

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ «РОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ И
ПРОЕКТНО-ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
СОРГО И КУКУРУЗЫ»

На правах рукописи

БЫЧКОВА ВЕРА ВАЛЕРЬЕВНА

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

4.1.2. Селекция, семеноводство и биотехнология растений

Диссертация

на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Л.А. Эльконин

Краснодар – 2022

Содержание

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	11
1.1 Цитоплазматическая мужская стерильность у растений.....	11
1.2 Генетические механизмы ЦМС.....	15
1.2.1 ЦМС-индуцирующие гены.....	15
1.2.2 Гены-восстановители мужской фертильности.....	17
1.3 ЦМС у сорго.....	19
1.4 Использование ЦМС в селекции сорго.....	25
1.5 Влияние стерильных цитоплазм на агрономически-ценные признаки.....	25
ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛ, МЕТОДИКА И УСЛОВИЯ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	31
2.1 Материал исследования.....	31
2.2 Условия выращивания.....	33
2.2.1 Метеоусловия	33
2.2.2 Почвенные условия.....	40
2.3 Методы исследования.....	40
2.3.1 Фотосинтетический потенциал.....	40
2.3.2 Чистая продуктивность фотосинтеза.....	43
2.3.3 Урожайность биомассы	43
2.3.4 Гетерозис.....	43
2.3.5 Урожайность сухого вещества.....	44
2.3.6 Белок.....	45
2.3.7 Перевариваемость белка.....	45
2.3.8 Крахмал.....	46
2.3.9 Перевариваемость крахмала.....	47
2.3.10 Амилоза, амилопектин.....	48
2.4 Статистическая обработка данных.....	50

ГЛАВА 3	РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ.....	51
3.1	Влияние стерильных цитоплазм на параметры фотосинтетической активности.....	51
3.1.1	Параметры фотосинтетического потенциал.....	51
3.1.2	Параметры чистой продуктивности фотосинтеза.....	58
3.1.3	Проявление эффекта гетерозиса по параметрам фотосинтетической активности.....	65
3.2	Урожайность биомассы.....	72
3.3	Урожайность сухого вещества.....	76
3.4	Гетерозис урожайности сухого вещества.....	80
3.5	Влияние стерильной цитоплазмы на содержание и перевариваемость белка и крахмала у линий и гибридов зернового сорго.....	82
3.5.1	Общее содержание белка у гибридов на основе изо-ядерных ЦМС-линий.....	83
3.5.2	Содержание перевариваемого белка у гибридов на основе изо-ядерных ЦМС-линий	87
3.5.3	Общее содержание крахмала у гибридов на основе изо-ядерных ЦМС-линий	91
3.5.4	Анализ общего и перевариваемого белка и крахмала у гибридов перспективных ЦМС-линий на цитоплазмах А2 и М35-1А и восстановителей фертильности	95
3.5.5	Содержание амилозы.....	100
	ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	103
	ВЫВОДЫ.....	109
	Список сокращений.....	111
	Предложения производству.....	112
	Список литературы.....	113
	ПРИЛОЖЕНИЯ.....	138

ВВЕДЕНИЕ

Сорго (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) – одна из пяти ведущих злаковых культур мирового земледелия. Благодаря своей высокой засухо- и жаростойкости сорго имеет особое значение в регионах, регулярно подвергающихся действию засухи, и обладает высоким потенциалом урожайности зерна и биомассы в этих условиях. Зерно сорго служит источником фуражного зерна и основным продуктом питания для многих миллионов людей в более чем 30 странах мира (Hariprasanna, Sujai, 2017)

В 2019 году произошло некоторое увеличение площадей возделывания сорго. По итогам года, по данным Росстата, они составили 85,3 тыс. га, что на 19,9% (на 14,1 тыс. га) больше, чем в 2018 году. К 2020 году размеры площадей выращивания сорго сократились на 3,5%, при этом Приволжский федеральный округ является лидером в возделывании сорго. В 2019 году в Приволжском федеральном округе размеры площадей составили 51,8 тыс. га (60,7% всех посевов сорго в России). Лидером по посевным площадям сорго в 2019 году стала Саратовская область, где было засеяно 31,36 тыс. га (36,8% в общих площадях). По отношению к 2018 году, они выросли на 18,9% (на 4,98 тыс. га). В 2019 году, по данным Росстата, валовые сборы сорго составили 97,3 тыс. тонн, что на 98,1% (на 48,2 тыс. тонн) больше, чем в 2018 году (ab-centre.ru, 2013-2019).

Высокогетерозисные гибриды играют важную роль в обеспечении высоких урожаев зерна и зеленой массы сорго. Промышленное производство гибридных семян сорго невозможно без использования линий с цитоплазматической мужской стерильностью (ЦМС). При этом выявление и использование генетически различных типов ЦМС значительно увеличивает генетическое разнообразие гибридов F₁. Это позволяет создавать новые гибриды с набором селекционно-ценных признаков, таких как высокая урожайность зерна и биомассы, высокая перевариваемость протеина и крахмала, скороспелость.

В настоящее время у сорго выявлено большое число генетически различных типов стерильных цитоплазм: A1, A2, A3, A4, A5, A6, 9E, M35-1A и др.,

отличающихся механизмами генетического контроля восстановления фертильности пыльцы, морфологией и гистологическим строением пыльников, структурой митохондриального и хлоропластного геномов (Reddy et al, 2005; Elkonin et al., 2018).

Использование в селекционной работе этих типов цитоплазм требует тщательного исследования их влияния на самые разные признаки, в том числе, имеющих большое биологическое и хозяйственное значение. К числу таких признаков, характеризующих ассимиляционную способность и питательную ценность гибридов, относятся показатели фотосинтетического потенциала растений (ФП) и чистой продуктивности фотосинтеза (ЧПФ); содержание урожайности сухого вещества (УСВ); питательная ценность зерна и биомассы, устойчивость к болезням и вредителям и др.

Фотосинтетический потенциал и чистая продуктивность фотосинтеза являются одними из главных параметров, определяющих фотосинтетическую активность у растений (Evans, 2013; Foyer et al., 2017; Morales et al., 2020). ФП представляет собой сумму показателей площади листьев в посеве за весь вегетационный период (или определенную фазу) (Tanaka, Makino, 2009); его величина пропорциональна площади листового аппарата и длительности его формирования. ЧПФ характеризуется накоплением биомассы с единицы площади листа за единицу времени. Фотосинтетическая деятельность растений зависит от генотипа и многих факторов окружающей среды: условий и интенсивности освещения, доступности и концентрации углекислого газа (расход веществ при дыхании), температуры среды, влагообеспеченности и минерального питания. Факторы внешней среды, воздействуя на отдельные реакции фотосинтеза, вызывают изменение активности фотосинтетического аппарата в целом, что в конечном итоге определяет общую продуктивность растений.

Другим важным параметром, определяющим хозяйственное использование гибридов сорго, является их питательная ценность. Питательная ценность биомассы гибридов сорго обусловлена, в основном, содержанием белка и сахаров (Getachew et al., 2016; Neto et al., 2017). Определяющим физиологическим

процессом, обуславливающим накопление этих веществ в растении, является фотосинтез. В этой связи представляется необходимым изучить продуктивность фотосинтеза у родительских линий, применяемых для получения гибридов сорго на разных типах стерильных цитоплазм, а также самих гибридов F1.

Питательная ценность зерна сорго, также как у других злаков, в первую очередь, определяется содержанием белка и крахмала и уровнем их перевариваемости (Bean et al., 2018). В зерне сорго присутствует много антиоксидантов: феноловые кислоты, флавоноиды, антоцианы и танины (у сортов с пигментированной тестой) (Dykes, Rooney, 2006; Mohamed et al. 2022). Хорошо известно, что сорго характеризуется высоким содержанием белка, но низкой перевариваемостью. В основе более низкой перевариваемости запасных белков – кафиринов – лежит устойчивость к действию протеаз. В последние годы, на основе использования методов классической генетики и биотехнологии, были созданы линии сорго с улучшенной перевариваемостью кафиринов (Эльконин и др., 2019).

Количественный и качественный состав крахмала является важным фактором, определяющим питательную ценность зерна сорго. Усвояемость крахмала сорго зависит от типа эндосперма (стекловидный или мучнистый), соотношения амилоза/амилопектин, перевариваемости кафиринов, а также некоторых других факторов (степени набухания, проницаемости оболочки зерна и др.) (Wong et al., 2009; Bean et al., 2018).

Эти данные свидетельствуют о наличии генетической изменчивости признаков «перевариваемость белка» и «перевариваемость крахмала», которая может быть обусловлена как ядерными, так и цитоплазматическими генетическими системами.

Целью исследований являлось изучение влияния генетически различных типов стерильных цитоплазм (A2, A3, A4, 9E, M35-1A) на основные параметры фотосинтетической активности и питательную ценность зерна у ЦМС-линий и гибридов F1 сорго.

Задачи исследований:

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 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).

Материал, методология и методы исследования. Исследовали гибриды, полученные на стерильных цитоплазмах А2, А3, А4, 9Е и М35-1А. Для выявления цитоплазматических эффектов использовали генетически чистый материал – изо-

ядерные ЦМС-линии. В опытах использованы общепринятые методики наблюдения фенологических фаз и учета урожайности. Для определения качественного состава белка и крахмала были использованы биохимические методы в условиях *in vitro*. Статистическая обработка данных выполнена с помощью программы «AGROS 2.09» методом одно- и двухфакторного дисперсионного анализа (Мартынов, 1999).

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 (9Е), либо понижают (А3, А4, М35-1А) 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, 2021 гг.), на Международной конференции секции кукурузы и сорго XXII EUCARPIA; на 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, 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.

ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Цитоплазматическая мужская стерильность у растений

Цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС), как известно, представляет собой дисфункцию мужской генеративной сферы растений, наследуемую по материнской линии (Kaul, 1988; Hanson, Bentolila, 2004). Согласно современным представлениям, ЦМС возникает в результате нарушения экспрессии определенных локусов митохондриального генома, участвующих в генетическом контроле развития пыльников и пыльцы, которое может иметь место либо в результате мутаций, либо гибридизации, нарушающей скоординированное в процессе эволюции взаимодействие ядерного и митохондриального геномов (Vedel et al. 1994; Touzet, Budar, 2004; Fujii, Toriyama, 2008; Chen, Liu, 2014; Horn et al., 2014; Postel, Touzet, 2020). ЦМС, возникающая в результате несовместимости ядерного и митохондриального геномов, может быть получена путем создания новой ядерно-цитоплазматической комбинации с помощью нескольких бэкроссов при скрещивании двух фертильных родителей.

Мутационное происхождение характерно, в частности, для разных типов ЦМС кукурузы и петунии (аутоплазматическая ЦМС). У большинства видов возделываемых растений ЦМС возникла в результате внутри- или межвидовой гибридизации (аллоплазматическая ЦМС). В литературе имеются также сообщения об экспериментальном получении ЦМС посредством индуцированного мутагенеза, соматической гибридизации или генной инженерии (см. обзоры Эльконин, Тырнов, 2000; Ivanov, Dymshits, 2007; Bohra et al., 2016).

Согласно К. Каулю (1988), выделяют следующие типы ЦМС:

- Структурная. Возникает в результате нарушения развития генеративных органов. В связи с этим пыльники или полностью отсутствуют, или деформированы таким образом, что микроспорогенез полностью не происходит. Такой тип стерильности встречается, в частности, у некоторых видов табака.

- Спорогенная. Этот тип мужской стерильности возникает в следствии нарушения в процессе микроспорогенеза. При этом, имеют место разнообразные нарушения мейоза, что приводит к преждевременному абортированию пыльцы в нормальных цветках. В некоторых случаях ЦМС возникает в результате нарушений в ходе микрогаметофитогенеза (ЦМС-S у кукурузы, ЦМС АЗ у сорго, ЦМС ВТ-типа у риса).

- Функциональная. При этом типе мужской стерильности образуется жизнеспособная пыльца, не имеющая способности к оплодотворению в результате нарушения механизма раскрытия пыльника. Встречается у некоторых видов томатов, у сорго в ЦМС типа 9Е и у риса – SW-тип ЦМС.

По типам генетического контроля восстановления фертильности различают спорофитный и гаметофитный типы ЦМС. Спорофитный тип восстановления фертильности встречается у большинства типов ЦМС. Ген-восстановитель, обозначаемый символом *Rf* (*restorer-of-fertility*), функционирует в тканях пыльника (спорофита) и обеспечивает развитие пыльцевых зерен как несущих ген-восстановитель (*Rf*), так и не несущих его (*rf*). В результате пыльники гибридов, гетерозиготных по генам восстановительным генам (*Rf/rf*), продуцируют пыльцу, несущую ген-восстановитель фертильности (*Rf*), и пыльцевые зерна, несущие его рецессивный аллель (*rf*), который не обладает восстановительной способностью. Таким образом, в самоопыленном потомстве таких гибридов (F_2), а также в беккроссах с материнской ЦМС-линией (*rf/rf*), присутствуют стерильные растения.

При гаметофитном типе восстановления фертильности ген-восстановитель функционирует в мужских гаметофитах. Пыльники гетерозиготных гибридов (*Rf/rf*), содержат как фертильные пыльцевые зерна, несущие ген *Rf*, так и стерильные (*rf*). В результате при самоопылении таких гибридов, также, как в их беккроссе с материнской ЦМС-линией, стерильные растения отсутствуют, а наблюдаются только растения с полным восстановлением мужской фертильности (*Rf/Rf*), а также полустерильные гетерозиготные растения (*Rf/rf*), возникающие за счет передачи аллеля *rf* через яйцеклетки.

В некоторых случаях цитоплазмы, обуславливающие стерильность пыльцы, обозначают Cyt^S , тогда как цитоплазму, обеспечивающую развитие фертильной пыльцы, – Cyt^N .

Гены *Rf*, в большинстве случаев, являются доминантными. Поэтому ЦМС проявляется только у растений, гомозиготных по рецессивным аллелям *rfrf*. Гены *Rf*, как правило, не изменяют структуры и специфичности стерильной цитоплазмы, но препятствует проявлению ее стерилизующей способности. Только генотипы, имеющие ЦМС-индуцирующую цитоплазму и являющиеся рецессивными гомозиготами по *Rf*-генам - стерильны ($Cyt^S rfrf$), все остальные генотипы являются фертильными.

Использование системы ЦМС позволяет получать гибриды с набором ценных признаков и, тем самым, значительно повышать продуктивность и производительность полевых культур. В настоящее время использование эффекта гетерозиса в системе ЦМС широко применяется для получения линий с мужской стерильностью для массового производства гибридных семян (Bohra et al. 2016).

Мужские стерильные линии обозначаются как А-линии, а их фертильные аналоги, использующиеся для размножения стерильных линий, – как В-линии. Линии, которые восстанавливают фертильность пыльцы у гибридов F1 с ЦМС-линиями, называются линиями восстановителями фертильности или R-линиями.

Мужская стерильность впервые была обнаружена К. Корренсом (Correns, 1904) в 1904 г. у растений рода чабер (*Satureja hortensis* L.), и, по предположению автора, была обусловлена мутационными изменениями в цитоплазме, внутривидовой и межвидовой гибридизацией.

В 1921 г. У. Бейтсон и А. Гайрднер (Bateson, Gairdner, 1921) впервые описали генетические основы ЦМС и сообщили, что мужская стерильность у льна (*Linum usitatissimum* L.) передается по материнской линии. В 1927 году Р. Читтенден и С. Пеллоу (Chittenden, Pellow, 1927) выявили, что мужская стерильность у льна обусловлена взаимодействием цитоплазмы и гомозиготного рецессивного ядерного гена, вызывающего стерильность пыльцы.

Первый источник ЦМС у лука (*Allium cepa* L.) был обнаружен у сорта «Italian Red» в 1936 году Х. Джонсом и С. Эмсвеллером (Jones, Emsweller, 1936), далее в 1943 году Х. Джонс и А. Кларк выявили мужскую стерильность у лука, растения которого обладали стерильной цитоплазмой и были гомозиготными по рецессивным аллелям одного ядерного локуса (Jones, Clarke, 1943).

ЦМС у кукурузы (*Zea mays* L.) впервые была обнаружена в СССР М. Хаджиновым в 1931 году, который предложил использовать признак ЦМС для гибридизации кукурузы без обрывания метелок (Хаджинов, 1957; Хаджинов, 1962). В тоже время независимо от М. Хаджинова мужская стерильность у кукурузы была выявлена американским генетиком М. Родсом в США (Rhoades, 1931). В настоящее время у кукурузы выявлено несколько генетически различных типов ЦМС: S (или М – молдавский), Т, С (Галеев, 1956; Хаджинов, Вахрушева 1964).

У риса ЦМС впервые была обнаружена в Японии в 1969 г. (Shinjyo, 1969) при скрещивании сортов из подгрупп *Indica* (*Chinsura Boro II*, взятого в качестве материнской формы) и *Japonica* (*Taichung 65*, взятого в качестве отцовской формы). Было установлено, что ЦМС возникает в результате взаимодействия цитоплазмы *Boro II* с рецессивными ядерными генами *rf* сорта *Taichung 65* (ЦМС типа *Boro*). Позднее, у риса были выявлены другие типы ЦМС: *CMS-WA* (дикий абортивный) и *CMS-HL* (*Honglian*) (Lin, Yuan, 1980; Rao, 1988).

ЦМС у моркови (*Daucus carota* L.) впервые выявили Е. Уэлч и Дж. Гримболл в 1947 году. (Welch, Grimball, 1947). В 1951 году Дж. Мартин и Дж. Кроуфорд (Martin, Crawford, 1951) обнаружили ядерную цитоплазматическую стерильность у перца (*Capsicum spp.*). Чуть позже в 1958 году ЦМС у перца была выявлена П. Петерсоном у линии «PI 164835», вывезенной из Индии (Peterson, 1958).

У жемчужного проса (*Pennisetum glaucum* L.) выявлено большое число разных типов стерильных цитоплазм: A1 (Burton, 1958), A2 и A3 (Burton, Athwal, 1967), A4 (Hanna, 1989), A5 (Rai, 1995), *Violaceum Av* (Marchais, Pernes, 1985), а также цитоплазма *Ex-Borne* (Aken'Ova, 1985).

В последнее время явление ЦМС получило широкое распространение и практическое применение в селекции благодаря возможности использования явления гетерозиса в производстве гибридов сельскохозяйственных культур.

1.2 Генетические механизмы ЦМС

1.2.1 ЦМС-индуцирующие гены

Все идентифицированные на сегодняшний день цитоплазматические гены локализируются в митохондриальном геноме. Эти гены имеют характерную химерную структуру, включая в себя фрагменты нуклеотидных последовательностей других генов.

По вопросу о механизмах возникновения ЦМС существует как минимум 2 теории. Первая заключается в неспособности митохондрий вырабатывать достаточное количество энергии, необходимое для развития пыльца (Levings, 1993), а вторая – это преждевременная запрограммированная клеточная смерть (апоптоз) тапетума в пыльниках растений (Balk, Leaver, 2001).

В результате экспрессии ЦМС-индуцирующих генов в митохондриях появляются специфические белки, нарушающие энергетические функции митохондрий. Примером может выступать цитоплазма Т-типа у кукурузы (Levings, 1993). В результате функционирования гена *T-urf13*, вызывающего ЦМС Т-типа у кукурузы, появляются белки, встраивающиеся в митохондриальные мембраны (Dewey et al., 1987). *T-urf13* кодирует полипептид 13 кДа (URF13), который регулирует проницаемость митохондриальной мембраны. Встраивание белка URF13 во внутреннюю митохондриальную мембрану ведет к дисфункции митохондрий и апоптозу клеток тапетума (Levings, 1993). Предполагается, что преждевременная гибель клеток тапетума мешает нормальному развитию пыльца и приводит к ее дегенерации (Goldberg et al., 1993; Levings, 1993).

