E Ж10	67,20 f	53,58 e	33,01 ab	51,26 b	51,80 ef	18,42 a	36,02 bcd	35,41	59,50 c	36,00 a	34,51 c
В среднем по годам (фактор В)	46,47 b	46,12 b	33,33 a		40,93 b	37,88 b	31,35 a				
F _{факт}				40,81*				19,89*	21,06*	26,46*	165113,69*
F _A (тип ЦМС)				42,40*				1,453	46,22*	29,24*	127616,34*
F _B (год)				36,62*				10,14*	-	-	-
F _{AB}				42,10*				33,99*	-	-	-
M35-1A П614	28,00 b	19,87 ab	11,99a	19,95	21,00 a	22,83 a	25,00 ab	22,94	24,50	21,35	18,50 a
9E П614	19,00 ab	26,32 b	24,00 b	23,11	30,90 b	21,93 a	19,00 a	23,94	24,95	24,12	21,50 b
В среднем по годам (фактор В)	23,50	23,10	18,00		25,95	22,38	22,00				
F _{факт}				6,00*				4,59*	7,02*	1,022	44954,3*
F _A (тип ЦМС)				2,617				0,40	0,05	1,079	11471,47*
F _B (год)				3,30				2,53	-	-	-
F _{AB}				10,40*				8,760*	-	-	-

Примечание: * $p < 0.05$; данные по каждой гибридной комбинации, обозначенные разными буквами, значимо различаются при $p < 0.05$ в соответствии с Тестом множественных сравнений Дункана.

Таблица 4 – Урожайность сухого вещества у гибридов F1 зернового сорго на цитоплазмах А3, А4, 9Е и М35-1А, 2010, 2012, 2013 гг., т/га

ЦМС-линия	Опылитель ¹								В среднем, по комбинациям ²			В среднем по комбинациям за 3 года
	Меркурий				Пищевое 35							
	2010	2012	2013	В среднем за 3 года	2010	2012	2013	В среднем за 3 года	2010	2012	2013	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
всходы – кущение												
А3 Ж10	0,80 b	0,43 a	0,25 a	0,49 a	0,69 cd	0,41 b	0,26 ab	0,46	0,75	0,42	0,25	0,47
А4 Ж10	2,62 d	0,36 a	0,31 a	1,09 b	1,01 e	0,36 b	0,16 a	0,51	1,81	0,36	0,23	0,80
9Е Ж10	2,41 c	0,36 a	0,31 a	1,03 b	0,76 d	0,29 ab	0,28 ab	0,45	1,59	0,32	0,30	0,74
В среднем, за год	1,94 b	0,38 a	0,29 a		0,82 c	0,35 b	0,23 a		1,38 b	0,37 a	0,26 a	
F _A (тип ЦМС)				85,939*				1,376				0,748
F _B (год)				685,287*				131,675*				9,426*
F _{AB}				88,360*				7,508*				0,943
М35-1А П614	0,44	0,22	0,19	0,29	0,52	0,30	0,17	0,33	0,48	0,26	0,18	0,31
9Е П614	0,28	0,21	0,20	0,23	0,62	0,26	0,25	0,38	0,45	0,23	0,22	0,30
В среднем, за год	0,36	0,22	0,20		0,57	0,28	0,22		0,46 b	0,25 a	0,20 a	
F _A (тип ЦМС)				1,557				0,232				0,004
F _B (год)				5,565				5,115				10,140*
F _{AB}				1,304				0,179				0,226
кущение – выметывание												
А3 Ж10	4,28 bc	2,31 a	3,62 abc	3,40 a	6,79 f	3,93 b	4,99 d	5,24 a	5,53 a	3,12 a	4,30 a	4,32 a
А4 Ж10	9,63 d	4,49 c	4,58 c	6,24 b	9,53 g	3,66 a	5,68 e	6,29 c	9,58 bc	4,07 a	5,13 a	6,26 b
9Е Ж10	13,46 e	2,53 a	4,82 c	6,94 b	10,17 h	3,62 a	4,49 c	6,09 b	11,82 c	3,08 a	4,65 a	6,52 b
В среднем, за год	9,12 c	3,11 a	4,34 b		8,83 c	3,73 a	5,05 b		8,98 b	3,42 a	4,70 a	
F _A (тип ЦМС)				41,358*				441,445*				5,834*
F _B (год)				118,907*				9845,781*				34,193*
F _{AB}				24,746*				625,286*				4,238*
М35-1А П614	1,73 d	1,01 a	1,38 b	1,38 a	1,22 a	2,03 cd	1,46 a	1,57 a	1,48	1,52	1,42	1,47 a
9Е П614	2,38 e	1,61 cd	1,38 b	1,79 b	3,14 e	1,89 bc	2,39 d	2,48 b	2,76	1,75	1,88	2,13 b
В среднем, по годам	2,06 b	1,31 a	1,38 a		2,18	1,96	1,93		2,12	1,63	1,65	
F _A (тип ЦМС)				109,309*				106,901*				7,175*
F _B (год)				142,809*				3,231				1,645
F _{AB}				28,121*				45,559*				1,684

(Продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>выметывание-полная спелость</i>												
А3 Ж10	7,35 a	8,07 ab	10,31 de	8,58 a	8,49	9,23	11,40	9,70	7,92 a	8,65 a	10,85 d	9,14 a
А4 Ж10	8,74 bc	8,51 abc	10,40 e	9,22 a	7,40	8,46	10,14	8,67	8,07 a	8,49 a	10,27 bcd	8,94 a
9Е Ж10	13,84 f	10,76 e	9,62 cde	11,41 b	12,95	7,85	9,90	10,23	13,40 e	8,81 abc	10,30 cd	10,83 b
В среднем, за год	9,97 b	9,11 a	10,11 b		9,62	8,51	10,48		9,80 b	8,65 a	10,47 b	
F _A (тип ЦМС)				56,128*				1,686	14,931*			
F _B (год)				7,454*				2,596	11,764*			
F _{AB}				31,068*				3,507	15,256*			
М35-1А П614	3,24 a	3,61 a	4,70 c	3,85	3,27	4,69	5,02	4,33 a	3,26	4,15	4,86	4,09
9Е П614	3,2 a	4,38 bc	3,49 a	3,71	5,43	5,09	6,35	5,62 b	4,32	4,74	4,92	4,66
В среднем, за год	3,25 a	4,00 b	4,10 b		4,35	4,89	5,68		3,78	4,44	4,89	
F _A (тип ЦМС)				0,762				10,720*				
F _B (год)				12,175*				3,842				
F _{AB}				14,138*				1,661				

Примечание: * $p < 0,05$; ¹ данные по каждой гибридной комбинации, обозначенные разными буквами, значимо различаются при $p < 0,05$ в соответствии с Тестом множественных сравнений Дункана; ² данные за каждый год в каждой гибридной комбинации, обозначенные разными буквами, значимо различаются при $p < 0,05$ в соответствии с Тестом множественных сравнений Дункана

У гибридов на основе ЦМС-линий с геномом П614 повышение показателей ФП в фазу «кущение – выметывание» и ЧПФ в фазу «кущение – выметывание» на цитоплазме 9E приводило к более высоким показателям УСВ, по сравнению с гибридами на цитоплазме М35-1А.

Генотип опылителя также оказывал существенное влияние на проявление цитоплазматических эффектов: при использовании в качестве опылителя сорта Меркурий различия между цитоплазмами наблюдались чаще, чем Пищевого 35.

Примечательно, наиболее сильное влияние типа цитоплазмы было зарегистрировано в условиях сильно засушливого и жаркого 2010 года, при этом гибриды с ЦМС-линиями на цитоплазме 9E характеризовались как более высокими показателями ФП, так и урожайности биомассы и сухого вещества, по сравнению с гибридами на других типах цитоплазм. По-видимому, цитоплазма 9E способствует более высокой засухоустойчивости растений, в отличие от цитоплазм А3, А4 и М35-1А. Эти данные согласуются с другими наблюдениями, в которых проявление влияния цитоплазмы на комбинационную способность ЦМС-линий сорго зависело от гидротермических условий роста растений (Кибальник, Эльконин, 2020). Аналогичная зависимость проявления цитоплазматических эффектов от условий выращивания растений была обнаружена у *Pennisetum americanum*, где цитоплазмы А4 и А5 проявляли большую устойчивость к засухе по сравнению с цитоплазмами А1, А2 и А3 (Chandra-Shekara et al., 2007).