Одним из механизмов возникновения стерильного фенотипа при ЦМС, является нарушение процесса редактирования РНК и накопления

неотредактированных транскриптов митохондриальных генов. Редактирование РНК представляет собой пост-транскрипционные модификации, которые изменяют нуклеотидную последовательность первичных транскриптов (Gott 2003). У табака и линий мягкой пшеницы с цитоплазмой Т было выявлено, что неотредактированные мРНК гены, участвуют в формировании АТФ (*atp 9*), индуцируют ЦМС (Araya et al. 1998) (Hernould et al., 1993; Xu et al., 2008.).

Многие митохондриальные гены включают в себя части других митохондриальных, хлоропластных и ядерных генов и, тем самым, имеют химерную природу. Возникающие в результате рекомбинации в митохондриальном геноме приводят к образованию новых химерных открытых рамок считывания (ORF, Open Reading Frame) (Ivanov, Dymshits, 2007; Rieseberg, Blackman, 2010). Химерные ORF могут включать также кодирующие и фланкирующие последовательности хлоропластных или ядерных генов, а также последовательности неизвестного происхождения (Chase, Gabay-Laughnan, 2004; Hanson, Bentolila, 2004; Ivanov, Dymshits, 2007).

Для некоторых видов растений был предположен механизм возникновения химерных ORF, которые индуцируют ЦМС. Например, цитоплазма PET1 у подсолнечника проявляет ЦМС-индуцирующую способность в результате вставки определенной повторяющейся последовательности (265 нп) в 5'-конец гена *atpA* (Kohler et al., 1991). В результате этого возникает новая рамка считывания *orf522* и транскрибируется, как полицистронная мРНК. Ее трансляция приводит к накоплению ЦМС-специфического белка 16 кДа, который встраивается в митохондриальную мембрану и нарушает транспорт электронов (Moneger et al., 1994).

В стерильной цитоплазме Ogura редиса (*Raphanus sativa* L.) идентифицирована митохондриальная *orf138*, которая подавляет экспрессию гена халконсинтазы (CHS), вовлеченной в цепь синтеза флавоноидов (Yang et al. 2008a).

Дисфункция митохондрий, вызывающая ЦМС, также может быть связана с изменениями экспрессии митохондриальных генов, кодирующих субъединицы

комплексов дыхательной цепи (Ducos et al., 2001). Примером служит ЦМС АЗ сорго, где измененная экспрессия гена субъединицы 6 митохондриальной АТФ-синтазы (*atp 6*), по-видимому, связана с ЦМС (Howard, Kempken, 1997).

Наряду с ЦМС-индуцирующими генами, известен также другой, менее изученный механизм возникновения ЦМС: в результате подавления стерильной цитоплазмой экспрессии ядерных генов, контролирующих развитие пыльцы (т.е. эффект ретроградной регуляции) (Fujii et al., 2007; Fujii, Toriyama, 2008; Yang et al., 2008b). Такой механизм свойствен для тех типов ЦМС, которые возникают в результате взаимодействия генетически отдаленных ядерных и цитоплазматических геномов. Такие типы ЦМС были получены, в частности, у сорго, представленного большим количеством подвидов и рас, которое может давать потомство, сочетающее ядерный и цитоплазматический геномы генетически далеких родителей.

1.2.2 Гены-восстановители мужской фертильности

Генетические механизмы, участвующие в восстановлении фертильности пыльцы, столь же разнообразны, как и мутации в митохондриальных генах, вызывающие ЦМС у растений (Islam et al., 2014). Восстановители фертильности *Rf* — это ядерные гены, которые способны подавлять экспрессию митохондриальных генов, вызывающих ЦМС (Chase, 2007).

Гены-восстановители специфически взаимодействуют с определенным типом стерильной цитоплазмы по принципу «ключ-замок»: для каждого типа стерильной цитоплазмы в природе существуют свои гены-восстановители. В большинстве случаев, восстановители фертильности для одного типа цитоплазмы не способны к восстановлению фертильности другого типа. В этой связи линии-восстановители фертильности одного типа ЦМС оказываются закрепителями стерильности для другого типа ЦМС. Однако, в ряде случаев гены-восстановители разных типов цитоплазм оказываются сцепленными в одном локусе (как это имеет место, к примеру, у рапса) (Islam et al., 2014).

Наряду с доминантными аллелями ядерных генов-восстановителей у многих видов растений описаны гены-модификаторы, обуславливающие более или менее высокую экологическую стабильность восстанавливающего действия основных генов *Rf*. Мужская фертильность может быть восстановлена при участии одного или нескольких генов-восстановителей (Islam et al., 2014). Например, системы ЦМС G и Owen у беты обыкновенной (*Beta vulgaris*) (Ducos et al., 2001; Senda et al., 1991, Satoh et al., 2004); Nap, Ogura, Polima (pol) и Tour у рапса (*Brassica napus*) (L'homme et al., 1997; Bonhomme et al., 1992; Man et al., 1997; Landgren et al., 1996); PET1 у подсолнечника однолетнего (*Helianthus annuus*) (Horn et al., 1996); Bo, BT и WA у риса посевного (*Oryza sativa*) (Iwabuchi et al., 1993; Kazama et al., 2008; Seth et al., 1996; Das et al., 2010;); CMS3688 у петунии (*Petunia parodii*) (Обзор Hanson, 1991); Ogura у редьки посевной (*Raphanus sativa*) (Makaroff et al., 1989); Gülzow (G) у ржи (*Secale cereale*); S у кукурузы (*Zea Mays*) (Zabala et al., 1997) восстанавливаются одним геном. Системы ЦМС CMS89 у подсолнечника (Kohler et al., 1991, Laver et al. 1991); A3 IS1112C и Milo (A1) у сорго двуцветного (*Sorghum bicolor*) (Tang et al., 1999; Bailey-Serres et al., 1986); Pampa (P) у ржи (Dohmen, Tudzynski 1994); цитоплазма Т у кукурузы (Dewey et al., 1987) восстанавливаются двумя генами (Islam et al., 2014).

Подавляющее большинство клонированных генов-восстановителей фертильности кодируют белки, регулирующие процессы транскрипции и пост-транскрипционной модификации мРНК в митохондриях. Эти белки содержат повторяющиеся мотивы (так называемые, пентатрикопептидные повторы – PPR) (Small, Peeters, 2000). Такие белки PPR широко распространены в растениях.

Так, в геномах арабидопсиса и риса, были идентифицированы, соответственно, 450 и 477 белков (O'Toole et al., 2008). Ген белка PPR *orf687* играет важную роль в восстановлении мужской фертильности на цитоплазме Kosena редиса (Koizuka et al., 2003). Ген *orf687* состоит из 16 повторов 35-аминокислотного мотива PPR.

Белки PPR участвуют в транскрипции митохондриальной ДНК, и, возможно, в редактировании РНК (Kotera et al., 2005). Было показано, что пост-

транскрипционное редактирование РНК играет роль в восстановлении фертильности (Schnable, Wise, 1998). Редактирование РНК может изменить длину ЦМС-ассоциированных транскриптов путем создания новых стартовых триплетов и/или стоп-кодонов (Schnable, Wise, 1998). Предполагают, что редактирование митохондриального гена *atp6* в ЦМС А3 сорго регулирует восстановление фертильности (Howad, Kempken, 1997).

1.3 ЦМС у сорго

Впервые ЦМС у сорго (*Sorghum bicolor* L. Moench) была обнаружена в США Дж. Стефенсом и Р. Холландом в 1954 году (Stephens, Holland, 1954) в гибридной комбинации Sooner Milo / Texas Bleckhall Kafir. Генетический анализ показал, что стерильность была обусловлена взаимодействием рецессивных ядерных генов каффрского сорго с цитоплазмой *milo*. Все ЦМС-линии, созданные до середины 70-х годов, имели цитоплазму *milo*, позднее обозначенную как А1.

Наиболее широкое распространение получила ЦМС-линия, созданная на основе сорта Комбайн Кафир (СК 60). Цитологические исследования показали, что развитие пыльников у стерильной линии СК 60А и ее фертильного аналога (СК 60В) проходит одинаково, за исключением ненормального развития микроспор и клеток тапетума (Singh, Hadley, 1961). В следствие высокой стабильности ЦМС Комбайн Кафир часто использовался в качестве материнской формы для получения гибридов.

В 60-е годы было проведено много исследований по изучению ЦМС у сорго. В 1959 году Б. Малиновский (Малиновский, 1962) начал использовать явление мужской стерильности в селекции сорго в Советской Союзе. Тремя годами позже И. Драненко (Драненко, 1964, 1966) путем многократного отбора получил линии сорго со светлыми семенами – Кафрское белое 2105. С 1960 г. Н. Калашник (Калашник, 1963) вел работу по созданию стерильных аналогов сортов и выявлению линий закрепителей и восстановителей фертильности, и уже в 1961 году Е. Якушевский (Якушевский, 1967) организовал массовое получение

гибридов сорго. В этом же году Ф. Ястребовым (Ястребов, 1967) были сделаны выводы о том, что значительную роль в степени проявления ЦМС играют условия окружающей среды.

В дальнейшем, учитывая большое практическое значение ЦМС, были развернуты исследования по поиску новых источников стерильности. В результате этих работ, на основе гибридизации было выявлено множество источников, вызывающих ЦМС (Appathurai, 1964, Webster, Singh, 1964, Ross, Hackerott, 1972; Schertz, Ritchey, 1977; Schertz, Pring, 1982).

Однако использование единственного типа цитоплазмы ограничивает генетическое разнообразие ЦМС-линий и гибридов, сужает ареал распространения сорго и, как показывает история использования ЦМС у кукурузы (Duvick, 1972), может приводить к пандемиям, резко снижающим урожай гибридов.

В результате последующих исследований были выявлены другие типы ЦМС-индуцирующих цитоплазм сорго: A2, A3, A4, A5, A6, 9E, M35-1A (Schertz, Ritchey, 1977; Schertz, Pring, 1982; Worstell et al., 1984; Pring et al., 1995; Hussaini, Rao, 1964; Nagur, Menon, 1974b; Webster, Singh, 1964; Senthil et al., 1994). Эти цитоплазмы различаются между собой по генетике восстановления мужской фертильности; по морфологии пыльников; по стадии дегенерации пыльцы; по структуре митохондриального и хлоропластного геномов; (Pring et al., 1995; Reddy et al., 2005; Elkonin et al., 2018).

По морфологии и размеру пыльников эти цитоплазмы были подразделены на две группы (Schertz et al., 1989; Chen et al., 1993; Chen et al., 1995):

К первой группе относятся цитоплазмы A1, A2, A5, A6. Характеризуются мелкими сухими пыльниками, не содержащими жизнеспособной пыльцы, дегенерация которой происходит в процессе микроспорогенеза.

Вторая группа включает цитоплазмы A3, A4, 9E, характеризующиеся крупными пыльниками и содержащими определенный процент окрашиваемых пыльцевых зерен. Известно, что на цитоплазме A3 стерильность обусловлена нарушениями на стадиях микрогаметогенеза, а на цитоплазмах 9E и A4 – растрескивания пыльников (Elkonin et al., 2018).

Цитоплазма A1. Наиболее распространенный тип цитоплазмы, описанный Дж. Стефенсом и Р. Холландом. Широко используется в сельском хозяйстве и отличается сравнительно высокой стабильностью экспрессии. У этого типа цитоплазмы есть много линий-восстановителей фертильности, также имеются скороспелые ЦМС-линии. Но многие селекционно-ценные образцы являются восстановителями фертильности A1, что мешает создавать их стерильные аналоги на этом типе ЦМС. Дегенерация пыльцы в процессе микроспорогенеза может протекать как во время мейоза, так и после его завершения (Singh, Hadley, 1961). Было высказано предположение, что вероятной причиной стерилизации пыльцы является ненормальное поведение тапетума, который не дегенерирует сразу после образования микроспор, как это происходит в фертильных линиях, и тем самым нарушает доступ питательных веществ к микроспорам (Kaul, 1988).

Восстановление фертильности ЦМС A1 носит спорофитный характер, и в ряде случаев наблюдается моногенный контроль этого признака (Schertz et al., 1989; Murty, Gangadhar, 1990). В других исследованиях для полного восстановления мужской фертильности была показана необходимость дополнительного взаимодействия двух генов, в то время как наличие одного из них приводило только к частичной фертильности (Nagur, Menon, 1974a). Восстановление фертильности в цитоплазме A1 обусловлено экспрессией нескольких разных ядерных генов – *Rf1* и *Rf2* (Duvick et al. 1961; Snyder, Duvick 1969; Hu et al., 2014). Было установлено, что ген-восстановитель *Rf1* локализован на 8 хромосоме генома сорго (Klein et al., 2005), тогда как ген *Rf2* – на 5 хромосоме (Jordan et al., 2011).

Анализ молекулярной организации митохондриального генома стерильных линий и их фертильных аналогов выявил многочисленные различия (Pring et al., 1982; Bailey-Serres et al., 1986; Lee et al., 1989). В дальнейшем было также обнаружено различие геномов хлоропластов у стерильных и фертильных линий (Pring et al., 1982; Chen et al., 1990). Пластомы цитоплазм A1, A2, A5 и A6, у которых стерильность дегенерацией микроспор в процессе микроспорогенеза, имеют делецию в гене *proC2*, который кодирует одну из субъединиц РНК-

полимеразы хлоропластов (Chen et al., 1993, 1995). Чтобы объяснить взаимосвязь между мутацией гена *rpoC2* и ЦМС, была выдвинута гипотеза о том, что данная делеция может блокировать биосинтез углеводов, в частности каллозы, и/или энергоснабжение в процессе микроспорогенеза (Chen et al., 1995). Однако различий в количестве и типе транскриптов гена *rpoC2* между стерильными линиями и фертильным аналогом и гибридом F1 с восстановленной мужской фертильностью не обнаружено ни в листьях, ни в тканях соцветий перед мейозом, ни в пыльце. Также не было различий в уровне транскрипции хлДНК.

Цитоплазма А2. Представляет собой альтернативу цитоплазме А1, так как может использоваться для создания стерильных аналогов образцов, которые служат восстановителями А1, в том числе скороспелых. Также большое количество образцов несут гены-восстановители ЦМС А2, что способствует восстановлению фертильности у гибридов F1. Цитоплазма А2 была впервые обнаружена К. Шертцем и Дж. Ритчи при скрещивании образца IS12662С с линиями-восстановителями ЦМС А1 (Schertz, Ritchey, 1978). В настоящий момент в Российской Федерации создан ряд скороспелых ЦМС-линий (вегетационный период 95-105 дней), которые используются в селекции на гетерозис (Эльконин и др., 1997). На данный момент существует немного сведений о механизме восстановления мужской фертильности на цитоплазме А2. Однако известно, что для восстановления фертильности на этой цитоплазме необходимо наличие двух доминантных генов (*Ms_{c1}* и *Ms_{c2}*) (Murty, Gangadhar, 1990). Д. Джорданом с коллегами было проведено картирование основного локуса восстановления фертильности сорго на цитоплазме А2 – гена *Rf5*, который был локализован на 5 хромосоме. Также, в работе сообщалось о картировании гена-модификатора, локализованного на 4 хромосоме, способствующего частичному восстановлению фертильности в цитоплазмах А1 и А2 (Jordan et al., 2011). Цитологические исследования процессов стерилизации пыльцы на цитоплазме А2 до сих пор не проводились; ЦМС-индуцирующие гены не известны.

Цитоплазма А3. Этот тип ЦМС был впервые выявлен Дж. Куинби (Quinby, 1980), источником стерильности послужила линия IS1112С. Линии-

восстановители цитоплазмы А3 встречаются крайне редко, при этом цитоплазма характеризуется гаметофитным типом восстановления мужской фертильности, требующая комплементарного взаимодействия двух восстанавливающих аллелей, обозначенных как *Rf3* и *Rf4* (Tang et al., 1996; Tang et al., 2007). В тоже время в литературных источниках описан спорофитный механизм восстановления фертильности на цитоплазме А3 (Pedersen et al., 2003; Эльконин и др., 2019;). Эта цитоплазма отличается высокой чувствительностью к воздушной и почвенной засухе (Kozhemyakin et al., 2017; Эльконин и др., 2019).

Тип стерильной цитоплазмы А3 у сорго имеет сходные черты с системой ЦМС-Boro II у риса. Митохондриальный ген ЦМС сорго *orf107* является химерным и состоит из фрагментов двух последовательностей: одна гомологична гену *atp9*, а другая гомологична гену *orf79*, ассоциированному с ЦМС-Boro II риса (Tang et al., 1996). Ген *orf107* кодирует специфический ЦМС-ассоциированный митохондриальный белок 12 кДа (Tang et al., 1996). Восстановление фертильности связано с подавлением редактирования транскриптов *orf107* (Pring et al., 1999; Tang et al., 2007).

Цитоплазмы А4 и 9Е. Источником стерильной цитоплазмы А4 послужила линия IS7920С, цитоплазмы 9Е – линия IS17218С. Эти цитоплазмы имеют родственное происхождение (Pring et al., 1982; Xu et al., 1995). ЦМС-индуцирующий эффект цитоплазмы 9Е впервые был описан О. Уэбстером и С. Сингхом (Webster, Singh, 1964), а генетически близкой ей цитоплазмы А4 – К. Уорстелом с коллегами (Worstell et al., 1984). Цитоплазмы А4 и 9Е, в отличие от других стерильных цитоплазм, характеризуются значительной перестройкой митохондриального гена *coxI*, приводящей к синтезу субъединицы I цитохромоксидазы с большей молекулярной массой (42 кДа вместо 38 кДа в цитоплазмах А1 и А2) (Bailey-Serres et al., 1986). Восстановление фертильности контролируется одним или двумя доминантными генами, в зависимости от генотипа отцовской линии, которые имеют спорофитный характер экспрессии (Elkonin et al., 1998). Также в экспериментах было отмечено, что цитоплазма 9Е чувствительна к действию окружающей среды. При этом условия с повышенным

содержанием влаги способствуют функционированию генов-восстановителей фертильности (Elkonin et al., 2009; Эльконин и др., 2015; Эльконин, и др. 2017).

Цитоплазма M35-1A и другие типы стерильных цитоплазм. Цитоплазма M35-1 и другие типы стерильных цитоплазм, такие как M31-2, G1, G2, VZM-1, VZM-2 были выявлены у индийских сортов, относящихся к расе *durra*, и обозначены по наименованию регионов (Maldandi, Guntur, Vizianagaram) (Hussaini et al., 1964; Nagur, Menon, 1974a). Эти цитоплазмы вследствие генетических различий были объединены в две группы: «A2» (M35-1A и M31-2A) и «A3» (VZM-2A и G-1A), каждая из которых отличается от цитоплазмы *mi10* и характеризуется одинаковым проявлением мужской стерильности в тестерных скрещиваниях (Rao et al., 1984.). Представители группы «A2» отличаются от цитоплазмы A2, описанной К. Шертцем (Schertz, Ritchey, 1978) по морфологии пыльников. Наиболее сильный стерилизующий эффект наблюдался у цитоплазм VZM-2A и G1A; цитоплазмы M35-1A и M31-2A оказывали менее сильный стерилизующий эффект. С помощью рестриктного анализа мтДНК было показано, что эти цитоплазмы различаются по структуре генов *atp6*, *atp9* и *rrn18*; кроме того, были установлены их отличия от фертильных аналогов по генам *nad3*, *rps12* и *atpA*, а также по уровню транскрипции гена *atpA*: у фертильных аналогов было обнаружено два транскрипта размером 1,8 и 1,6 т.п.н., тогда как у ЦМС-линий – один (2,1 т.п.н.) (Sane et al., 1997).