Следует отметить, что распределение эффектов цитоплазм на урожайность биомассы в 2010 г. (9E>А4>А3) при низкой ЧПФ в условиях засухи, по-видимому, было обусловлено влиянием цитоплазм на величину ФП в фазу «кущение - выметывание» (9E>А4>А3). В то же время, в условиях более влажных сезонов распределение эффектов цитоплазм на урожайность биомассы (А3>А4 и 9E в 2012 г. и 9E>А4>А3 в 2013 г.), совпадало и, по-видимому, было обусловлено влиянием цитоплазм на показатели ЧПФ в фазу «кущение – выметывание» в эти сезоны (А3>А4>9E и 9E>А4>А3, соответственно).

Влияние стерильной цитоплазмы на содержание и перевариваемость белка и крахмала у линий и гибридов зернового сорго. Анализ содержания общего белка в зерне гибридов F1, полученных на основе изо-ядерных ЦМС-линий выявил наличие значимых различий между гибридными комбинациями на разных типах цитоплазм (рис. 1). У гибридов F1, полученных с использованием обоих опылителей (Меркурий и Пищевое 35), содержание белка в среднем за два года было значимо снижено на цитоплазме 9E. При этом особенно сильное снижение (более 4%) наблюдались в 2013 г. Цитоплазма А4 в среднем за два года в данной гибридной комбинации давала незначительное, но статистически значимое превышение над цитоплазмой А3.

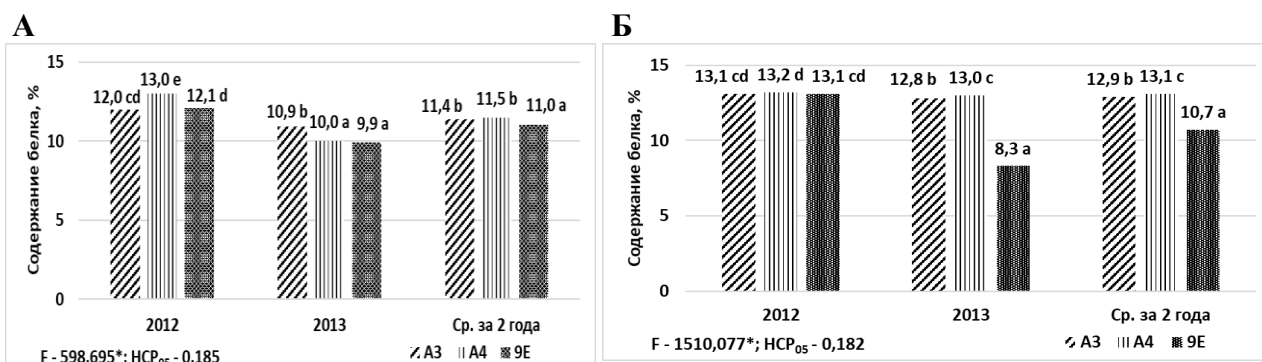


Рисунок 1 – Общее содержание белка, % в зерне гибридов F1 на основе ЦМС-линий с геномом Желтозерное 10 на разных типах стерильных цитоплазм (А3, А4, 9E) и опылителями Меркурий (А) и Пищевое 35 (Б).

Примечание: * $p < 0.05$; данные по каждой гибридной комбинации, обозначенные разными буквами, значимо различаются при $p < 0.05$ в соответствии с Тестом множественных сравнений Дункана.

Различия в содержании общего белка также наблюдались между материнскими ЦМС-линиями, однако они носили несколько иной характер (рис. 2). У ЦМС-линий с геномами как Желтозерного 10, так и Пищевого 614, отмечалось стимулирующее действие цитоплазмы 9Е, по сравнению с другими типами стерильных цитоплазм. Противоположный характер действия цитоплазмы 9Е на содержание белка у ЦМС-линий и гибридов свидетельствует о значительном влиянии ядерного генома на проявление цитоплазматических эффектов.