Цитоплазма M35-1A характеризуется нестабильной экспрессией мужской фертильности у гибридов первого поколения вследствие слабой эффективности генов-восстановителей в период микроспорогенеза в условиях с недостаточным увлажнением. Путем тщательного отбора и многократных скрещиваний В.В. Кожемякиным совместно с коллегами на основе цитоплазмы M35-1A были созданы линии, способные к восстановлению фертильности гибридов F1 в условиях дефицита влаги (Кожемякин и др., 2004).

1.4 Использование ЦМС в селекции сорго

Использование системы ЦМС – наиболее эффективный способ получения гибридных семян по сравнению с другими методами, например, по сравнению с генетической мужской стерильности (ГМС), которая в 2 раза затратнее по времени и в 20 по трудоемкости. Вовлечение ЦМС-линий в производство семян гибридов F1 способствовало значительному повышению урожайности и росту производства зерна сорго. Высокие темпы роста урожайности зерна в большей степени наблюдались в Китае, США и Аргентине (Li et al., 2018; Pfeiffer et al., 2019; Gizzi, Gambin, 2016). Например, в Китае к 1975 году 50% общей площади были заняты гибридами сорго, выращенными для производства зерна (Visarada, Aruna, 2019). В США к 1960 году все посевные площади были заняты гибридами сорго, полученными на стерильных цитоплазмах (Basra, 2000; Visarada, Aruna, 2019).

В работах разных групп исследователей, было зафиксировано превосходство гибридов над родительскими формами и составили 54% по урожайности зерна и 35% по надземной биомассе (Haußmann et al., 1998). В Западной Африке также было отмечено преимущество по урожайности отдельных гибридов по сравнению с контрольным сортом и составляло от 17 до 37%, при этом три самых урожайных гибрида показали 30%-ную прибавку по урожайности в разных условиях (Rattunde et al., 2013). К настоящему времени у сорго с развитием гетерозисной селекции созданы гибриды, отличающиеся исключительно высокими показателями величины урожайности сухого вещества (Volodin et al., 2018; Perazzo et al., 2017).

1.5 Влияние стерильных цитоплазм на агрономически-ценные признаки

На протяжении многих лет создание высокопродуктивных гибридов с повышенным адаптивным потенциалом является основной задачей селекции. Особый интерес представляет собой получение гибридов, отличающихся рядом

хозяйственно-ценных признаков, в том числе скороспелостью, повышенной засухоустойчивостью и пластичностью, высоким содержанием питательных веществ и урожайностью зерна и биомассы, а также устойчивостью к вредителям и болезням.

Известно, что применение единой системы ЦМС способствует увеличению уязвимости сельскохозяйственных культур к болезням и стрессам. Примером послужило широкое использование кукурузы с Т-цитоплазмой в 1960-х и в начале 1970-х годов *Bipolaris maydis*, которое привело к потере более 80% урожая кукурузы в 1970 г. (Ullstrup, 1972). По этой причине, во избежание катастрофических потерь урожая, которые имели место в случае с кукурузой с Т-цитоплазмой, начался поиск и использование альтернативных источников мужской стерильности (Chen et al., 2019).

В литературе встречается много работ о влиянии ЦМС на агрономически-ценные признаки различных сельскохозяйственных культур (Chandra-Shekara et al., 2006; Tao et al., 2011; Shi, Zhu, 1998). Например, у риса было выявлено негативное влияние большинства изучаемых типов ЦМС по показателям урожайности зерна (Qin et al., 2016; Wang et al., 1997). В работе Дж. Ёна и др. изучено различное влияние стерильных цитоплазм в зависимости от агрономических показателей риса, а также показана взаимосвязь этих признаков друг на друга. Например, мужская стерильная цитоплазма IR19661-283-3-2 оказала значительное негативное влияние как на урожайность, так и на период вегетации, но не повлияла на высоту растений. Также было обнаружено, что мужские стерильные цитоплазмы IR46828, IR46831, IR48483, IR54752, IR17492-18-10-2-2-3, IR54753, IR19661-283-1-3-2, IR54758 и IR54756 оказывали различное влияние на урожайность зерна (Young, Virmani, 1990).

В работе китайских исследователей было выявлено, что разные типы стерильных цитоплазм по-разному влияют на агротехнические признаки гибридов кукурузы (Moju, Tingzhao, 1997). В работе В. Кравцова и его коллег выявлена специфика взаимодействия генотипа гибрида и типа ЦМС (Н, С, М) в

отдельных сочетаниях по продуктивности и структурным элементам урожая зерна в зависимости от агроклиматических условий года (Кравцов и др., 2021).

В работе индийских ученых было изучено влияние цитоплазм A1, A4 и A5 на агрономические показатели гибридов жемчужного просо. В результате исследования не было выявлено негативного влияния разных типов стерильных цитоплазм по показателям урожайности зерна. Таким образом, исследователями было рекомендовано использование стерильных цитоплазм типов A4 и A5 для дальнейшего получения высокоурожайных гибридов (Chandra-Shekara et al., 2006).

У подсолнечника также было проведено множество исследований по изучению различных типов стерильных цитоплазм по хозяйственно-ценным признакам гибридов в разных условиях. Например, при сравнении родителей и гибридов в условиях орошения и водного стресса было выявлено, что у гибридов было явное преимущество перед родителями по показателям высоты, площади листьев и удельного веса листьев (ЦМС-РКУ-2А), в то время как ЦМС-234А отличалась наибольшими показателями по величине фотосинтеза в обоих условиях. Гибридные комбинации ЦМС-ARG-2А × RCR-8297, ЦМС-234А × P124R и ЦМС-38А × P124R были признаны лучшими по показателям урожайности зерна, а также содержания масла в условиях орошения и дефицита влаги (Tyagi et al., 2018).

Сведения о влиянии цитоплазмы на агрономические признаки гибридов сорго имеют противоречивый характер. В работах Др. Хоффмана и В. Руни (Hoffmann, Rooney, 2013) и, проведенных несколькими годами позже, исследованиями Л. Васека и В. Руни (Vasek, Rooney, 2018) отмечалось отсутствие влияния цитоплазм A1, A2, A3 на агрономические показатели и биомассу гибридов зернового сорго. В работе Дж. Морана и В. Руни (Moran, Rooney, 2003) наблюдалось отсутствие значимых различий по высоте растений и снижение урожайности у гибридов на цитоплазме A3 (Moran, Rooney, 2003). Также сообщалось о снижении урожайности зерна у гибридов сорго на цитоплазмах A2 и A3 (Maves, Atkins, 1988; Secrist, Atkins, 1989; Moran, Rooney, 2003; Кибальник и

др. 2009; Pedersen, Toy, 1997). В то же время, в работах разных групп исследователей из Индии было отмечено увеличение урожайности и качества корма на цитоплазме А3 (Aruna et al., 2013; Paliwal, 2016). У сорго-суданковых гибридов цитоплазма А3 снижала ширину листьев, при этом цитоплазма А4 увеличивала содержание каротина в надземной биомассе растений (Кибальник, Эльконин, 2012). В работе А. Кишана и С. Борикара сообщалось о превосходстве цитоплазмы А2 по сравнению с цитоплазмой А1 по признаку урожайности зерна (Kishan, Borikar, 1989). Отмечены значимые положительные эффекты цитоплазмы 9Е на общую комбинационную способность (ОКС) по длине наибольшего листа, цитоплазмы А3 – на ОКС по высоте растений и отрицательное влияние цитоплазмы А4 на эти признаки в засушливые сезоны (Кибальник, Эльконин, 2020). Проведены исследования по изучению содержания хлорофилла у гибридов сорго с разными опылителями, в ходе анализа было выявлено, что на стерильной цитоплазме типа М35-1А наблюдалось сверхдоминирование общего содержания хлорофиллов (Кибальник, Эльконин, 2015). В свою очередь цитоплазма А4 оказывала отрицательное действие на величину ОКС по длине наибольшего листа и высоте растений (Кибальник, Эльконин, 2020). Установлено значимое влияние цитоплазмы 9Е на эффекты ОКС материнской линии по длине соцветия.

Одним из основных направлений в селекции сорговых культур является изучение устойчивости сорго к действию вредоносных насекомых и разработка стратегии для внедрения генов устойчивости к насекомым через высокоурожайные гибриды для комплексной борьбы с вредителями. Для этой цели исследовали влияние цитоплазматической мужской стерильности на устойчивость к насекомым при естественном и/или искусственном заражении, а именно к сорговой мушке (*Atherigona soccata* (Rondani) (Diptera: Muscidae)), тле (*Melanaphis sacchari* (Zehntner, 1897)), цикадке кукурузной (*Peregrinus maidis* Ashmead), сорговой мошке (*Stenodiplosis sorghicola* (Coquilett 1898) и др. (Sharma et al. 1996). При изучении влияния стерильных цитоплазм А1, А2, А3 и А4 к действию побеговой сорговой мушке (*Atherigona soccata*) было выявлено, что

гибриды, полученные на цитоплазме А4 наименее восприимчивы к данному вредителю, чем другие протестированные цитоплазмы. Следовательно цитоплазма А4 может быть использована для создания гибридов, устойчивых к сорговой мухе (Akula et al., 2011; Dhillon et al. 2005).

Таким образом, приведенные данные свидетельствуют, что новые типы стерильных цитоплазм могут эффективно использоваться в селекционной работе, поскольку позволяют создавать гибриды с комплексом полезных хозяйственно-ценных признаков.

* *

*

Анализ литературных данных свидетельствует об актуальности и научной значимости целей и задач данного исследования. Для укрепления кормовой базы животноводства в Российской Федерации необходимо создание новых ранних и среднеспелых сортов и гибридов кормовых культур комплексного направления, с набором ценных признаков, таких как высокое содержание питательных веществ, урожайность зерна и биомассы, засухоустойчивость, жаростойкость, солеустойчивость, а также выносливость к вредителям и болезням и др. Зерновое сорго, отличающееся исключительной засухоустойчивостью и высокой урожайностью, может эффективно использоваться для этих целей.

В настоящее время, площади возделывания под сорго остаются незначительными. Одной из главных причин является недостаток высокоурожайных, ранне- и среднеспелых сортов и гибридов этой культуры, в частности двойного направления (на зерно и силос), приспособленной в определенных климатических условиях, с высоким качеством зерна и устойчивостью к стрессовым условиям.

С практической точки зрения вовлечение новых типов стерильных цитоплазм в селекционную работу открывает неограниченные возможности для расширения генетического разнообразия ЦМС-линий и гибридов F1. В этой связи

целесообразным является изучение эффектов разных типов цитоплазм на селекционно-ценные признаки. Сорго – первая самоопыляющаяся зерновая культура, у которой гетерозис получил коммерческое применение благодаря наличию стабильной системы ЦМС. Изучение гибридов сорго, полученных на разных типах стерильных цитоплазм, способствует выявлению и решению многих проблем, направленных на повышение качества кормов и готовой продукции.

ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛ, МЕТОДИКА И УСЛОВИЯ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Материал исследования

Для выполнения экспериментальной работы были использованы линии и гибриды сорго на стерильных цитоплазмах типов А2, А3, А4, 9Е и М35-1А.

С целью изучения влияния ЦМС-индуцирующих цитоплазм на параметры фотосинтетической активности, а именно, фотосинтетического потенциала и чистой продуктивности фотосинтеза, были исследованы гибриды, полученные на основе двух серий 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. Эти линии получены путем серий бэккроссов соответствующих фертильных линий с ЦМС-линиями А3 Тх398, А4 Тх398, 9Е Тх398 и индийской линии М35-1А (предоставлены Dr. K.F. Schertz, Texas Agricultural Experimental Station, USA), несущими цитоплазмы следующих источников стерильности: А3 (IS1112C), А4 (IS7920C), 9Е (IS17218). В исследовании использовали материнские растения из семей ВС₁₅ (с геномом Желтозерное 10) и ВС₉ (с геномом Пищевое 614) и их гибриды F1 с сортами зернового сорго Меркурий и Пищевое 35 (табл. 1). Эти сорта различаются по многим морфологическим и селекционно-ценным признакам. Меркурий - скороспелый сорт, длина периода от всходов до полной спелости зерна составляет 92-107 дней, отличается высокой засухоустойчивостью, низкой поражаемостью болезням и повреждаемостью вредителям. Урожайность зерна составляет 2,9-3,7 т/га, зелёной массы - 16,0-20,8 т/га. Масса 1000 зёрен – 27,7 г. Окраска стебля – зеленая, форма метелки – ланцетовидная, остистость отсутствует, форма зерна – овальная, светло-коричневого цвета, сильнопленчатое. Содержит высокое содержание протеина и крахмала: 12-13% и 64-69% соответственно. Рекомендуется для получения монокорма, сенажа, зернофуража и пищевой крупы. Пищевое 35 – среднеранний сорт. Продолжительность периода от всходов до полной спелости

зерна – 105-120 дней. Высота растения – 120-130 см. Используется на продовольственные цели (пищевую крупу) и для кормления всех видов сельскохозяйственных животных. Обладает устойчивостью к засухе, слабо поражается бактериальной пятнистостью и злаковой тлей. Зерно на 3/4 стекловидное, масса 1000 зерен 23,5-28,1 г, средняя урожайность зерна – 16,4 ц/га (Приложение 1).

Таблица 1 – Линии и гибриды F1 зернового сорго, использованные в работе

№	Линии и гибриды сорго на цитоплазмах А3, А4, 9Е с геномом Желтозерное 10 и опылителями Меркурий и Пищевое 35	№	Линии и гибриды сорго на цитоплазмах 9Е и М35-1А с геномом Пищевое 614 и опылителями Меркурий и Пищевое 35
1	А3Желтозерное 10/ Меркурий	10	9Е Пищевое 614/Меркурий
2	А4Желтозерное 10/Меркурий	11	М35-1А Пищевое 614/Меркурий
3	9ЕЖелтозерное 10/Меркурий	12	9Е Пищевое 614/Пищевое 35
4	А3Желтозерное 10/Пищевое 35	13	М35-1А Пищевое 614/Пищевое 35
5	А4Желтозерное 10/Пищевое 35	14	9Е Пищевое 614
6	9ЕЖелтозерное 10/Пищевое 35	15	М35-1А Пищевое 614
7	А3Желтозерное 10	16	Меркурий
8	А4Желтозерное 10	17	Пищевое 35
9	9Е Желтозерное 10		

Для изучения перевариваемости белка и состава и перевариваемости крахмала исследовали также гибриды сорго на цитоплазмах А2 и М35-1А, полученные от скрещивания перспективных ЦМС-линий и линий-восстановителей (табл. 2).

Таблица 2 – Сорты и гибриды F1 на ЦМС-индуцирующих цитоплазмах А2 и М35-1А, использованные в работе

№	Сорт, гибрид	№	Сорт, гибрид
1	А2 Карликовое белое/ КП-70	8	А2 Судзерн светлый/ Топаз
2	А2 Карликовое белое/ Пищевое 614	9	А2 Судзерн светлый/ АГС
3	М35-1А Карликовое белое / КВВ 45	10	А2 О-1237/Пищевое 614
4	А2 АГС/ Топаз	11	А2 Сориз/ Пищевое 614
5	А2 АГС/ Пищевое 614	12	Топаз
6	А2 КВВ 114/ Пищевое 614	13	Пищевое 614 (St)
7	А2 КВВ 114/ Восковидное раннее		

2.2 Условия выращивания

Родительские формы и гибриды F1 выращивали на опытном поле ФГБНУ РосНИИСК «Россорго» в трехкратной повторности в 2010-2013 годах. Площадь делянки – 7,7 м². Посев широкорядным способом с междурядьем 70 см. Густота стояния растений – 80 тыс. шт./га. Расстояние между растениями в рядке (20 см) устанавливали вручную. Размещение делянок рендомизированное (Доспехов, 2011). Фенологические наблюдения проводили по «Широкому унифицированному классификатору СЭВ и международному классификатору СЭВ возделываемых видов рода *Sorghum bicolor* (L.) Moench» (Якушевский, 1982). Фенологические наблюдения проводили в фазы всходов (развертывание первого настоящего листа у 75% растений); кущения (появления первого бокового побега), выметывания (выход метелки из влагалища верхнего листа более чем на половину) и полной спелости (зерно достигает влажности 12-18%). Этапы органогенеза определяли по методике Куперман Ф.М. (Куперман, 1962).

2.2.1 Метеоусловия

Исследования по фотосинтетическим параметрам проводилось в течение трех лет (2010, 2012 и 2013 гг.). Годы исследования характеризовались контрастностью метеорологических условий: 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 (табл. 3). 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.

У исследуемых линий и гибридов сорго наблюдались различия по сумме температур и осадков за вес межфазные периоды в разные годы исследований. Суммы температур в отдельные межфазные периоды у изучаемых линий и гибридов различались в разные сезоны (табл. 4). За период вегетации «всходы-кущение» в 2010 году сумма температур составила 698,6 °С, в 2012 – 688,4 °С, в 2013 – 596,8 °С. Сумма осадков составила 18,6; 39,7; 151,2 мм соответственно в 2010, 2012 и 2013 годах исследования (табл. 5). За межфазный период «кущение-выметывание» в 2010 году отмечалось значительное варьирование суммарной температуры от 215,7°С у гибридов на основе ЦМС-линии с геномом Пищевое 614 и опылителем Меркурий, а также ЦМС-линий с геномом Пищевое 614 до 1436,8°С у гибридов Желтозерное10/Пищевое 35. В 2012 году диапазон варьирования составил от 317,1°С у всех изучаемых линий и гибридов сорго с участием Пищевого 614 до 539,1 °С у гибридов сорго с геномом Желтозерное 10. Сумма осадков в 2012 году зафиксирована в пределах от 16,5 до 18,7 мм. В 2013 году выявлено колебание суммы температур от 415,8 до 622,1°С, по сумме осадков размах варьирования составил от 5,4 мм у линий и гибридов сорго с геномом Пищевое 614 до 19,4 мм у гибридов на цитоплазмах А3, А4, 9Е и ЦМС-линией Желтозерное 10. За вегетационный период «выметывание-полная спелость» у линий и гибридов сорго в 2010 году наблюдаются различия в сумме температур более, чем в 2 раза: от 607,1°С у гибридов с геном Желтозерное 10 и опылителем Пищевое 35 до 1352,2°С у гибридов с геномом Пищевое 614 и опылителем Меркурий. У линий и гибридов сорго в 2010 году отмечались незначительное содержание осадков от 0,3 до 1,4 мм. В 2012 году в заключительной фазе вегетации наблюдались высокие суммарные температуры у всех изучаемых линий и гибридов и составили 1175,9-1367,3°С. Сумма осадков значительно превышала показатели 2010 и 2013 годов исследования и составила 107,3-114,0 мм. В свою очередь, в 2013 году сумма температур варьировала от 924,3 до 1039°С. Сумма осадков находилась в диапазоне 45,7-69,8 мм.

Таблица 3 – Метеорологическая характеристика вегетационного периода за 2010-2013 гг.

Месяц	Декада	Температура, °С												Сумма осадков, мм			
		средняя				максимальная				минимальная							
		2010	2011	2012	2013	2010	2011	2012	2013	2010	2011	2012	2013	2010	2011	2012	2013
Май	I	19,9	15,2	17,4	16,8	21,8	16,1	22,8	21,1	15,4	13,6	10,1	13,4	2,5	7,3	1,0	10,6
	II	17,7	16,6	21,4	21,9	20,1	21,6	27,6	25,8	14,6	11,5	17,7	14,7	21,8	0,4	0	1,9
	III	16,4	19,4	18,8	20,1	19,3	25,9	23,1	23,2	13,8	12,9	12,5	13,4	9,5	4,6	5,3	21,9
Июнь	I	22,7	17,6	20,6	19,4	25,8	23,3	26,3	23,2	18,6	12,5	15,7	16,9	0	14,0	12,6	3,7
	II	23,0	19,9	25,5	21,5	30,7	27,6	30,5	26,6	18,0	16,5	20,4	16,4	18,6	23,1	22,1	42,4
	III	26,8	21,0	22,9	22,0	30,4	25,3	27,7	26,1	21,2	15,7	17,9	16,6	0	25,6	12,0	94,4
Июль	I	24,6	25,4	23,3	23,2	29,1	28,9	27,3	25,3	20,0	23,2	20,4	19,2	19,0	2,0	6,7	1,3
	II	27,6	24,8	25,4	22,1	31,1	27,5	28,8	23,7	23,6	20,4	20,1	20,3	0	0	18,6	4,9
	III	30,2	28,2	23,2	19,0	30,7	30,8	25,1	23,0	26,7	26,2	21,0	16,9	0,9	2,3	1,9	31,0
Август	I	30,6	22,5	27,0	21,1	32,4	27,4	29,4	23,4	28,3	18,0	23,0	19,2	0	8,7	2,9	8,8
	II	27,3	24,2	22,4	23,6	31,1	26,8	26,5	27,0	23,4	18,8	19,9	19,0	0,3	1,7	20,0	0
	III	22,1	18,7	17,2	19,8	27,8	23,2	21,2	22,9	15,4	14,8	12,8	14,7	0	9,5	49,0	2,3
Сентябрь	I	17,0	16,9	14,8	16,1	25,3	23,3	18,6	19,0	8,6	11,7	10,4	13,0	0,0	25,7	10	42,8
	II	17,1	15,1	16,2	13,7	19,5	17,3	20,7	15,5	12,8	12,7	10,7	11,7	0,3	17,8	6,9	14,1
	III	15,7	11,9	13,7	9,79	20,8	19,6	16,3	14,6	9,6	9,3	11,3	6,2	0,0	9,2	5,7	58,2

Таблица 4 – Сумма температур в отдельные фазы онтогенеза у исследуемых линий и гибридов сорго в 2010, 2012, 2013 гг., °С

ЦМС-линия/гибрид	вегетационный период								
	всходы-кущение			кущение-выметывание			выметывание-полная спелость		
	2010	2012	2013	2010	2012	2013	2010	2012	2013
А3Желтозерное 10/ Меркурий	698,6	688,4	596,8	818,1	539,1	622,1	952,1	1175,9	924,3
А3Желтозерное 10/Пищевое 35	698,6	688,4	596,8	1436,8	539,1	622,1	607,1	1226,3	924,3
А4Желтозерное 10/Меркурий	698,6	688,4	596,8	818,1	539,1	622,1	952,1	1175,9	924,3
А4Желтозерное 10/Пищевое 35	698,6	688,4	596,8	1436,8	539,1	622,1	607,1	1226,3	924,3
9ЕЖелтозерное 10/Меркурий	698,6	688,4	596,8	818,1	539,1	622,1	952,1	1175,9	924,3
9ЕЖелтозерное 10/Пищевое 35	698,6	688,4	596,8	1436,8	539,1	622,1	607,1	1226,3	924,3
9Е Пищевое 614/Меркурий	698,6	688,4	596,8	215,7	317,1	415,8	1352,2	1354,1	1039
9Е Пищевое 614/Пищевое 35	698,6	688,4	596,8	786,5	317,1	415,8	848,5	1367,3	1039
М35-1А Пищевое 614/Меркурий	698,6	688,4	596,8	215,7	317,1	415,8	1352,2	1354,1	1039
М35-1А Пищевое 614/Пищевое 35	698,6	688,4	596,8	786,5	317,1	415,8	848,5	1367,3	1039
А3Желтозерное 10	698,6	688,4	596,8	786,5	317,1	415,8	704,9	1288,9	1039
А4Желтозерное 10	698,6	688,4	596,8	786,5	317,1	415,8	704,9	1288,9	1039
9Е Желтозерное 10	698,6	688,4	596,8	786,5	317,1	415,8	704,9	1288,9	1039
9Е Пищевое 614	698,6	688,4	596,8	215,7	317,1	415,8	1221,1	1288,9	1039
М35-1А Пищевое 614	698,6	688,4	596,8	215,7	317,1	415,8	1221,1	1288,9	1039
Меркурий	698,6	688,4	596,8	215,7	317,1	415,8	1221,1	1288,9	1039
Пищевое 35	698,6	688,4	596,8	786,5	317,1	415,8	704,9	1288,9	1039

Таблица 5 – Сумма осадков в отдельные фазы онтогенеза у исследуемых линий и гибридов сорго в 2010, 2012, 2013 гг., мм

ЦМС-линия/гибрид	вегетационный период								
	всходы-кущение			кущение-выметывание			выметывание-полная спелость		
	2010	2012	2013	2010	2012	2013	2010	2012	2013
А3Желтозерное 10/ Меркурий	18,6	39,7	151,2	19,9	18,7	19,4	1,4	107,3	69,8
А3Желтозерное 10/Пищевое 35	18,6	39,7	151,2	19,9	18,7	19,4	1,4	114,0	69,8
А4Желтозерное 10/Меркурий	18,6	39,7	151,2	19,9	18,7	19,4	1,4	107,3	69,8
А4Желтозерное 10/Пищевое 35	18,6	39,7	151,2	19,9	18,7	19,4	1,4	114,0	69,8
9ЕЖелтозерное 10/Меркурий	18,6	39,7	151,2	19,9	18,7	19,4	1,4	107,3	69,8
9ЕЖелтозерное 10/Пищевое 35	18,6	39,7	151,2	19,9	18,7	19,4	1,4	114,0	69,8
9Е Пищевое 614/Меркурий	18,6	39,7	151,2	19,9	16,5	5,4	1,2	109,5	45,7
9Е Пищевое 614/Пищевое 35	18,6	39,7	151,2	19,9	16,5	5,4	0,3	109,5	45,7
М35-1А Пищевое 614/Меркурий	18,6	39,7	151,2	19,9	16,5	5,4	1,2	109,5	45,7
М35-1А Пищевое 614/Пищевое 35	18,6	39,7	151,2	19,9	16,5	5,4	0,3	109,5	45,7
А3Желтозерное 10	18,6	39,7	151,2	19,9	16,5	5,4	0,3	109,5	45,7
А4Желтозерное 10	18,6	39,7	151,2	19,9	16,5	5,4	0,3	109,5	45,7
9Е Желтозерное 10	18,6	39,7	151,2	19,9	16,5	5,4	0,3	109,5	45,7
9Е Пищевое 614	18,6	39,7	151,2	19,9	16,5	5,4	0,9	109,5	45,7
М35-1А Пищевое 614	18,6	39,7	151,2	19,9	16,5	5,4	0,9	109,5	45,7
Меркурий	18,6	39,7	151,2	19,9	16,5	5,4	0,9	109,5	45,7
Пищевое 35	18,6	39,7	151,2	19,9	16,5	5,4	0,3	109,5	45,7

Для учета влияния условий влагообеспеченности растений на изучение фотосинтетического потенциала и чистой продуктивности фотосинтеза по каждой стадии онтогенеза рассчитывали ГТК (гидротермический коэффициент), при этом учитывали продолжительность каждой стадии у той или иной гибридной комбинации (табл. 6).

Как известно, ГТК, показатель увлажнения территории, установленный климатологом Г.Т. Селяниновым (Селянинов, 1937), определяется отношением суммы осадков (r) в мм за период со среднесуточными температурами воздуха выше 10°C к сумме температур ($\sum t$) за это же время, уменьшенной в 10 раз:

$$\frac{r}{0,1\sum t}$$

Разной степени увлажнения соответствуют следующие градации ГТК:

ГТК $< 0,4$ – очень сильная засуха; $0,4 \leq \text{ГТК} < 0,5$ – сильная засуха;
 $0,5 \leq \text{ГТК} < 0,7$ – средне засушливо; $0,7 \leq \text{ГТК} \leq 1,0$ – недостаточно влажно;
 $1,0 < \text{ГТК} \leq 2,0$ – достаточно влажно; ГТК $> 2,0$ – переувлажнено.

В 2010 году в фазу кущения ГТК составил 0,27 (табл. 6), в 2012-0,58, в 2013-2,53. В фазу выметывания в 2010 году значение ГТК варьировало от 0,14 у гибридов Желтозерное 10/Пищевое 35 до 0,88 у ЦМС-линий и гибридов с геномом Пищевое 614 и опылителем Меркурий. В 2012 году ГТК составил от 0,35 до 0,52. В 2013 году от 0,13 у линий и гибридов сорго с ЦМС-линией Пищевое 614 до 0,31 у гибридов сорго на цитоплазмах А3, А4, 9Е и геномом Желтозерное 10. В фазу полной спелости в 2010 году наблюдался наименьший коэффициент (0 – 0,02). В свою очередь в 2012 году ГТК был значительно выше и варьировал от 0,85 до 0,93. В 2013 году также отмечаются различия в величине ГТК: у линий и гибридов с геномом Пищевое 614 он составил 0,44, тогда как у гибридов с геномом Желтозерное 10 – 0,76.

Таким образом, за полный вегетационный период «всходы-полная спелость» ГТК в 2010 году составил 0,15-0,18 (очень сильная засуха); в 2012 году 0,69-0,72 (средне засушливо-недостаточно влажно) и в 2013 году 0,99-1,12 (недостаточно влажно-достаточно влажно).

Таблица 6 – Гидротермический коэффициент в отдельные фазы онтогенеза у исследуемых линий и гибридов сорго в 2010, 2012, 2013 гг.

Гибрид	Фаза/вегетационный период														
	кущение			выметывание			полная спелость			всходы- выметывание			всходы – полная спелость		
	2010	2012	2013	2010	2012	2013	2010	2012	2013	2010	2012	2013	2010	2012	2013
А3Желтозерное 10/ Меркурий	0,27	0,58	2,53	0,24	0,35	0,31	0,01	0,91	0,76	0,25	0,48	1,40	0,16	0,69	1,12
А3Желтозерное 10/Пищевое 35	0,27	0,58	2,53	0,14	0,35	0,31	0,02	0,93	0,76	0,18	0,48	1,40	0,15	0,70	1,12
А4Желтозерное 10/Меркурий	0,27	0,58	2,53	0,24	0,35	0,31	0,01	0,91	0,76	0,25	0,48	1,40	0,16	0,69	1,12
А4Желтозерное 10/Пищевое 35	0,27	0,58	2,53	0,14	0,35	0,31	0,02	0,93	0,76	0,18	0,48	1,40	0,15	0,70	1,12
9ЕЖелтозерное 10/Меркурий	0,27	0,58	2,53	0,24	0,35	0,31	0,01	0,91	0,76	0,25	0,48	1,40	0,16	0,69	1,12
9ЕЖелтозерное 10/Пищевое 35	0,27	0,58	2,53	0,14	0,35	0,31	0,02	0,93	0,76	0,18	0,48	1,40	0,15	0,70	1,12
9Е Пищевое 614/Меркурий	0,27	0,58	2,53	0,88	0,52	0,13	0,01	0,81	0,44	0,41	0,56	1,55	0,17	0,70	0,99
9Е Пищевое 614/Пищевое 35	0,27	0,58	2,53	0,25	0,52	0,13	0,00	0,80	0,44	0,26	0,56	1,55	0,17	0,70	0,99
М35-1А Пищевое 614/Меркурий	0,27	0,58	2,53	0,88	0,52	0,13	0,01	0,81	0,44	0,41	0,56	1,55	0,17	0,70	0,99
М35-1А Пищевое 614/Пищевое 35	0,27	0,58	2,53	0,25	0,52	0,13	0,00	0,80	0,44	0,26	0,56	1,55	0,17	0,70	0,99
А3Желтозерное 10	0,27	0,58	2,53	0,25	0,52	0,13	0,00	0,85	0,44	0,26	0,56	1,55	0,18	0,72	0,99
А4Желтозерное 10	0,27	0,58	2,53	0,25	0,52	0,13	0,00	0,85	0,44	0,26	0,56	1,55	0,18	0,72	0,99
9Е Желтозерное 10	0,27	0,58	2,53	0,25	0,52	0,13	0,00	0,85	0,44	0,26	0,56	1,55	0,18	0,72	0,99
9Е Пищевое 614	0,27	0,58	2,53	0,88	0,52	0,13	0,01	0,85	0,44	0,41	0,56	1,55	0,18	0,72	0,99
М35-1А Пищевое 614	0,27	0,58	2,53	0,88	0,52	0,13	0,01	0,85	0,44	0,41	0,56	1,55	0,18	0,72	0,99
Меркурий	0,27	0,58	2,53	0,88	0,52	0,13	0,01	0,85	0,44	0,41	0,56	1,55	0,18	0,72	0,99
Пищевое 35	0,27	0,58	2,53	0,25	0,52	0,13	0,00	0,85	0,44	0,26	0,56	1,55	0,18	0,72	0,99

2.2.2 Почвенные условия

Опытное поле института ФГБНУ РосНИИСК «Россорго» расположено в Саратовской области на Приволжской возвышенности, в 5 км от города Саратова, в южной части черноземной зоны. Почва на опытном участке представлена слабовыщелоченным южным черноземом, среднесуглинистым по механическому составу. В слое 0 - 40 см содержание гумуса составляет 3,2 - 3,9 %, обменная способность: 17 - 31 мг/экв. на 100 г почвы. По содержанию питательных веществ почва относится к среднеобеспеченным. Содержание нитратного азота составляет 3,6 - 4,5 мг на 100 г почвы, доступного фосфора (по Мачигину) – 3,3 - 4,0 мг (ГОСТ 26205-91), растворимого калия (по Масловой) – 16-22 мг (ГОСТ 26219-91). То есть, почва опытного поля является типичной для зоны сухих чернозёмных степей Юго-Востока России (Куколева, 2021).

2.3 Методы исследования

Исследования по изучению содержания общего белка и крахмала были выполнены в отделе биохимии и биотехнологии ФГБНУ РосНИИСК «Россорго». Опыты по изучению содержания перевариваемого белка и крахмала, а также определению состава крахмала (содержания амилозы/амилопектина), были выполнены в отделе биотехнологии ФГБНУ «ФАНЦ Юго-Востока».

2.3.1 Фотосинтетический потенциал

Параметры фотосинтетической активности изучались в трех фазах: «всходы – кущение», «кущение – выметывание» и «выметывание – полная спелость». Фотосинтетический потенциал (ФП) родительских линий и гибридов F1 определяли, как сумму показателей площади листьев в посеве за весь вегетационный период (или определенную фазу), который пропорционален

площади листового аппарата, длительности его формирования и измеряется в тыс.м²сут/га (Семыкин, 2007). Вычисляется согласно формуле:

$$\Phi\Pi = \frac{Л_1+Л_2}{2 \times 1000} T,$$

где $Л_1$, $Л_2$ – площадь листовой поверхности в изучаемые фазы развития, тыс.м²/га

T – длительность межфазного периода, дни; 1000 – коэффициент перевода (Ничипорович, 1961).

Площадь листьев определяли методом высечек, основанным на взвешивании вырезанных и общей массы листьев (Никитенко, 1982).

Вегетационный период у линий и гибридов сорго в 2010 году за период вегетации «всходы-кущение» составил 29, в 2012 – 32, 2013 – 29 дней (табл. 7). В фазу развития «кущение-выметывание» продолжительность межфазных периодов составила в 2010 году от 10 до 52 дней, в 2012 году от 14 до 23 дней и в 2013 году от 19 до 29 дней. В фазу «выметывание-полная спелость» величина межфазного периода у линий и гибридов сорго варьировала от 26 до 49 дней в 2010 году, в 2012 составила 56-65 дней, в 2013 году 48-51 день. За всю фазу онтогенеза «всходы-полная спелость» выявлена наименьшая длина вегетационного периода в 2010 году и составила 82, 85 дней у линий и опылителей сорго. При этом наибольшая величина этого показателя наблюдалась у гибридов на основе ЦМС-линий с геномом Желтозерное 10 и опылителем Пищевое 35 и составила 115 дней. В 2012 году длина межфазного периода варьировала от 102 до 120 дней, в 2013 году от 99 до 106 дней.

Таблица 7 – Продолжительность межфазных периодов у линий и гибридов сорго на цитоплазмах А3, А4, 9Е, М35-1А (дни)

Гибрид	всходы-кущение			кущение-выметывание			выметывание-полная спелость			всходы- полная спелость		
	2010	2012	2013	2010	2012	2013	2010	2012	2013	2010	2012	2013
А3 Желтозерное 10/ Меркурий	29	32	29	31	23	29	37	62	48	97	117	106
А3 Желтозерное 10/Пищевое 35	29	32	29	52	23	29	34	65	48	115	120	106
А4 Желтозерное 10/Меркурий	29	32	29	31	23	29	37	62	48	97	117	106
А4 Желтозерное 10/Пищевое 35	29	32	29	52	23	29	34	65	48	115	120	106
9Е Желтозерное 10/Меркурий	29	32	29	31	23	29	37	62	48	97	117	106
9Е Желтозерное 10/Пищевое 35	29	32	29	52	23	29	34	65	48	115	120	106
9Е Пищевое 614/Меркурий	29	32	29	10	14	19	49	58	51	88	104	99
9Е Пищевое 614/Пищевое 35	29	32	29	30	14	19	32	56	51	91	102	99
М35-1А Пищевое 614/Меркурий	29	32	29	10	14	19	49	58	51	88	104	99
М35-1А Пищевое 614/Пищевое 35	29	32	29	30	14	19	32	56	51	91	102	99
А3 Желтозерное 10	29	32	29	30	14	19	26	56	51	85	102	99
А4Желтозерное 10	29	32	29	30	14	19	26	56	51	85	102	99
9Е Желтозерное 10	29	32	29	30	14	19	26	56	51	85	102	99
9Е Пищевое 614	29	32	29	10	14	19	43	56	51	82	102	99
М35-1А Пищевое 614	29	32	29	10	14	19	43	56	51	82	102	99
Меркурий	29	32	29	10	14	19	43	56	51	82	102	99
Пищевое 35	29	32	29	30	14	19	26	56	51	85	102	99

2.3.2 Чистая продуктивность фотосинтеза

В сельском хозяйстве наибольший интерес представляет получение конечного продукта - полезной накопленной биомассы растений, то есть чистой продуктивности фотосинтеза (ЧПФ). Чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) характеризует интенсивность фотосинтеза посева и представляет собой количество сухой массы растений в граммах, которое синтезирует 1 м² листовой поверхности за сутки, и измеряется в г/м² в сут. ЧПФ определи по формуле:

$$\text{ЧПФ} = \frac{Y_{C2} - Y_{C1}}{0,5(L_1 + L_2)T} 100,$$

где Y_{C2} , Y_{C1} – биомасса растений в изучаемой стадии развития ц/га;

$Y_{C2} - Y_{C1}$ – прирост сухой биомассы в течение n дней;

$0,5(L_1 + L_2)$ – средняя рабочая площадь листьев за время опыта (Ничипорович, 1961).

2.3.3 Урожайность биомассы

Для оценки влияния параметров фотосинтетической активности на продуктивность гибридов с разными типами стерильных цитоплазм проводили учет урожайности биомассы по общепринятой методике, при этом учет проводился на заключительной фазе онтогенеза – «выметывание-полная спелость» (Якушевский, 1982).

2.3.4 Гетерозис

У полученных гибридов исследовали проявление истинного и гипотетического гетерозиса. Как известно, истинный гетерозис ($\Gamma_{\text{ист}}$) – способность растений F_1 превосходить по конкретному признаку или их комплексу лучшую из родительских форм. Его определяют в процентах по следующей формуле (Гужов, 1999):

$$\text{Гист.} = \frac{F_1 - P_{\text{луч.}}}{P_{\text{луч.}} \times 100\%},$$

где F_1 - средний показатель у гибридных форм,

$P_{\text{луч.}}$ – средний показатель лучшей родительской формы.