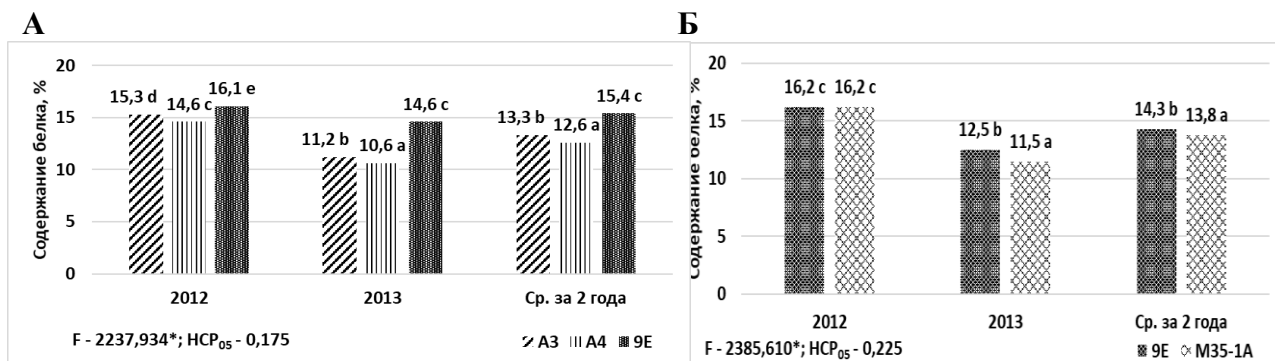


Рисунок 2 – Общее содержание белка в зерне у ЦМС-линий с геномом Желтозерное 10 (А) на стерильных цитоплазмах А3, А4, 9Е, и Пищевое 614 (Б) на стерильных цитоплазмах 9Е и М35-1А.

Установлено также значимое влияние типа стерильной цитоплазмы на перевариваемость запасных белков у сорго. В гибридных комбинациях, полученных на основе обоих наборов ЦМС-линий с опылителем Пищевое 35, цитоплазма 9Е увеличивала долю перевариваемого белка, тогда как цитоплазмы А4 и М35-1А его снижали (рис. 3).

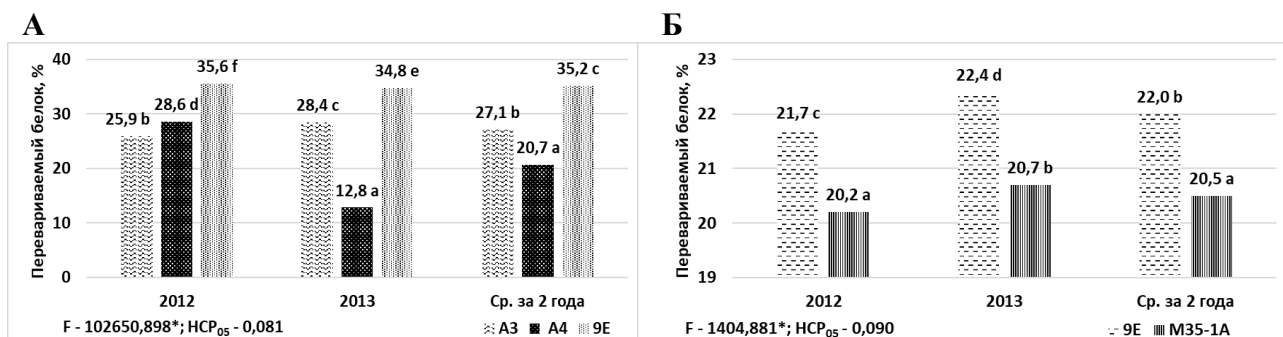


Рисунок 3 – Содержание перевариваемого белка, %, в зерне гибридов F1 на основе ЦМС-линий с геномами Желтозерного 10 (А) и Пищевого 614 (Б), полученных при использовании опылителя Пищевое 35.

Содержание крахмала в зерне гибридов F1 на основе изо-ядерных ЦМС-линий. У гибридов на основе ЦМС-линий с ядерным геномом Желтозерное 10 на стерильных цитоплазмах А3, А4 и 9Е и опылителем Меркурий, значимые различия по содержанию крахмала наблюдались в каждый сезон исследования (рис. 4А). В среднем за два года цитоплазма А3 увеличивала содержание крахмала, в то время как цитоплазма 9Е его снижала.

У гибридных комбинаций с опылителем Пищевое 35 наблюдалась противоположная картина: в среднем за 2 года цитоплазма 9Е значительно повышала содержание крахмала, тогда как цитоплазма А4 оказывала негативный эффект (рис. 4Б), при этом значимые различия между разными типами цитоплазм наблюдались в каждый сезон исследования. У гибридов на основе ЦМС-линий с геномом Пищевое 614 и

опылителем Пищевое 35 цитоплазма 9E также повышала содержание крахмала в каждый сезон исследования, по сравнению с цитоплазмой М35-1А.

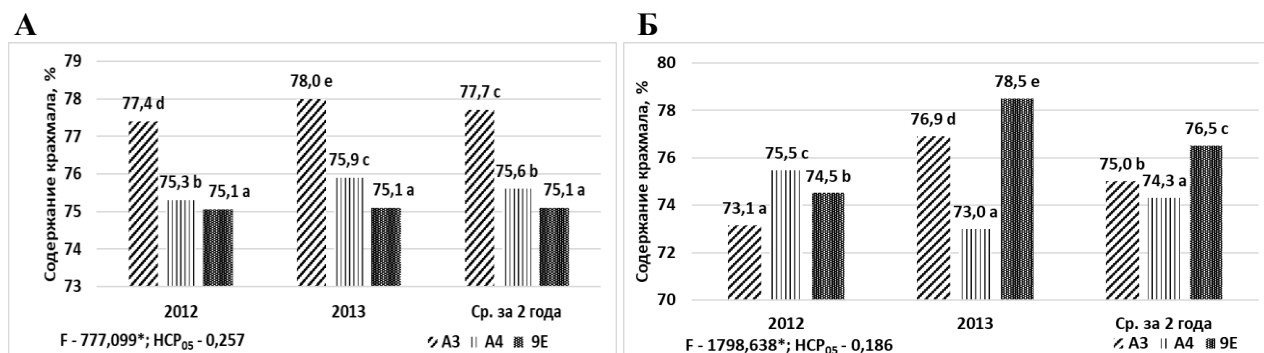


Рисунок 4 – Общее содержание крахмала, % в зерне гибридов F1 на основе ЦМС-линий с геномом Желтозерное 10 на разных типах стерильных цитоплазм (А3, А4, 9Е) и опылителями Меркурий (А) и Пищевое 35 (Б).

Анализ общего и перевариваемого белка и крахмала у гибридов ЦМС-линий на цитоплазмах А2 и М35-1А и восстановителей фертильности. В настоящее время цитоплазмы типов А2 и М35-1А могут служить альтернативой цитоплазмы А1, созданной для получения коммерческих гибридов в промышленных масштабах. С целью изучения качества зерна у новых гетерозисных гибридов, было исследовано содержание общего и перевариваемого белка и крахмала у ряда таких комбинаций. В условиях острозасушливого 2010 г. наибольшее содержание белка (16,9 %) выявлено в гибридной комбинации А2 АГС/Топаз. Наибольший выход общего белка, с учетом урожайности с гектара наблюдался в гибридной комбинации А2 АГС/Топаз и составил 445,6 кг/га. С учетом уровня перевариваемости выход перевариваемого белка с гектара варьировал от 67,9 кг в гибридной комбинации А2 Судзерн светлый/АГС до 173,8 кг в комбинации А2 АГС/Топаз.

Исследовали также содержание общего и перевариваемого (биологически доступного) крахмала в зерне восьми гибридов F1. Высокое содержание общего крахмала было выявлено у гибридов с ЦМС-линией А2 Карликовое белое: А2 Карликовое белое/Пищевое 614 (67,8%) и А2 Карликовое белое/КП-70 (67,7%). Среди изученных гибридов F1 наиболее высокое содержание перевариваемого крахмала наблюдалось в комбинации А2 Карликовое белое/КП-70 (64,4 г/100 г муки), при этом доля перевариваемого крахмала в данной гибридной комбинации была наибольшей (95,2%), что свидетельствует о высокой питательной ценности этого гибрида. С учетом урожайности зерна с гектара, уровня крахмала в зерне и его перевариваемости, наибольший выход перевариваемого крахмала был отмечен в гибридной комбинации А2 АГС/Топаз (1040,5 кг/га).

Содержание амилозы. У исследованных гибридных комбинаций уровень амилозы в зерне варьировал от 27% до 32%. У линии 05-3771-1W (University of Nebraska), несущей мутацию *waxy*, подавляющую функционирование крахмал-синтазы, уровень амилозы, составлял 9,5%. Примечательно, в условиях засушливого и жаркого сезона (2010 год) уровень амилозы повышался до 47% у гибридов М35-1А Карликовое белое / КВВ 45 (у мутанта *waxy* до 15%). В доступной нам литературе мы не обнаружили данных о повышении содержания амилозы у возделываемых культур при выращивании в аридных условиях.