Гипотетический гетерозис представляет собой превосходство гибрида над средним, характерным для обоих родителей признаком. Определяется в процентах по отношению к средней выраженности данного признака у родительских форм ($P_{\text{ср.}}$). Вычисляют по формуле:

$$\text{Ггип.} = \frac{F_1 - P_{\text{ср.}}}{P_{\text{ср.}} \times 100\%},$$

где F_1 - средний показатель у гибридных форм,

$P_{\text{ср.}}$ – средний показатель родительских форм.

2.3.5 Урожайность сухого вещества

Содержание сухого вещества у линий и гибридов сорго на новых типах ЦМС-индуцирующих цитоплазм – важный показатель оценки качества зеленого корма и величины урожая. Для учета урожайности сухого вещества (УСВ) образцы брали с 1 м² с пересчетом на густоту стояния растений. Учет УСВ проводили в фазы вегетации «всходы-кущение», «кущение-выметывание» и «выметывание-полная спелость». Все растения были разделены на стебли, листья и метелки, каждая часть высушивалась отдельно в сушильном шкафу при температуре 105°С в течение 48 часов до достижения постоянного веса (ГОСТ 31640-2012). Влажность определяли, как отношение между весом сырой и сухой навески (Ермаков, 1972). Выход УСВ выражали в т/га.

$$X_1 = \frac{(B_1 - B_2)100}{B_1},$$

где B_1 — масса образца до высушивания, г;

B_2 — масса образца после высушивания, г.

2.3.6 Белок

В работе использовали метод определения белка по Кьельдалю, согласно ГОСТ 10846-91. Суть метода заключается в минерализации органического вещества серной кислотой в присутствии катализатора с образованием сульфата аммония, разрушении сульфата аммония щелочью с выделением аммиака и отгонке аммиака водяным паром в раствор борной кислоты с последующим титрованием (ГОСТ 10846-91).

Содержание азота (X_i) в пробе при фактической влажности в процентах вычисляют по формуле:

$$X_i = \frac{(V_1 - V_0) - K - 0,0014 - 100}{m},$$

m – масса навески, г;

V_1 – объем раствора соляной кислоты, израсходованный на титрование аммиака в растворе, см³;

K – поправка к титру 0,05 моль/дм³ раствора серной кислоты (при приготовлении раствора из концентрированной серной кислоты);

V_0 – объем 0,05 моль/дм³ раствора серной кислоты, израсходованный на титрование в «холостом» определении, см³;

0,0014 – количество азота, эквивалентное 1 см³ 0,05 моль/дм³ раствора серной кислоты, г;

6,25 – коэффициент пересчета (ГОСТ 10846-91).

2.3.7 Перевариваемость белка

Метод оценки перевариваемости *in vitro* запасных белков (кафиринов) зерна у разных линий и гибридов сорго, с использованием методики определения содержания белка по Кьельдалю, позволяет экспериментально выявлять генотипы с улучшенной питательной ценностью и высокой усвояемостью зерна, не прибегая к высоким экономическим затратам.

Для анализа перевариваемости кафиринов использовали методику обработки муки пепсином в условиях *in vitro* (Mertz, 1964; Oria, 1995). При этом использовали среднюю пробу зерна сорго ($50,0 \pm 0,1$) г, очищенную от сорных примесей. Очищенное зерно измельчали на мельнице и пропускали через сито с размером пор 0,8 мм. Полученную муку просушивали в сушильном шкафу, затем муку делили на пробы - контроль и опыт. Навеску муки массой 0,25-0,27 г помещали в сухую пробирку объемом 15 мл. К контрольному образцу приливали 10 мл калий-фосфатного буфера (pH 2,0), опытный образец обрабатывали 0,15%-ным раствором пепсина (Sigma-Aldrich, P7000) в калий-фосфатном буфере. Оба образца помещали на водяную баню при 37°C в течение 120 минут, с периодическим встряхиванием пробирок каждые 15 минут. Реакцию останавливали раствором щелочи, и далее образцы дважды центрифугировали и промывали дистиллированной водой 10 минут при 3000 оборотах в минуту. Полученный осадок высушивали. Содержание неперевариваемого белка анализировали с помощью метода Къельдаля (ГОСТ 10846-91). Процент перевариваемого белка определяли по формуле:

Контроль – 100%

Опыт (пепсин) – X

Процент перевариваемого белка = $100 - X$;

где X – процент неперевариваемого белка.

2.3.8 Крахмал

Анализ общего содержания крахмала проводили поляриметрическим методом Эверса (ГОСТ 10845-98), основанным на растворении крахмала и измерении величины угла вращения плоскости поляризации света сахаросодержащих раствором. Угол вращения плоскости поляризации пропорционален концентрации оптически активного вещества. В мерную колбу объемом 100 мл добавляли 5 г смолотой муки, затем приливали 25 мл 1,24%

раствора соляной кислоты, хорошо перемешивали и добавляли еще 25 мл той же кислоты. Образцы помещали на кипящую водяную баню на 15 минут, интенсивно перемешивая. Затем извлекали колбы из бани, приливали 30 мл холодной воды и охлаждали до температуры $(20 \pm 1)^\circ\text{C}$ под проточной водой. Белковые вещества в растворе осаждали 1 см³ сернокислого цинка и 1 см³ железистосинеродистого калия, перемешивали, доводили дистиллированной водой до метки 100 см³ и снова встряхивали колбы. В колбах образуется осадок. Содержимое колбы переносили на сухой складчатый фильтр. Отфильтрованный прозрачный раствор проверяли на поляриметре и расчетным способом определяли содержание крахмала по формуле:

$$X = \frac{a \times K \times 100}{100 - W},$$

где a – показание поляриметра;

K – коэффициент Эверса для сорго при линейной шкале поляриметра - 1,879;

W – влажность зерна.

2.3.9 Перевариваемость крахмала

Анализ перевариваемости крахмала проводили, пользуясь набором реактивов фирмы Megazyme (Megazyme, 2009). Принцип работы по определения перевариваемого крахмала основан на следующем: образцы инкубировали в водяной бане при перемешивании с панкреатической α -амилазой и амилогликозидазой (AMG) 16 часов при 37°C . За это время раствор клейстеризуется и гидролизуется до D-глюкозы комбинированным действием этих ферментов. Реакцию останавливали добавлением равного объема этанола и нерастворимого резистентного крахмала в виде осадка при центрифугировании. Осадок промывали дважды в равном объеме 50% этанола с последующим центрифугированием. Жидкости сливали вместе.

Растворимый крахмал в осадке растворяли в 2 молярном КОН по средствам энергичного перемешивания с помощью магнитной мешалки на ледяной водяной бане. Раствор нейтрализовали ацетатным буфером и крахмал количественно гидролизовали до глюкозы при помощи AMG. D-глюкозу измеряли при помощи глюкозооксидаза-пироксидаза реагента (GOPOD) – это содержание нерастворимого крахмала в осадке, а растворимый крахмал определяли в промывных водах (супернатант), которые доводили до 100 мл и измеряли D-глюкозу при помощи GOPOD.

Подсчет растворимого крахмала (%):

г/100г образца

$$X = \Delta E + F \times \frac{100}{0,1} \times \frac{1}{1000} \times \frac{100}{W} \times \frac{162}{180} = \Delta E \times \frac{F}{W} \times 90, \text{ где}$$

ΔE – адсорбция (показания прибора, для измерения длины волны против контроля);

F – перевод от адсорбции в микрограммы;

$100/0,1$ – корректировка объема;

$1/1000$ – перевод из микрограмм в миллиграммы;

W – сухой вес образца;

$100/W$ – коэффициент на присутствие устойчивого крахмала как процент веса образца;

$162/180$ – коэффициент перевода из свободной глюкозы в ангидро D-глюкозу (Megazyme, 2009).

2.3.10 Амилоза, амилопектин

Хорошо известно, что содержание перевариваемого крахмала в значительной мере определяет питательную ценность зерна сорго, поэтому муку линий и гибридов сорго анализировали на предмет выявления содержания перевариваемого (растворимого) крахмала. Для этой цели использовали метод МакКлири, основанный на переваримости муки в условиях *in vitro* амилалитическими

ферментами - амилазой и амилоглюкозидазой, расщепляющими амилозу и амилопектин (McCleary, Monagan, 2002). Соотношение амилозы/амилопектина является главным фактором, определяющим свойства крахмала. Таким образом, для определения амилозы в муке пользовались набором реактивов фирмы Megazyme (Megazyme, 2006) и методикой обработки крахмала с помощью специфического связывания амилопектина путем добавления конканавалина А (Con A) и последующим гидролизом амилозы до D-глюкозы (Yun, Matheson, 1990)

Образцы крахмала полностью растворяли при нагревании в диметилсульфаксиде (DMSO). Липиды удаляли путем осаждения крахмала в растворе спирта и восстановлением осажденного крахмала. После растворения осажденных образцов в растворе ацетата Na амилопектин специфически связывали путем добавки Con A и удаляли центрифугированием. Амилоза в пробе супернатанта энзиматически гидролизовали до D-глюкозы, которую анализировали, используя реактив GOPOD (глюкозидаза + пероксидаза). Общий крахмал в отдельной аликвоте в таком же ацетатном растворе гидролизовали до D-глюкозы и измеряли колориметрически с помощью GOPOD. Концентрация амилозы в образце крахмала оценивали, как отношение поглощения GOPOD при длине волны 510 нм супернатанта в образце, обработанном Con A, к аналитическому поглощению в образце общего крахмала.

Подсчет содержания амилозы (%):

$$\text{Амилоза, \%} \left(\frac{w}{w} \right) = \frac{\text{Абсорбция (Con A Супернатант)} \times 6,15 \times 100}{\text{Абсорбция (общее количество крахмала)} \times 9,2}$$

$$= \frac{\text{Абсорбция (Con A Супернатант)} \times 66.8}{\text{Абсорбция (общее количество крахмала)}}$$

2.4 Статистическая обработка данных

При статистической обработке экспериментальных данных использовали одно- и двухфакторный дисперсионный анализ (Доспехов, 2011). Расчеты выполнены с помощью пакета программ «AGROS 2.09» с использованием Теста множественных сравнений Дункана (Мартынов, 1999).

ГЛАВА 3 РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

3.1 Влияние стерильных цитоплазм на параметры фотосинтетической активности

3.1.1 Параметры фотосинтетического потенциала

Важнейшим физиологическим процессом, отвечающим за накопление питательных веществ в растении, является фотосинтез. Скорость фотосинтеза, а также перераспределение фотоассимилятов, накопленных в различных тканях растений в течение дня и/или за весь период вегетации, имеют решающую роль в процессе формирования и развития зерна (Schnyder, 1993). Накопление ассимилятов в результате фотосинтеза определяется двумя главными показателями: размерами фотосинтетического аппарата растения, иначе говоря, фотосинтетического потенциала (ФП), и интенсивности его функционирования, т.е. чистой продуктивности фотосинтеза (ЧПФ).

Как известно, ФП определяется суммой показателей площади листьев в посевах за весь вегетационный период (или отдельные его фазы) и измеряется в тыс. м²сут/га (Семыкин, 2007). В течение вегетации площадь листьев может сильно варьировать; ее величина зависит от генотипа растения и условий внешней среды (влагообеспеченности, питания, агротехнических приемов, температуры воздуха и почвы, воздействия солевого стресса и др.) (Герасименко, 2014; Yang, et al., 2020).

Как известно, разные представители рода *Sorghum* из-за высокого генетического разнообразия обладают генетически отличающимися митохондриальными и хлоропластными геномами (Pring et al., 1995). Эти различия могут оказывать влияние на продуктивность фотосинтетического аппарата растений, в том числе, на величину ФП. Учитывая роль ядерно-цитоплазматических взаимодействий в генетическом контроле фотосинтеза, не исключен тот факт о существовании таких различий у гибридов с разными типами стерильных цитоплазм.

Анализ величины ФП у гибридов сорго, полученных на основе ЦМС-линий с ядерным геномом Желтозерное 10 на разных типах стерильных цитоплазм показал, что за вегетационный период «всходы-кущение» значимых различий между гибридами на разных цитоплазмах в 2010 и 2013 годах не обнаружено (табл. 8). В 2012 у гибридов на цитоплазме А4 наблюдалось снижение, по сравнению с цитоплазмами А3 и 9Е. Так, ФП в среднем у обоих изученных гибридов на цитоплазме А4 в 2012 году составил 0,10 тыс.м²сут/га, в то время как у гибридов А3 – 0,15 тыс.м²сут/га, а у гибридов на цитоплазме 9Е – 0,13 тыс.м²сут/га. Также отмечено значимое повышение показателей ФП в засушливом 2010 г. в обеих изученных гибридных комбинациях (табл. 8).

За вегетационный период «кущение-выметывание» у гибридов с ядерным геномом Желтозерное 10 на разных цитоплазмах различия показателей ФП наблюдались в каждом сезоне: в 2010 г. наибольший показатель наблюдался на цитоплазме 9Е (1,53 тыс. м²сут/га), тогда как наименьший – на цитоплазме А3 (1,03 тыс. м²сут/га), тогда как в 2012 г максимальный показатель был выявлен у гибридов на цитоплазме А4 (0,33 тыс. м²сут/га), а в 2013 г. – у гибридов на цитоплазме А3 и А4 (соответственно, 0,48 и 0,43 тыс. м²сут/га). В среднем за 3 года отмечено снижение показателя ФП на цитоплазме А3, в сравнении с цитоплазмами А4 и 9Е у двух гибридных комбинаций. Примечательно, что наибольшая величина ФП выявлена в 2010 году на цитоплазме 9Е с у гибридов с обеими опылителями.

За период вегетации «выметывание-полная спелость» также отмечались значимые различия по показателям ФП в каждый сезон исследования. Так, в 2010 г. наибольший эффект по величине ФП в среднем по цитоплазме наблюдался у гибридов на цитоплазме 9Е (1,96 тыс. м²сут/га), тогда как в 2012 и 2013 гг. – у гибридов на цитоплазме А4 (1,23 и 1,39 тыс. м²сут/га соответственно). Сравнение показателей ФП за разные годы показало, что наибольшая величина ФП в обеих гибридных комбинациях наблюдалась на цитоплазме 9Е в экстремально жарком и засушливом 2010 г. (2,03 с опылителем Меркурий и 1,90 тыс. м²сут/га с опылителем Пищевое 35).

Между гибридами на стерильных цитоплазмах 9Е и М35-1А, полученными

на основе ЦМС-линий с геномом Пищевое 614 и опылителями Меркурий и Пищевое 35, также наблюдались значимые различия по величине ФП (табл. 9). За период «кущение-выметывание» в засушливом 2010 г. максимальный показатель наблюдался у гибридов на цитоплазме 9Е (0,22 тыс. м²сут/га), тогда как в более влажном 2013 г. – у гибридов на цитоплазме М35-1А (0,16 тыс. м²сут/га). Примечательно, что значимые различия наблюдались только у гибридов, полученных с опылителем Пищевое 35, тогда как при использовании опылителя Меркурий влияния цитоплазмы не было выявлено.

За период «выметывание-полная спелость» величина ФП в среднем по цитоплазме за год была наибольшей на цитоплазме 9Е в 2010 году, тогда как на цитоплазме М35-1А – в 2012 и 2013 годах исследования. В среднем за 3 года значимые различия были отмечены у гибридов с опылителем Меркурий. Наиболее высокие показатели этого признака отмечались на цитоплазме 9Е и составили 0,40 тыс. м²сут/га. В гибридных комбинациях с опылителем Пищевое 35 цитоплазма 9Е увеличивала показатели ФП в 2010 году, а в 2012 и 2013 гг. этот показатель был наибольшим на цитоплазме М35-1А. Следует отметить, что за межфазный период «выметывание-полная спелость» в среднем по годам наибольшие значения признака отмечены в 2013 году и составили 0,43 и 0,62 тыс. м²сут/га у гибридов с опылителем Меркурий и Пищевое 35 соответственно.

У родительских линий также были изучены показатели ФП (табл. 10). Так, в среднем за 3 года различия между разными ЦМС-линиями с геномом Желтозерное 10 наблюдались только за период вегетации «выметывание-полная спелость», при этом наибольшие значения величины ФП были обнаружены у линии 9Е Желтозерное 10 (0,42 тыс. м²сут/га). Аналогичный стимулирующий эффект цитоплазмы 9Е наблюдался и у ЦМС-линий с геномом Пищевое 614 (табл. 10).

Опылители Меркурий и Пищевое 35 различались между собой в каждый год исследований в фазы развития «всходы-кущение» и «выметывание-полная спелость», при этом показатели Пищевого 35 превосходили показатели Меркурия (табл. 10).

В результате полученных данных можно сделать вывод о том, что стерильная

цитоплазма типа 9Е повышает засухоустойчивость и/или жаростойкость гибридов сорго. В то же время, в условиях достаточной влагообеспеченности цитоплазма А4 обеспечивает более высокие показатели ФП за период вегетации «выметывание – полная спелость».

Таблица 8 – Фотосинтетический потенциал гибридов F1 сорго с изоядерными ЦМС-линиями с А3, А4 и 9Е 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
всходы-кущение											
А3 Ж10	0,13 а	0,14 а	0,08 а	0,12	0,19 cd	0,16 bc	0,09 ab	0,14	0,16	0,15 b	0,08
А4 Ж10	0,70 bc	0,11 а	0,11 а	0,31	0,31 е	0,09 ab	0,05 а	0,15	0,50	0,10 а	0,08
9Е Ж10	1,15 с	0,14 а	0,11 а	0,47	0,25 de	0,12 abc	0,11 ab	0,16	0,70	0,13 b	0,11
В среднем, по годам (фактор В)	0,66 b	0,13 а	0,10 а		0,25 b	0,12 а	0,08 а				
F _A (тип ЦМС)				3,737				0,328	3,617	22.052*	5,762
F _B (год)				11,861*				45,526*	-	-	-
F _{AB}				3.349				4,701*	-	-	-
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		1,64с	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*	-	-	-
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		1,40b	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*	-	-	-

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.

Таблица 9 – Фотосинтетический потенциал гибридов F1 сорго с изоядерными ЦМС-линиями с 9Е, М35-1А 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
<i>всходы-кущение</i>											
9Е П614	0,08	0,06	0,05	0,07	0,14 b	0,08 a	0,06 a	0,09	0,11	0,07	0,06 a
М35-1А П614	0,16	0,08	0,06	0,10	0,10 ab	0,09 a	0,08 a	0,09	0,13	0,08	0,07 b
В среднем, по годам (фактор В)	0,12	0,07	0,06		0,12 b	0,08 a	0,07 a				
F _A (тип ЦМС)				3,882				0,279	1,374	3,947	12,00*
F _B (год)				5,032				11,211*	-	-	-
F _{AB}				1,849				3,447	-	-	-
<i>кущение-выметывание</i>											
9Е П614	0,06	0,09	0,11	0,09	0,37 d	0,10 a	0,11 a	0,19	0,22 b	0,10	0,11 a
М35-1А П614	0,09	0,09	0,11	0,09	0,19bc	0,09a	0,21 c	0,16	0,14 a	0,09	0,16 b
В среднем, по годам (фактор В)	0,08	0,09	0,11		0,28c	0,09 a	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*	-	-	-
<i>выметывание-полная спелость</i>											
9Е П614	0,37 abc	0,40bcd	0,45d	0,40 b	0,42b	0,44 b	0,57 d	0,48	0,39 b	0,42 a	0,51 a
М35-1А П614	0,31 a	0,36 ab	0,41 cd	0,36 a	0,19 a	0,55cd	0,67 e	0,47	0,26 a	0,45 b	0,55 b
В среднем, по годам (фактор В)	0,34 a	0,38 a	0,43 b		0,31 a	0,50 b	0,62 c				
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*	-	-	-

Примечание: см. табл. 8

Таблица 10 – Фотосинтетический потенциал (тыс.м²сут/га) родительских линий сорго, 2010, 2012, 2013 гг.