Выводы

1. Впервые с использованием генетически чистого материала – изо-ядерных ЦМС-линий с разными типами стерильных цитоплазм – установлено, что тип стерильной

цитоплазмы влияет на величину фотосинтетического потенциала и чистую продуктивность фотосинтеза у линий и гибридов зернового сорго. Цитоплазма А3, в отличие от цитоплазм 9Е и А4, снижает фотосинтетический потенциал в фазе «кущение – выметывание». Цитоплазма 9Е и родственная ей цитоплазма А4 повышает показатели ЧПФ в фазе «кущение – выметывание» в гибридных комбинациях F1 Желтозерное 10/Меркурий (А4), Желтозерное 10/Пищевое 35 (9Е) и Пищевое 614/Меркурий (9Е) по сравнению с цитоплазмами А3 и М35-1А. Полученные данные свидетельствуют о влиянии цитоплазмы на ассимиляционную способность гибридов сорго.

2. Цитоплазма А4 увеличивает показатели истинного и гипотетического гетерозиса по ФП в фазы «кущение - выметывание» и «выметывание - полная спелость» (в годы с повышенным уровнем осадков), тогда как в засушливом году цитоплазма 9Е повышает показатели истинного и гипотетического гетерозиса по данному признаку.

3. Цитоплазма 9Е, по сравнению с цитоплазмами А3 и А4, повышает урожайность биомассы в гибридной комбинации F1 Желтозерное 10/Меркурий, при этом особенно сильные различия проявляются в условиях засухи.

4. Тип стерильной цитоплазмы влияет на урожайность сухого вещества (УСВ) у гибридов сорго и проявление истинного гетерозиса по данному признаку. Цитоплазма 9Е увеличивает УСВ в фазах «кущение – выметывание» и «выметывание – полная спелость», при этом наиболее значительные различия наблюдаются в условиях засухи. В условиях засухи цитоплазма 9Е увеличивает показатели истинного гетерозиса по признаку УСВ на всех фазах развития.

5. Проявление цитоплазматических эффектов у сорго зависит от гидротермического режима выращивания растений, при этом цитоплазма 9Е повышает устойчивость гибридов F1 к стрессу засухи, тогда как в условиях прохладных и влажных сезонов гибриды на цитоплазме А3 имеют более высокие показатели ЧПФ в фазу «кущение-выметывание» и урожайность биомассы.

6. Тип стерильной цитоплазмы влияет на содержание общего белка и крахмала у ЦМС-линий и гибридов зернового сорго, при этом генотип опылителя оказывает влияние на проявление цитоплазматических эффектов. Цитоплазма 9Е повышает содержание белка в обоих наборах изо-ядерных ЦМС-линий, но снижает его во всех гибридных комбинациях на основе ЦМС-линий с геномом Желтозерного 10. Цитоплазма А3 повышает содержание крахмала в гибридных комбинациях с опылителем Меркурий и ЦМС-линиями на основе генома Желтозерного 10. Цитоплазма 9Е повышает содержание крахмала у гибридов с опылителем Пищевое 35, полученных на основе обоих наборов ЦМС-линий. У ЦМС-линий с геномом Желтозерного 10 цитоплазма А4 снижает уровень крахмала.

7. Впервые установлено влияние цитоплазмы на перевариваемость запасных белков у сорго, при этом цитоплазма 9Е улучшает перевариваемость белков зерна у гибридов с опылителем Пищевое 35, полученных на основе обоих изученных наборов ЦМС-линий с разными ядерными геномами (Желтозерного 10 и Пищевого 614).

8. Выявлены перспективные гибридные комбинации на цитоплазме А2 с наиболее высоким выходом перевариваемого белка и крахмала с гектара (А2 АГС/Топаз; А2 АГС/Пищевое 614; А2 О-1237/ Пищевое 614).

Предложения и рекомендации

Рекомендуется использовать цитоплазму 9Е в селекции гибридов сорго для получения зеленого корма (9Е Желтозерное 10/Меркурий), влияющей на увеличение урожайности сухого вещества биомассы, особенно в условиях засухи и повышенных температур.

Для увеличения питательной ценности кормов рекомендовано использовать линии и гибриды с высоким содержанием белка (9Е Желтозерное 10, Пищевое 614, А2

АГС/Топаз), перевариваемого белка (9Е Желтозерное 10/Пищевое 35, Топаз), крахмала (А3 Желтозерное 10/Меркурий, А2 Карликовое белое/Пищевое 614, А2 Карликовое белое/КП-70).

Перечень работ, опубликованных по теме диссертации:

Статьи в журналах, входящих в Международные реферативные базы данных:

1. Elkonin, L. A. *In vitro* protein digestibility in grain sorghum: effect of genotype and interaction with starch digestibility / L. A. Elkonin, J. V. Italienskaya, I. Yu. Fadeeva, **V. V. Bychkova**, V. V. Kozhemyakin // *Euphytica*. – 2013. – Vol. 193. – № 3. – P. 327-337. DOI 10.1007/s10681-013-0920-4 (WoS)
2. **Bychkova V. V.** Effect of sterile cytoplasm on photosynthetic activity and biomass yield in sorghum F1 hybrids / V. V. Bychkova, L. A. Elkonin // *Russian Agricultural Sciences*. – 2017. – Vol. 43. – Iss. 3. – P. 207–212. (Springer)
3. **Bychkova, V. V.** Effect of sterile cytoplasm on content of absolutely dry matter in the grain sorghum hybrids / V. V. Bychkova, L. A. Elkonin // International Scientific and Practical Conference “VAVILOV READINGS-2021” (VVRD 2021). BIO Web Conf. – 2022. – Vol.43, 01008. DOI: <https://doi.org/10.1051/bioconf/20224301008> (WoS)

Статьи в рецензируемых изданиях ВАК РФ:

1. Кибальник, О. П. Комбинационная способность ЦМС-линий сорго по урожайности биомассы / О. П. Кибальник, Л. А. Эльконин, **В. В. Бычкова** // *Зерновое хозяйство России*. – 2014. – № 6 (36). – С. 5–9.
2. Бычкова, В. В. Влияние типа стерильной цитоплазмы на фотосинтетические параметры гибридов зернового сорго / В. В. Бычкова, Л. А. Эльконин // *Зерновое хозяйство России*. – 2016. – № 4. – С. 5–8.
3. Бычкова, В. В. Влияние типа стерильной цитоплазмы на урожайность зерна, биомассу и содержание белка у зернового сорго / В. В. Бычкова, Л. А. Эльконин // *Таврический вестник аграрной науки*. – 2017. – № 1(9). – С. 37–44.

Статьи в прочих изданиях:

1. **Бычкова, В. В.** Фотосинтетический потенциал гибридов F1 сорго на разных типах стерильных цитоплазм / В. В. Бычкова, О. П. Кибальник, Л. А. Эльконин // *Аграрный вестник Юго-Востока*. – 2010. – № 3-4 (6-7). – С. 17–19.
2. **Bychkova, V. V.** Parameters affecting photosynthetic activity of F1 grain sorghum hybrids obtained in different types of sterile cytoplasm / V. V. Bychkova, L. A. Elkonin, O. P. Kibalnik // XXII EUCARPIA «Conference Book», Maize and Sorghum Conference. – Opatija, Croatia, 2011. – P. 79.
3. **Бычкова, В. В.** Влияние типа стерильной цитоплазмы на параметры фотосинтетической активности линий и гибридов зернового сорго / В. В. Бычкова, Л. А. Эльконин // *Материалы научно-практ. конф. 2-ой специализированной агропромышленной выставки «Саратов – АГРО 2011»*. – Саратов, 2011. – С. 8–9.
4. **Бычкова, В. В.** Оценка переваримости запасных белков и крахмала у линий и гибридов зернового сорго в условиях *in vitro* / В. В. Бычкова, Л. А. Эльконин // *Междунар. научно-практ. конф. «Вавиловские чтения 2011»*, посвященная 124-ой годовщине со дня рождения Н.И. Вавилова. – Саратов, 2011. – С. 21–23.
5. **Бычкова, В. В.** Переваримость запасных белков и крахмала у линий и гибридов зернового сорго в условиях *in vitro* / В. В. Бычкова, Л. А. Эльконин // *II Междунар. школа-конф. молодых ученых «Генетика и селекция растений, основанные на*