ЦМС-линия, опылитель	Межфазные периоды ¹											
	всходы -кущение				кущение -выметывание				выметывание - полная спелость			
	2010	2012	2013	В среднем за 3 года ² (фактор А)	2010	2012	2013	В среднем за 3 года ² (фактор А)	2010	2012	2013	В среднем за 3 года ² (фактор А)
А3 Желтозерное 10	0,08	0,08	0,09	0,08	0,23 cd	0,10 ab	0,16 abc	0,16	0,20 b	0,43 d	0,52 f	0,38 a
А4 Желтозерное 10	0,09	0,08	0,05	0,07	0,30 d	0,08 a	0,13 ab	0,17	0,23 b	0,37 c	0,54 f	0,38 a
9Е Желтозерное 10	0,06	0,12	0,05	0,08	0,18 bc	0,11 ab	0,12 ab	0,14	0,14 a	0,51 ef	0,61 g	0,42 b
В среднем, по годам (фактор В)	0,08	0,09	0,06		0,23 b	0,09 a	0,14 a		0,19 a	0,44 b	0,56 c	
F _A	0,082				1,580				4,479*			
F _B	1,977				26,652*				317,832*			
F _{AB}	2,503				2,884				12,349*			
9Е Пищевое 614	0,05	0,08	0,08	0,07	0,06 ab	0,06 a	0,14 d	0,09	0,34 c	0,22 a	0,44 d	0,33 b
М35-1А Пищевое 614	0,10	0,09	0,07	0,09	0,10 bcd	0,07 ab	0,13 cd	0,10	0,34 bc	0,23 a	0,35 c	0,31 a
В среднем, по годам (фактор В)	0,08	0,08	0,08		0,08a	0,06a	0,13b		0,34 b	0,22 a	0,39 c	
F _A	3,289				2,500				7,353*			
F _B	0,132				23,008*				119,737*			
F _{AB}	3,684				1,914				10,980*			
Меркурий	0,05 ab	0,08 b	0,04 a	0,05 a	0,07	0,06	0,15	0,09 a	0,29 b	0,29 b	0,37 c	0,31 a
Пищевое 35	0,07 b	0,16 c	0,06 b	0,10 b	0,15	0,12	0,20	0,16 b	0,23 a	0,50 d	0,56 e	0,43 b
В среднем, по годам (фактор В)	0,06 a	0,12 b	0,05 a		0,11	0,09	0,18		0,26 a	0,39 b	0,46 c	
F _A	49,706*				8,082*				199,376*			
F _B	43,235*				4,819				218,908*			
F _{AB}	9,118*				0,143				116,720*			

Примечание: * p<0.05; ¹данные за каждый год, обозначенные разными буквами, значимо различаются при p<0.05 в соответствии с Тестом множественных сравнений Дункана; ²данные за 3 года, обозначенные разными буквами, значимо различаются при p<0.05.

3.1.2 Параметры чистой продуктивности фотосинтеза

Высокая продуктивность фотосинтеза – одно из важнейших условий формированию высокого урожая зерна и биомассы. Изучение параметров ЧПФ на цитоплазмах А3, А4 и 9Е показал значимые различия у гибридных комбинаций с геномом Желтозерное 10 в каждый год исследования (табл. 11).

За период вегетации «всходы-кущение» в среднем по обеим гибридным комбинациям наибольшее значение ЧПФ выявлено у гибридов на цитоплазме 9Е в острозасушливом 2010 году ($11,75 \text{ г/м}^2$ в сут.), при этом в условиях более прохладного сезона 2012 г. это значение было наименьшим ($3,03 \text{ г/м}^2$ в сут.). Наиболее высокие показатели ЧПФ в 2012 году были выявлены на цитоплазме А4 ($3,70 \text{ г/м}^2$ в сут.), в то время как в 2013 году – на цитоплазме А3 ($3,24 \text{ г/м}^2$ в сут.). В среднем за 3 года, значимый стимулирующий эффект цитоплазмы 9Е наблюдался в гибридной комбинации 9Е Желтозерное 10/Меркурий. У гибридов с опылителем Пищевое 35 значимых различий не выявлено. Максимальный показатель ЧПФ наблюдался у гибридов 9Е Желтозерное 10/Меркурий в 2010 году, характеризующемся низким содержанием осадков, и составил $20,41 \text{ г/м}^2$ в сут.

За вегетационный период «кущение-выметывание» наблюдались различия в среднем по изученным комбинациям в сезоны с нормальным и повышенным содержанием осадков (2012, 2013 г.г.). В гибридной комбинации Желтозерное 10/Меркурий в засушливом 2010 г. значимое снижение показателя ЧПФ зарегистрировано на цитоплазме А3 ($4,68 \text{ г/м}^2$ в сут.), тогда как во влажном 2012, в среднем по обеим гибридным комбинациям максимальный показатель наблюдался у гибрида на цитоплазме А3 ($11,98 \text{ г/м}^2$ в сут.). В 2013 г. наибольший показатель ЧПФ был отмечен на цитоплазме 9Е в обеих изученных гибридных комбинациях. В среднем за 3 года значимый стимулирующий эффект цитоплазмы в гибридной комбинации Желтозерное 10/Пищевое 35 был также зарегистрирован на цитоплазме 9Е ($8,96 \text{ г/м}^2$ в сут.), тогда как в гибридной комбинации Желтозерное 10/Меркурий – А4 ($10,60 \text{ г/м}^2$ в сут.).

За период «выметывание-полная спелость», в среднем за год по обеим

гибридным комбинациям, цитоплазма 9Е повышала показатели ЧПФ в 2012 году ($6,66 \text{ г/м}^2$ в сут.), в то время как в 2010 и в 2013 гг. этот эффект был наибольшим на цитоплазме А3 ($2,95 \text{ г/м}^2$ в сут. и $5,56 \text{ г/м}^2$ в сут., соответственно). Цитоплазма А4 приводила к снижению показателя ЧПФ в 2012 и 2013 гг. в обеих гибридных комбинациях. В среднем за 3 года у гибридов с опылителем Меркурий цитоплазма А4 также снижала величину ЧПФ ($3,52 \text{ г/м}^2$ в сут.).

У гибридов на основе ЦМС-линий с геномом Пищевое 614 за вегетационный период «всходы-кущение» цитоплазма М35-1А значимо увеличивала показатели ЧПФ в сравнении с цитоплазмой 9Е в среднем по обеим гибридным комбинациям в 2013 году ($3,55 \text{ г/м}^2$ в сут.) (табл. 12).

За вегетационный период «кущение-выметывание» в среднем по обеим гибридным комбинациям, было выявлено стимулирующее действие цитоплазмы 9Е, которое особенно ярко проявилось в острозасушливом 2010 году ($30,85 \text{ г/м}^2$ в сут. в комбинации 9Е П614/Меркурий). В среднем за 3 года наиболее высокие показатели ЧПФ были отмечены на цитоплазме 9Е (9Е Пищевое 614/ Меркурий) ($19,51 \text{ г/м}^2$ в сут.). В гибридной комбинации Пищевое 614/Пищевое 35 из-за значительного варьирования данных в разные сезоны значимые различия на этой стадии онтогенеза не выявлены.

За период вегетации «выметывание-полная спелость» в 2010 году в среднем по обеим гибридным комбинациям отмечалось стимулирующее действие цитоплазмы М35-1А, тогда как в 9Е в 2012 и 2013 годах исследования более высокие показатели наблюдались у гибридов на цитоплазме 9Е.

Изучение величины ЧПФ родительских линий показало значимые различия у ЦМС-линий с геномом Желтозерное 10 в фазы «кущение-выметывание» и «выметывание-полная спелость» (табл. 13). При этом в среднем по цитоплазме за 3 года цитоплазма 9Е увеличивала параметры ЧПФ в конце вегетации ($6,29 \text{ г/м}^2$ в сут.), в то время как цитоплазма А3 снижала величину этого показателя в середине и конце вегетации ($9,04$ и $3,61 \text{ г/м}^2$ в сут. соответственно). Особенно заметно стимулирующее действие цитоплазмы 9Е наблюдалось в условиях острой засухи – в 2010 году.

У линии с геномом Пищевое 614 отмечен значимый эффект цитоплазмы 9Е в среднем по цитоплазме за 3 года за период «кущение-выметывание» (16,36 г/м² в сут.). За период вегетации «всходы-кущение» цитоплазма М35-1А увеличивала показатели этого признака в 2010 году (6,22 г/м² в сут.), а за период «кущение-выметывание», наоборот, высокие показатели ЧПФ были зафиксированы на цитоплазме 9Е (29,78 г/м² в сут.). За вегетационный период «выметывание-полная спелость» линии сорго значимо не различались между собой.

Использованные опылители значимо различались по параметрам ЧПФ между собой только в фазу «выметывание – полная спелость» (табл. 13).

Таким образом, проведенные исследования свидетельствуют о наличии стимулирующего эффекта у цитоплазмы 9Е на величину ЧПФ, который наблюдался как в засушливые, так и во влажные сезоны, при этом выявлено негативное влияние цитоплазмы А4 на показатели ЧПФ в 2012 и 2013 гг. в начале и конце вегетации.

Таблица 11 – Чистая продуктивность фотосинтеза гибридов F1 сорго с изоядерными 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
<i>всходы-кущение</i>											
A3 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
A4 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
9E 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	-	-	-
<i>кущение-выметывание</i>											
A3 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
A4 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
9E 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	-	-	-
<i>выметывание-полная спелость</i>											
A3 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
A4 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
9E 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)	1,57a	6,12 b	5,76 b		1,59a	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	-	-	-

Примечание: см. табл. 8

Таблица 12 – Чистая продуктивность фотосинтеза гибридов F1 сорго с изоядерными 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	
<i>всходы-кущение</i>												
9Е П614	3,73	4,28	3,28	3,77	3,70	3,99	2,76	3,48	3,72	4,13	3,03 a	
М35-1А П614	3,13	4,18	3,43	3,58	5,03	4,05	3,66	4,25	4,08	4,11	3,55 b	
В среднем, по годам (фактор В)	3,43	4,23	3,36	0,401	4,37	4,02	3,21	3,510				
F _А (тип ЦМС)									0,191	8,369	1605,554*	
F _В (год)									2,813	-	-	-
F _{АВ}									0,836	-	-	-
<i>кущение-выметывание</i>												
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	
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	
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 _А (тип ЦМС)				39,93*				3,264	104,72*	22917,98*	12,42*	
F _В (год)				36,32*				73,43*	-	-	-	
F _{АВ}				15,62*				2,16	-	-	-	
<i>выметывание-полная спелость</i>												
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	
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	
В среднем, по годам (фактор В)	3,62 a	6,19 b	6,63 b		7,88	6,19	6,23					
F _А (тип ЦМС)				0,53				0,87	9,83*	877,68*	25349,49*	
F _В (год)				18,57*				1,11	-	-	-	
F _{АВ}				11,12*				3,29	-	-	-	

Примечание: см. табл. 8

Таблица 13 – Чистая продуктивность фотосинтеза (г/м² в сут.) родительских линий сорго, 2010, 2012, 2013 гг.

ЦМС-линия, опылитель	Межфазные периоды ¹											
	всходы - кущение				кущение - выметывание				выметывание - полная спелость			
	2010	2012	2013	В среднем за 3 года (фактор А)	2010	2012	2013	В среднем за 3 года ² (фактор А)	2010	2012	2013	В среднем за 3 года ² (фактор А)
А3 Желтозерное 10	5,48	4,85	3,43	4,59	3,97 а	15,20 fg	7,94 с	9,04 а	2,53 а	2,68 а	5,62 cd	3,61 а
А4 Желтозерное 10	3,94	4,87	3,31	4,04	3,80 а	15,90 g	11,41 de	10,37 b	5,02 cd	5,34 cd	5,86 d	5,41 b
9Е Желтозерное 10	3,94	4,76	3,89	4,20	7,06 bc	11,44 e	12,77 e	10,43 b	8,90 e	4,69 bc	5,28 cd	6,29 c
В среднем, по годам (фактор В)	4,45	4,83	3,54		4,94 а	14,18 c	10,71 b		5,48 b	4,24 а	5,59 b	
F _А	0,592				6,864*				68,776*			
F _В	3,250				241,450*				20,817*			
F _{АВ}	0,819				24,847*				41,328*			
9Е Пищевое 614	3,48 а	4,40 а	3,64 а	3,84	29,78 b	9,14 а	10,16 а	16,36 b	1,81 а	6,47 c	6,07 bc	4,78
М35-1А Пищевое 614	6,22 b	3,45 а	3,51 а	4,39	7,96 а	7,62 а	10,91 а	8,83 а	1,78 а	7,15 c	6,90 c	5,28
В среднем, по годам (фактор В)	4,85	3,93	3,57		18,87 b	8,38 а	10,53 а		1,80 а	6,82 b	6,48 b	
F _А	2,905				49,240*				3,795			
F _В	5,546				35,510*				162,679*			
F _{АВ}	12,001*				44,644*				1,121			
Меркурий	4,13	3,50	3,07	3,57	36,45 c	11,25 а	12,02 а	19,91	4,34 а	8,93 c	5,60 а	6,29 а
Пищевое 35	3,44	3,65	3,38	3,49	28,90 bc	5,61 а	9,40 а	14,64	11,93 d	8,72 bc	6,32 а	8,99 b
В среднем, по годам (фактор В)	3,79	3,58	3,23		32,67 b	8,43 а	10,71 а		8,13 b	8,82 b	5,96 а	
F _А	0,040				3,883				32,669*			
F _В	0,784				33,453*				13,310*			
F _{АВ}	0,705				0,289				27,071*			

Примечание: см. табл. 10



Представленные выше экспериментальные данные убедительно доказывают наличие влияния типа цитоплазмы на показатели фотосинтетического потенциала и чистой продуктивности фотосинтеза у гибридов F1 сорго. При этом, условия внешней среды оказывают решающее влияние на проявление цитоплазматических различий. Кроме того, проявление различий зависело от генотипа гибрида и фазы онтогенеза: цитоплазма А3 снижала величину ФП гибридов F1 в фазе «кущение – выметывание», тогда как цитоплазма 9Е способствовала повышению ЧПФ за тот же период вегетации по сравнению с цитоплазмами А3 и А4 (в комбинации Желтозерное 10/Пищевое 35) и М35-1А (в комбинациях с ЦМС-линиями с геномом Пищевое 614); в комбинации Желтозерное 10/Меркурий цитоплазма А4 значительно стимулировала ЧПФ в фазе «кущение – выметывание» и снижала ее в фазе «выметывание – полная спелость». Стимулирующий эффект цитоплазмы 9Е особенно резко проявлялся в жарких и засушливых условиях внешней среды. Дисперсионный анализ подтвердил роль взаимодействия условий сезона и типа цитоплазмы в формировании ФП и ЧПФ (высокие значения F_{AB}). Следует отметить, что изученные гибриды были получены на основе изо-ядерных ЦМС-линий, отличающихся друг от друга только типом цитоплазмы с использованием одних и тех же опылителей. Поэтому сравнение между собой таких гибридов позволило в чистом виде выявить наличие или отсутствие влияния цитоплазмы на исследованные признаки.

3.1.3 Проявление эффекта гетерозиса по параметрам фотосинтетической активности

В условиях неблагоприятной окружающей среды повышение продуктивности сельскохозяйственных растений путем использования эффекта гетерозиса – одна из основных задач селекции. Известно, что увеличение жизнеспособности и мощности гибридов первого поколения, в результате гетерозиса, способно превзойти родителей по многим хозяйственно-ценным признакам, таким, как урожайность зерна и биомассы (Hariprasanna et al., 2012; Thakare et al., 2014; Mohammed et al., 2015; Ringo et al., 2015; Костылев, Костылева, 2020).

С открытием ЦМС у сорго стало возможным получение практически любого количества семян первого поколения. В тоже время внедрение в производство новых гибридов, главным образом, зависит от правильного подбора родительских пар, обладающих рядом ценных качеств и свойств, таких как скороспелость, засухоустойчивость, устойчивость к болезням и вредителям и др., а также высокого качества семян первого поколения.

Эффект гетерозиса фотосинтетического потенциала. У гибридов сорго на цитоплазмах А3, А4, 9Е и М35-1А было изучено проявление истинного и гипотетического гетерозиса по параметрам ФП за все периоды вегетации. Изучение истинного гетерозиса по величине ФП, т.е. превышения анализируемого показателя ФП над лучшей родительской формой, показало, что высокие положительные значения наблюдались у гибридов на цитоплазме 9Е за все вегетационные периоды преимущественно в 2010 г. (наибольшая величина выявлена в гибридной комбинации 9Е Желтозерное 10/Меркурий и составила 1816,67 %) (табл. 14). Очевидно, что данный факт обусловлен исключительно высокими показателями ФП у гибридов на этой цитоплазме. У гибридов на основе ЦМС-линий с геномом Желтозерное 10 высокий эффект гетерозиса был выявлен на цитоплазме А4 в 2012 году за период «кущение-выметывание» и в 2012 и 2013 годах за вегетационный период «выметывание-полная спелость», что и следовало

ожидать, учитывая высокие показатели ФП у гибридов именно с этой цитоплазмой. Цитоплазма А3 увеличивала гетерозис по сравнению с другими цитоплазмами в межфазные периоды «всходы-кущение» и «кущение-выметывание» в 2012 и 2013 годах исследований.

У гибридов также было изучено проявление гипотетического гетерозиса, т.е. превышения анализируемого показателя ФП над средним показателем родительских форм (табл. 15). Было выявлено положительное влияние гипотетического гетерозиса на цитоплазме А4 за периоды «кущение-выметывание» и «выметывание-полная спелость» в годы с нормальным и повышенным содержанием осадков (2012 и 2013 гг.), при этом величина гетерозиса достигала 300% в гибридной комбинации с опылителем Меркурий.

Также выявлено стимулирующее действие цитоплазмы 9Е у гибридов на основе ЦМС-линий с геномом Пищевое 614 в разные годы исследований. На стерильной цитоплазме М35-1А положительный гетерозис был зафиксирован у гибридов, полученных на основе опылителя Меркурий в разные годы исследований, в то время как у гибридов, полученных на основе опылителя Пищевое 35 исключительно в годы с повышенным содержанием осадков, что свидетельствует о разной засухоустойчивости отцовских родительских форм.

Таблица 14 – Проявление эффекта истинного гетерозиса (%) на фотосинтетический потенциал гибридов сорго на разных типах стерильных цитоплазм, 2010, 2012, 2013 гг.

Гибрид	Межфазные периоды								
	всходы - кушение			кушение - выметывание			выметывание - полная спелость		
	2010	2012	2013	2010	2012	2013	2010	2012	2013
А3 Желтозерное 10/Меркурий	62,50	75,00	-11,11	217,39	60,00	125,00	358,62	132,56	107,69
А4 Желтозерное 10/Меркурий	677,78	37,50	120,00	203,33	250,00	106,67	393,10	208,11	127,78
9Е Желтозерное 10/Меркурий	1816,67	16,67	120,00	488,89	100,00	113,33	600,00	98,04	60,66
А3 Желтозерное 10/Пищевое 35	137,50	0,00	0,00	482,61	183,33	200,00	404,35	102,00	146,43
А4 Желтозерное 10/Пищевое 35	244,44	-43,75	-16,67	433,33	216,67	180,00	391,30	164,00	178,57
9Е Желтозерное 10/Пищевое 35	257,14	-25,00	83,33	1016,67	150,00	80,00	726,09	74,51	83,61
9Е Пищевое 614/Меркурий	60,00	-25,00	-37,50	-14,29	50,00	-26,67	8,82	37,93	2,27
М35-1А Пищевое 614/Меркурий	60,00	-11,11	-14,29	-10,00	28,57	-26,67	-8,82	24,14	10,81
9Е Пищевое 614/Пищевое 35	100,00	-50,00	-25,00	146,67	-16,67	-45,00	23,53	-12,00	1,79
М35-1А Пищевое 614/Пищевое 35	0,00	-43,75	14,29	26,67	-25,00	5,00	-44,12	10,00	19,64

Таблица 15 – Проявление эффекта гипотетического гетерозиса (%) на фотосинтетический потенциал гибридов сорго на разных типах стерильных цитоплазм, 2010, 2012, 2013 гг.

Гибрид	Межфазные периоды								
	всходы - кушение			кушение - выметывание			выметывание - полная спелость		
	2010	2012	2013	2010	2012	2013	2010	2012	2013
А3 Желтозерное 10/Меркурий	100,00	75,00	23,08	386,67	100,00	132,26	442,86	177,78	142,70
А4 Желтозерное 10/Меркурий	900,00	37,50	144,44	391,89	300,00	121,43	450,00	245,45	170,33
9Е Желтозерное 10/Меркурий	1990,91	40,00	144,44	748,00	158,82	137,04	844,19	152,50	100,00
А3 Желтозерное 10/Пищевое 35	153,33	33,33	20,00	605,26	209,09	233,33	439,53	117,20	155,56
А4 Желтозерное 10/Пищевое 35	287,50	-25,00	-9,09	611,11	280,00	239,39	391,30	203,45	183,64
9Е Желтозерное 10/Пищевое 35	284,62	-14,29	100,00	1118,18	160,87	125,00	927,03	76,24	91,45
9Е Пищевое 614/Меркурий	60,00	-20,00	-16,67	-7,69	50,00	-24,14	17,46	56,86	11,11
М35-1А Пищевое 614/Меркурий	113,33	-5,88	9,09	5,88	38,46	-21,43	-1,59	38,46	13,89
9Е Пищевое 614/Пищевое 35	133,33	-30,43	-14,29	252,38	11,11	-35,29	47,37	22,22	14,00
М35-1А Пищевое 614/Пищевое 35	17,65	-28,00	23,08	52,00	-5,26	27,27	-33,33	50,68	47,25

Эффект гетерозиса чистой продуктивности фотосинтеза. У гибридов сорго на цитоплазмах АЗ, А4, 9Е и М35-1А было изучено проявление истинного и гипотетического гетерозиса по параметрам ЧПФ за все периоды вегетации. По показателям ЧПФ у большинства гибридов за все межфазные периоды отмечался отрицательный истинный гетерозис (табл. 16). Предположительно, данный факт обусловлен невысокой скоростью развития гибридов, в сравнении с родительскими линиями, так как величина ЧПФ обратно пропорциональна длительности соответствующего вегетационного периода. Положительный гетерозис отмечался на цитоплазмах 9Е и М35-1А у гибридов на основе ЦМС-линий с геномом Пищевое 614, а также в разные годы исследований за исключением 2013 года за период «выметывание - полная спелость», где наибольшая величина этого признака была выявлена на цитоплазме АЗ и составила 14,41 %.

Изучение гипотетического гетерозиса по показателям ЧПФ также выявило отрицательное проявление изучаемого признака (табл. 17). На цитоплазме 9Е наблюдался положительный гетерозис у гибридов в разные годы исследований, при этом на цитоплазме АЗ зафиксировано положительные значения гетерозиса в фазы «кущение – выметывание» и «выметывание – полная спелость» в годы с повышенным влагообеспечением (с опылителем Меркурий). У обеих гибридных комбинаций на цитоплазме М35-1А отмечен положительный гетерозис за период «всходы - кущение» в 2012 и 2013 годах исследования и в 2010 году признака за вегетационный период «выметывание – полная спелость». За период вегетации «кущение – выметывание» положительный эффект выявлен только у гибридов с опылителем Пищевое 35.

Таблица 16 – Проявление эффекта истинного гетерозиса (%) на чистую продуктивность фотосинтеза гибридов сорго на разных типах стерильных цитоплазм, 2010, 2012, 2013 гг.

Гибрид	Межфазные периоды								
	всходы - кушение			кушение - выметывание			выметывание - полная спелость		
	2010	2012	2013	2010	2012	2013	2010	2012	2013
А3 Желтозерное 10/Меркурий	10,04	-29,28	-9,91	-87,16	-8,75	-28,54	-32,03	-35,39	14,41
А4 Желтозерное 10/Меркурий	128,57	-22,79	-10,27	-78,44	-11,45	-17,80	-83,27	-53,86	-4,44
9Е Желтозерное 10/Меркурий	394,19	-40,97	-19,28	-79,12	-18,71	-11,04	-89,78	-5,15	-6,43
А3 Желтозерное 10/Пищевое 35	-32,66	-34,23	-1,17	-88,20	-33,62	-15,00	-88,01	-35,67	-25,95
А4 Желтозерное 10/Пищевое 35	-14,47	-25,46	-23,96	-86,16	-45,60	-15,60	-82,98	-60,67	-53,01
9Е Желтозерное 10/Пищевое 35	-21,57	-31,51	-15,68	-47,19	-1,92	-14,02	-88,94	-44,38	-24,05
9Е Пищевое 614/Меркурий	-9,69	-2,73	-9,89	-15,36	46,93	-7,24	-43,09	-37,18	29,98
М35-1А Пищевое 614/Меркурий	-49,68	19,43	-2,28	-60,19	-1,69	-11,98	10,14	-24,30	-22,03
9Е Пищевое 614/Пищевое 35	6,32	9,32	-24,18	-75,82	75,93	11,71	-53,65	-19,61	-0,32
М35-1А Пищевое 614/Пищевое 35	-19,13	10,96	4,27	-85,19	96,19	8,25	-14,17	-38,30	-10,58

Таблица 17 – Проявление эффекта гипотетического гетерозиса (%) на чистую продуктивность фотосинтеза гибридов сорго на разных типах стерильных цитоплазм, 2010, 2012, 2013 гг.

Гибрид	Межфазные периоды								
	всходы - кушение			кушение - выметывание			выметывание - полная спелость		
	2010	2012	2013	2010	2012	2013	2010	2012	2013
А3 Желтозерное 10/Меркурий	25,49	-17,84	-4,92	-76,84	4,88	-13,93	-14,12	-0,60	14,62
А4 Желтозерное 10/Меркурий	133,95	-10,16	-6,90	-60,94	3,72	-15,66	-82,05	-42,26	-2,27
9Е Желтозерное 10/Меркурий	405,82	-31,96	-9,77	-65,02	-18,03	-8,35	-86,25	24,38	-3,68
А3 Желтозерное 10/Пищевое 35	-17,26	-24,94	-0,44	-79,25	-3,03	-7,84	-80,22	-1,58	-21,61
А4 Желтозерное 10/Пищевое 35	-8,67	-14,79	-23,17	-75,54	-19,57	-7,45	-76,05	-51,21	-51,23
9Е Желтозерное 10/Пищевое 35	-16,26	-22,47	-9,77	-73,86	31,61	-0,95	-87,33	-27,67	-17,24
9Е Пищевое 614/Меркурий	-1,97	8,35	-2,24	-6,84	62,14	0,54	-19,67	-27,14	35,22
М35-1А Пищевое 614/Меркурий	-39,52	20,29	4,26	-34,65	17,22	-7,72	56,21	-15,92	-13,92
9Е Пищевое 614/Пищевое 35	6,94	-0,87	-21,37	-75,46	118,03	16,05	-19,51	-7,70	1,69
М35-1А Пищевое 614/Пищевое 35	4,14	14,08	6,24	-76,78	126,00	16,30	49,38	-32,20	-6,66

3.2 Урожайность биомассы

Урожайность биомассы также различалась у гибридов с разными типами стерильных цитоплазм (табл. 18). Анализ полученных данных показал, что наибольшая урожайность биомассы в среднем по обеим изученным гибридным комбинациям за год была отмечена на цитоплазмах 9Е в 2010 и 2013 гг. (59,50 и 34,51 т/га соответственно) и на цитоплазме А3 в 2012 году (55,07 т/га). В среднем за 3 года значимые различия по показателям урожайности биомассы выявлены на цитоплазме 9Е в гибридной комбинации с опылителем Меркурий, которая составила 51,26 т/га. Обнаружено стимулирующее действие цитоплазмы 9Е в условиях сухого и жаркого 2010 года с обоими опылителями и составили 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, в условиях высокой температуры обеспечивает более интенсивное развитие биомассы растений, по сравнению с другими типами стерильных цитоплазм. Примечательно, в гибридной комбинации А3 Желтозерное10/Меркурий в 2010 году наблюдалась наименьшая урожайность биомассы (26,50 т/га), но в 2012 году в гибридной комбинации, полученной на основе опылителя Меркурий, наоборот-наибольшая (56,86 т/га). Такие колебания свидетельствуют о высокой чувствительности разных типов стерильных цитоплазм от метеоусловий и генотипа родителей.

У гибридов с геномом Пищевое 614 в среднем по обеим изученным гибридным комбинациям отмечалось стимулирующее действие цитоплазмы 9Е в 2013 году (21,50 т/га), при этом за 3 года исследований значимых различий по признаку урожайности биомассы не выявлено. В то же время, наблюдались значимые различия между гибридами с разными типами стерильных цитоплазм в отдельные сезоны исследований. Наибольшая урожайность биомассы зарегистрирована на цитоплазме 9Е с опылителем Меркурий в 2013 году (24,00 т/га) и у гибридов с опылителем Пищевое 35 в 2010 году (30,90 т/га). Высокая

величина F-критерия для взаимодействия двух факторов (год×цитоплазма) указывает, что на проявление цитоплазматических эффектов решающее влияние оказывают условия внешней среды.

В среднем по обеим изученным гибридным комбинациям высокие показатели урожайности биомассы отслеживаются на цитоплазме 9Е в 2010 и 2013 гг., а также на цитоплазме АЗ в 2012 году исследования.

У ЦМС-линий и опылителей значимые различия по показателям урожайности биомассы отсутствовали (табл. 19).

Таблица 18 – Урожайность биомассы гибридов F1 сорго с изоядерными 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	В среднем за 3 года	2010	2012	2013	В среднем за 3 года	2010	2012	2013
А3 Желтозерное 10	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
А4 Желтозерное 10	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
9Е Желтозерное 10	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 _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*	-	-	-
9Е Пищевое 614	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
М35-1А Пищевое 614	28,00 b	19,87 ab	11,99 a	19,95	21,00 a	22,83 a	25,00 ab	22,94	24,50	21,35	18,50 a
В среднем по годам (фактор В)	23,50	23,10	18,00		25,95	22,38	22,00				
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 19 – Урожайность биомассы родительских линий сорго с изоядерными ЦМС-линиями с разными типами стерильных цитоплазм, т/га, 2010, 2012, 2013 гг.

ЦМС-линия, опылитель	Год			В среднем, по цитоплазме (фактор А)
	2010	2012	2013	
А3 Желтозерное 10	9,60	19,39	13,01	14,00
А4 Желтозерное 10	10,04	10,97	12,99	11,33
9Е Желтозерное 10	11,30	12,52	14,99	12,94
В среднем, по годам (фактор В)	10,31	14,29	13,66	
F _А				1,059
F _В				2,691
F _{АВ}				1,644
9Е Пищевое 614	10,40 b	6,34 a	14,00 cd	10,25
М35 Пищевое 614	8,00 ab	7,17 a	15,00 d	10,06
В среднем, по годам (фактор В)	9,20 b	6,76 a	14,50 c	
F _А				0,085
F _В				49,377*
F _{АВ}				2,890
Меркурий	9,80	14,85	18,00	14,22
Пищевое 35	14,00	19,39	22,00	18,46
В среднем, по годам (фактор В)	11,90	17,12	20,00	
F _А				3,535
F _В				4,406
F _{АВ}				0,005

Примечание: см. табл. 18

3.3. Урожайность сухого вещества

Анализ урожайности сухого вещества – важнейший показатель в селекции кормовых культур, характеризующий питательную ценность образца. В селекции сорго значительное внимание уделяется созданию высокогетерозисных гибридов, которые превосходят лучшую родительскую форму по урожайности зерна и биомассы на 15-30, а иногда на 50% (Premalatha et al., 2006; Ковтунова и др., 2017; Болдырева, Бритвин 2017; Volodin et al., 2018). Благодаря высокой УСВ сорго является важной кормовой культурой в особенности для регионов, подверженных воздействию засухи (Perazzo et al., 2017).

Анализ показателей УСВ у гибридов с ЦМС-линиями с геномом Желтозерное 10 на цитоплазмах А3, А4 и 9Е и двумя опылителями, показал, что в среднем по комбинациям за 3 года значимые различия наблюдались за периоды «кущение – выметывание» и «выметывание-полная спелость» (табл. 20). При этом в середине вегетации цитоплазма А3 снижала величину УСВ (до 4,32 т/га), в конце вегетации цитоплазма 9Е увеличивала показатели этого признака в сравнении с цитоплазмами А3 и А4 (до 10,83 т/га). Отмечено, что у гибридных комбинаций цитоплазма А3 снижала показатели УСВ в засушливом 2010 году в фазу «кущение-выметывание» и составила 5,53 т/га, в то время как цитоплазма 9Е их увеличивала в фазу «выметывание-полная спелость» также в 2010 году – 13,40 т/га. В среднем по годам на цитоплазме А3 отмечались наиболее низкие показатели УСВ за межфазные периоды «всходы-кущение» и «кущение-выметывание» у гибридов с опылителем Меркурий и Пищевое 35. Отмечено стимулирующее действие цитоплазмы А4 в гибридной комбинации с опылителем Пищевое 35 за период «кущение-выметывание», которое составило 6,29 т/га, а также положительный эффект наблюдался на цитоплазме 9Е за период вегетации «выметывание-полная спелость» у гибридов с опылителем Меркурий (11,41 т/га).

За вегетационный период «всходы-кущение» значимый стимулирующий эффект был отмечен у гибридов на цитоплазме А4, причем он наблюдался в 2010 году у гибридов, полученных на основе опылителей Меркурий (2,62 т/га) и

Пищевое 35 (1,01 т/га). За периоды вегетации «кущение-выметывание» и «выметывание-полная спелость» у гибридов на цитоплазме 9Е отмечены наибольшие показатели УСВ в 2010 году в комбинациях с опылителем Меркурий и Пищевое 35 и в 2012 году в гибридной комбинации 9Е Желтозерное 10/Меркурий. Также следует отметить, что за период «кущение-выметывание» на цитоплазме А4 наблюдались высокие показатели УСВ в годы с повышенным содержанием осадков (2012 и 2013 гг.).

У гибридов на основе ЦМС-линий с геномом Пищевое 614 на цитоплазмах 9Е и М35-1А и опылителями Меркурий и Пищевое 35 в среднем за 3 года исследований выраженные различия по показателям УСВ наблюдались только 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) (табл. 21). За межфазный период «выметывание – полная спелость» значимые эффекты типа цитоплазмы наблюдались только у гибридов с опылителем 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, полученных на основе опылителя Меркурий за оба межфазных периода.

Таблица 20 – Урожайность сухого вещества у гибридов F1 зернового сорго на цитоплазмах А3, А4 и 9Е, 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	
Всходы – кушение												
А3 Желтозерное 10	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 Желтозерное 10	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 Желтозерное 10	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 _А (тип ЦМС)				85,939*				1,376	0,748			
F _В (год)				685,287*				131,675*	9,426*			
F _{АВ}				88,360*				7,508*	0,943			
Кушение – выметывание												
А3 Желтозерное 10	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 Желтозерное 10	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 Желтозерное 10	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 _А (тип ЦМС)				41,358*				441,445*	5,834*			
F _В (год)				118,907*				9845,781*	34,193*			
F _{АВ}				24,746*				625,286*	4,238*			
Выметывание-полная спелость												
А3 Желтозерное 10	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 Желтозерное 10	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 Желтозерное 10	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 _А (тип ЦМС)				56,128*					14,931*			
F _В (год)				7,454*					11,764*			
F _{АВ}				31,068*					15,256*			

Примечание: см. табл. 8

Таблица 21 – Урожайность сухого вещества у гибридов F1 зернового сорго на цитоплазмах 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	
<i>Всходы – кушение</i>												
9Е Пищевое 614	0,28	0,21	0,20	0,23	0,62	0,26	0,25	0,38	0,45	0,23	0,22	0,30
М35-1А Пищевое 614	0,44	0,22	0,19	0,29	0,52	0,30	0,17	0,33	0,48	0,26	0,18	0,31
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)									0,004			
F _B (год)									10,140*			
F _{AB}									0,226			
<i>Кушение – выметывание</i>												
9Е Пищевое 614	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
М35-1А Пищевое 614	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
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			
<i>Выметывание – полная спелость</i>												
9Е Пищевое 614	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
М35-1А Пищевое 614	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
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: см. табл. 8

3.4. Гетерозис урожайности сухого вещества

У изученных гибридов сорго определяли проявление истинного гетерозиса по показателям УСВ (табл. 22). У гибридов ЦМС-линий с геномом Желтозерного 10 и обоими опылителями, Меркурием и Пищевым 35, в экстремально засушливом 2010 г. за все межфазные периоды максимальные показатели гетерозиса наблюдались на цитоплазме 9Е, тогда как минимальные – на цитоплазме А3.

В более влажном 2012 г. максимальные показатели гетерозиса за период «кущение – выметывание» наблюдались у гибридов на цитоплазме А4 (274 % у гибридов с Меркурием и 203 % у гибридов с Пищевым 35). В то же время, за период «выметывание – полная спелость» гибриды с разными опылителями различались по проявлению гетерозиса: максимальный показатель у гибридов, полученных на основе опылителя Меркурий наблюдался на цитоплазме 9Е (177 %), а минимальный – на цитоплазме А3 (142 %), тогда как у гибридов, полученных на основе опылителя Пищевое 35 имела место противоположная ситуация.

В 2013 г., характеризовавшемся наиболее высоким ГТК (более мягкие условия произрастания), наиболее высокие показатели гетерозиса в фазу «выметывание – полная спелость» наблюдались у гибридов на цитоплазме А3, а наименьшие – на 9Е.

У гибридов на основе ЦМС-линий с геномом Пищевого 614 с обоими опылителями – Меркурием и Пищевым 35 – цитоплазма 9Е давала более высокие показатели истинного гетерозиса по признаку УСВ за все периоды вегетации в каждый сезон исследования, по сравнению с цитоплазмой М35-1А.