- современных генетических знаниях и технологиях». – Москва-Звенигород, 2011. – С. 26.
6. **Бычкова, В. В.** Анализ состава и перевариваемости *in vitro* крахмала у линий и гибридов сорго на новых типах стерильных цитоплазм/ В. В. Бычкова, Л. А. Эльконин // Сборник докладов Всеросс. научно-практ. конф. молодых ученых и специалистов «Проблемы и перспективы аграрной науки в России (посвященная 135-летию со дня рождения А.И. Стебута)». – Саратов, 2012. – С. 10–14.
 7. **Бычкова, В. В.** Перевариваемость *in vitro* и состав крахмала у линий и гибридов F1 зернового сорго / В. В. Бычкова, Л. А. Эльконин // Кукуруза и сорго. – 2012. – Т. 4. – С. 11–13.
 8. **Бычкова, В. В.** Методы оценки перевариваемости запасных белков зерна сорго в условиях *in vitro* / В. В. Бычкова, Л. А. Эльконин // Материалы Междунар. научно-практ. конф. «Селекция, семеноводство и технология возделывания зернокармливаемых и бобовых культур». – Саратов, 2013. – С. 81–86.
 9. **Бычкова, В. В.** Влияние типа стерильной цитоплазмы на урожайность зерна и биомассы у линий и гибридов зернового сорго / В. В. Бычкова, Л. А. Эльконин // Материалы Междунар. научно-практ. конф. «Достижения и инновации сельскохозяйственному производству». – Саратов, 2015. – С. 35–42.
 10. **Бычкова, В. В.** Стерильная цитоплазма как фактор, модифицирующий экспрессию биологических и хозяйственно-ценных признаков у сорго / В. В. Бычкова, Л. А. Эльконин // 50 лет ВОГиС: успехи и перспективы, – 2016. – С. 106.
 11. Кибальник, О. П. Влияние А3, А4 и 9Е типов ЦМС на элементы урожайности биомассы гибридов зернового сорго / О. П. Кибальник, **В. В. Бычкова**, Л. А. Эльконин // Междунар. научно-практ. конф. «Эффективные решения в приоритетных отраслях АПК в засушливых регионах». – Саратов, 2020. – С. 18–25.
 12. **Бычкова, В. В.** Проявление эффекта гетерозиса фотосинтетического потенциала гибридов сорго на новых типах стерильных цитоплазм / В. В. Бычкова, Л. А. Эльконин // Междунар. научно-практ. конф. «Научное обеспечение устойчивого развития агропромышленного комплекса в условиях аридизации климата», посвященная 35-летию ФГБНУ РосНИИСК «Россорго». – Саратов, 2021. – С. 60–71.
 13. **Бычкова, В. В.** Эффект гетерозиса на чистую продуктивность фотосинтеза гибридов сорго на цитоплазмах А3, А4, 9Е, М35-1А / В. В. Бычкова, Л. А. Эльконин // Междунар. научно-практ. конф. «Научное обеспечение устойчивого развития агропромышленного комплекса в условиях аридизации климата», посвященная 35-летию ФГБНУ РосНИИСК «Россорго». – Саратов, 2021. – С. 71–82.
 14. **Бычкова, В. В.** Эффект гетерозиса фотосинтетического потенциала гибридов сорго на цитоплазмах А3, А4, 9Е и М35-1А / В. В. Бычкова // Сб. тр. Всеросс. совета молодых ученых и специалистов аграрных образовательных и научных учреждений «Молодые ученые-научному и инновационному развитию АПК». – Москва, 2021. – 232 с.
 15. **Бычкова, В. В.** Изучение влияния типа стерильной цитоплазмы на содержание белка у линий и гибридов зернового сорго / В. В. Бычкова, Л. А. Эльконин // Материалы II Междунар. научно-практ. конф. «Научное обеспечение устойчивого развития агропромышленного комплекса в условиях аридизации климата». – Саратов, 2022. – С. 23–27.
 16. **Бычкова, В. В.** Изучение влияния типа стерильной цитоплазмы на содержание крахмала у линий и гибридов зернового сорго / В. В. Бычкова, Л. А. Эльконин // Материалы II Междунар. научно-практ. конф. «Научное обеспечение устойчивого развития агропромышленного комплекса в условиях аридизации климата». – Саратов, 2022. – С. 28–32.