Таблица 22 – Проявление истинного гетерозиса по урожайности сухого вещества у гибридов F1 зернового сорго на стерильных цитоплазмах АЗ, А4, 9Е и М35-1А, 2010, 2012, 2013 гг., %

Гибридная комбинация	Всходы – кущение			Кущение – выметывание			Выметывание – полная спелость		
	2010	2012	2013	2010	2012	2013	2010	2012	2013
АЗ Желтозерное 10/ Меркурий	105,13	48,28	-7,14	65,25	30,51	145,58	198,78	142,34	156,23
А4 Желтозерное 10/ Меркурий	413,73	28,57	20	271,81	274,17	104,47	297,27	155,56	114,43
9Е Желтозерное 10/ Меркурий	760,71	-18,18	183,3	419,69	74,48	157,75	333,86	177,32	93,37
АЗ Желтозерное 10/ Пищевое 35	76,92	-10,87	-7,14	52,58	122,03	203,66	245,12	76,82	120,08
А4 Желтозерное 10/ Пищевое 35	98,04	-21,74	-44	114,16	203,33	217,32	236,36	62,07	95,75
9Е Желтозерное 10/ Пищевое 35	204,00	-36,96	40	128,54	149,66	140,11	305,96	50,38	91,12
9Е Пищевое 614/ Меркурий	12	-19,23	-4,76	-8,11	103,80	-3,5	117,33	31,53	-12,06
М35-1А Пищевое 614/ Меркурий	-31,25	-15,38	5,56	-33,20	38,36	1,46	147,32	8,41	29,86
9Е Пищевое 614/ Пищевое 35	148,00	-43,48	28,57	-29,44	139,24	46,34	219,41	-2,5	22,59
М35-1А Пищевое 614/ Пищевое 35	-18,75	-34,78	-15	-72,58	99,02	-10,98	92,35	-10,15	-1,93

3.5 Влияние стерильной цитоплазмы на содержание и перевариваемость белка и крахмала у линий и гибридов зернового сорго

Как известно, зрелое зерно сорго состоит из трех основных частей: семенной оболочки (перикарпия), эндосперма и зародыша (Bean et al., 2018; Mohamed et al., 2022). В состав клеточных стенок оболочек и эндосперма входят пищевые волокна. Их количество в среднем составляет 2,6 %. Они представлены целлюлозой, лигнином и гемицеллюлозой. Питательная ценность зерна сорго обусловлена в основном содержанием крахмала (60-70 % в среднем, до 85 % у отдельных образцов) и белка (10-12 %, в среднем, до 16 % у отдельных образцов), а также витаминами, свободными аминокислотами, антиоксидантами и др. (Rooney, Pflugfelder, 1986; Wong et al., 2009; Xiong et al., 2019; Mohamed et al., 2022). Около 80% всего крахмала и протеина находится в эндосперме (Arun et al., 2009).

Сорго отличается сравнительно низкой питательной ценностью зерна, которая обусловлена устойчивостью его запасных белков (кафиринов, которые составляют 70-80 % от всего белка сорго) к расщеплению протеазами и низким содержанием незаменимых аминокислот (лизин, треонин, триптофан). Устойчивость кафиринов к действию протеаз обусловлена взаимодействием кафиринов с небелковыми компонентами, такими как полифенолы (в частности, танины), фитаты, липиды, крахмал, элементы клеточной стенки (Oria et al., 1995, Wong et al., 2010; de Mesa-Stonestreet et al., 2010). Важнейшими причинами устойчивости кафиринов к протеолитическому расщеплению является способность кафиринов к формированию внутри- и межмолекулярных дисульфидных (S-S) связей, образующихся между цистеинами, входящими в состав γ - и β -кафиринов. За счет формирования таких S-S-связей формируются олиго- и полимеры кафиринов, устойчивые к действию протеаз. Кроме того, γ - и β -кафирины расположены по периферии белковых телец клеток эндосперма, и, препятствуют перевариванию α -кафиринов, составляющих до 60-70 % всех кафиринов зерна сорго, которые локализованы внутри белковых телец (Shull et al., 1992; Belton et al., 2006; de Mesa-Stonestreet et al., 2010; Duressa et al., 2018).

Создание сортов и гибридов с высокой перевариваемостью запасных белков – это одно из важнейших направлений в селекции сорго. В этой связи представляет значительный интерес изучение влияния типа стерильной цитоплазмы на содержание и перевариваемость белка в зерне исследуемых ЦМС-линий.

3.5.1 Общее содержание белка у гибридов на основе изо-ядерных ЦМС-линий

Анализ содержания общего белка в зерне гибридов F1 ЦМС-линий с геномом Желтозерное 10 и опылителем Меркурий выявил наличие значимых различий, при этом исследуемые гибридные комбинации различались в разные сезоны исследований (рис. 1).

В среднем за два года наименьшее содержание белка выявлено у гибрида на цитоплазме 9E (11,0%), тогда как значимые различия между гибридами на цитоплазмах A3 и A4 не выявлены. Наиболее высокое содержание белка наблюдалось у гибрида на цитоплазме A4 в 2012 году (13,0%), характеризующемся избытком осадков во второй половине вегетации, тогда как в 2013 году стимулирующий эффект цитоплазмы A4 не проявился.

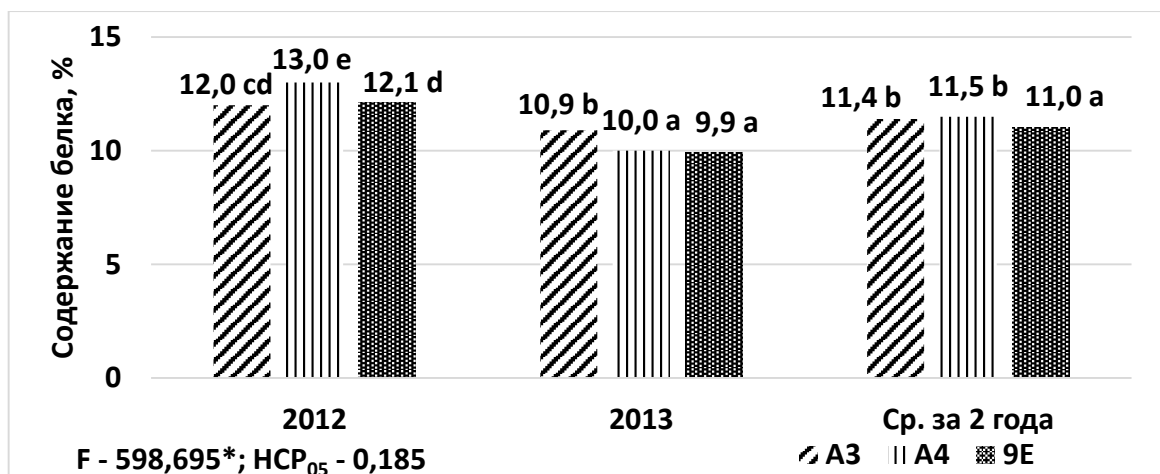


Рисунок 1 – Общее содержание белка, % в зерне гибридов F1 на основе ЦМС-линий с геномом Желтозерное 10 на разных типах стерильных цитоплазм (A3, A4, 9E) и опылителем Меркурий
Примечание: * $p < 0.05$; данные по каждой гибридной комбинации, обозначенные разными буквами, значимо различаются при $p < 0.05$ в соответствии с Тестом множественных сравнений Дункана.

У гибридов F1, полученных с использованием ЦМС-линий с геномом Желтозерное 10 на стерильных цитоплазмах А3, А4 и 9Е и опылителем Пищевое 35, содержание белка в среднем за два года было значимо снижено на цитоплазме 9Е, так же, как и у гибридов с опылителем Меркурий. 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 (рис. 2).

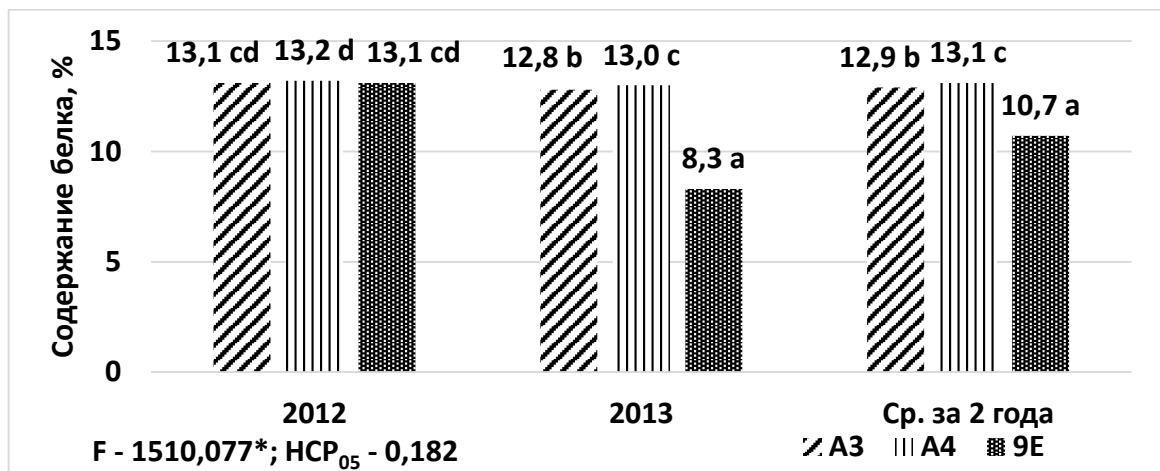


Рисунок 2 – Общее содержание белка, % в зерне гибридов F1 на основе ЦМС-линий с геномом Желтозерное 10 на разных типах стерильных цитоплазм (А3, А4, 9Е) и опылителем Пищевое 35
Примечание: см. рис. 1

В гибридных комбинациях ЦМС-линий с геномом Пищевое 614 и опылителем Меркурий, цитоплазма М35-1А увеличивала содержание белка в среднем за два года исследований на 2,1%, при этом в 2012 году превышение над цитоплазмой 9Е составляло 4%, тогда как в 2013 г. статистически значимые различия отсутствовали (рис. 3).

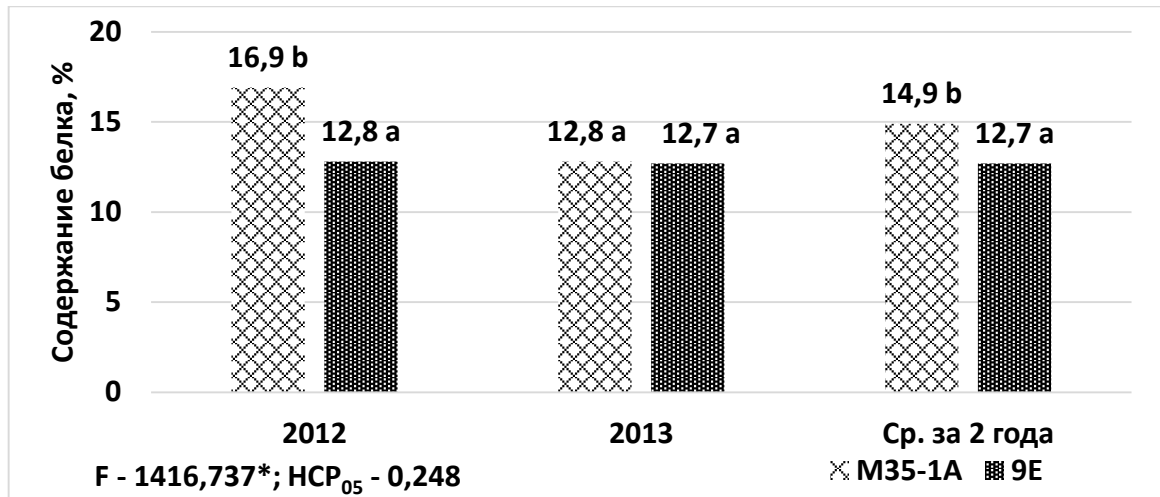


Рисунок 3 – Общее содержание белка, % в зерне гибридов F1 на основе ЦМС-линий с геномом Пищевое 614 на разных типах стерильных цитоплазм (9Е и М35-1А) и опылителем Меркурий
Примечание: см. рис. 1

У гибридов с ядерным геномом Пищевое 614 и опылителем Пищевое 35 значимые различия в 2012 году не были выявлены, тогда как в 2013 г. и в среднем за два года цитоплазма М35-1А снижала содержание белка, по сравнению с цитоплазмой 9Е (рис. 4). Эти данные свидетельствуют, что эффекты цитоплазмы М35-1А различаются у гибридов Пищевое 614/ Пищевое 35 и Пищевое 614/ Меркурий. Эти различия могут быть обусловлены разными условиями внешней среды в период созревания зерна. Следует отметить, что содержание белка у гибридов, полученных на основе опылителя Пищевое 35 в 2013 году было на 2-3% ниже, чем в 2012 г. Очевидно, что в условиях внешней среды, не благоприятствующих накоплению белка, стимулирующий эффект цитоплазмы М35-1А, наблюдавшийся в гибридной комбинации Пищевое 614/Меркурий, не проявляется у гибридов Пищевое 614/ Пищевое 35.

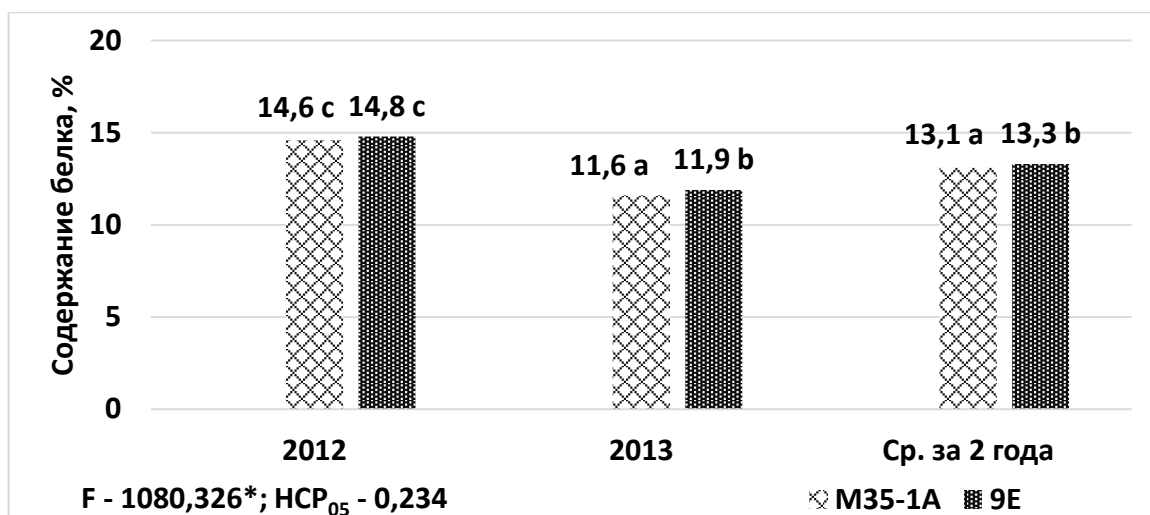


Рисунок 4 – Общее содержание белка, % в зерне гибридов F1 на основе ЦМС-линий с геномом Пищевое 614 на разных типах стерильных цитоплазм (9Е и М35-1А) и опылителем Пищевое 35. Примечание: см. рис. 1

Различия в содержании общего белка также наблюдались между материнскими ЦМС-линиями, однако они носили несколько иной характер (рис. 5). У ЦМС-линий отмечалось стимулирующее действие цитоплазмы 9Е с геномом Желтозерное 10 в среднем за два года исследований, а также в каждый из сезонов исследования. При этом цитоплазма А4 снижала показатели данного признака. Эти данные свидетельствуют о влиянии ядерного генома на проявление цитоплазматических эффектов.

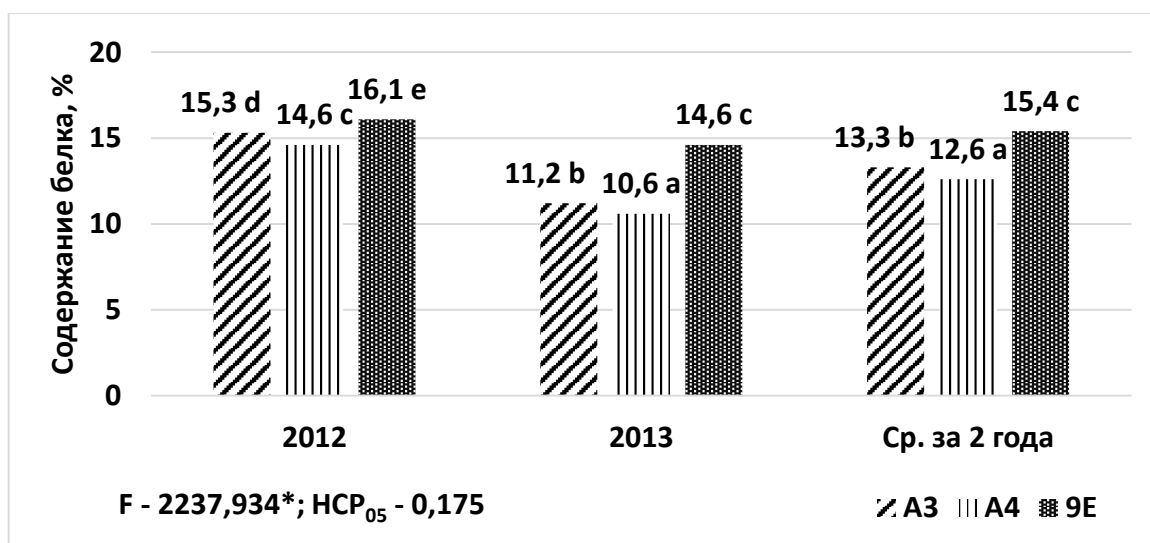


Рисунок 5 – Общее содержание белка, % в зерне на основе ЦМС-линий с геномом Желтозерное 10 на разных типах стерильных цитоплазм (А3, А4, 9Е). Примечание: см. рис. 1

У гибридов с ЦМС-линиями на стерильных цитоплазмах 9Е и М35-1А с геномом Пищевое 614 также выявлено положительное действие цитоплазмы 9Е на содержание общего белка в среднем за два года исследований (рис. 6). Значимый эффект цитоплазмы 9Е наблюдался в 2013 году, при этом в 2012 году различий не было.

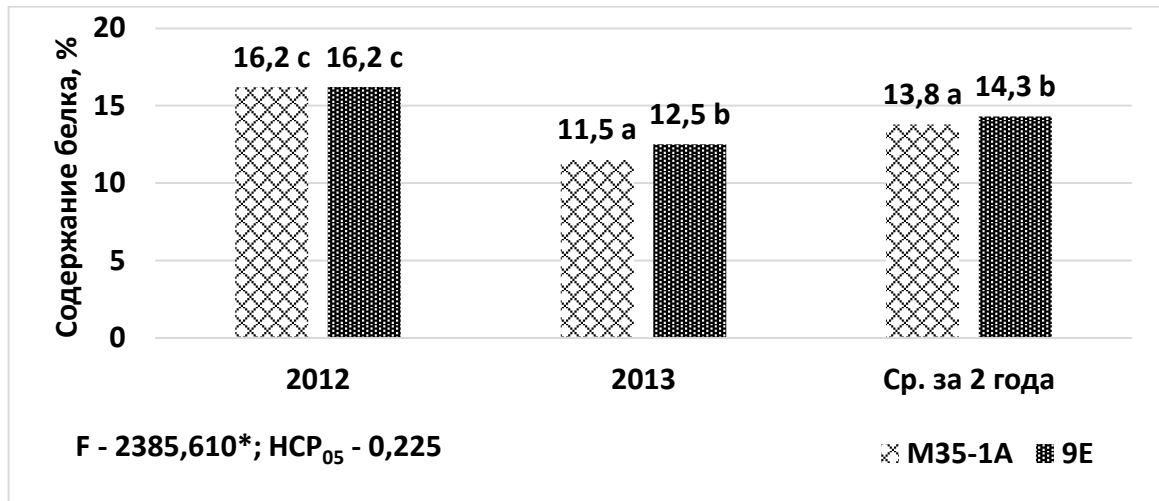


Рисунок 6 - Общее содержание белка, % в зерне на основе ЦМС-линий с геномом Пищевое 614 на разных типах стерильных цитоплазм (9Е, М35-1А). Примечание: см. рис. 1

Таким образом, цитоплазма 9Е повышала содержание белка у ЦМС-линий с разными ядерными геномами, но снижала его у гибридов F1 на основе ЦМС-линий с геномом Желтозерное 10.

3.5.2 Содержание перевариваемого белка у гибридов на основе изо-ядерных ЦМС-линий

Анализ содержания перевариваемого белка в зерне гибридов F1 с ЦМС-линией Желтозерное 10 и опылителем Меркурий показал значимые различия в каждый из сезонов исследования (рис. 7). Так, в среднем за два года, высокое содержание этого показателя наблюдалось на цитоплазме А4 и составило 30,8 %. Низкое содержание признака выявлено у гибридов на цитоплазме А3, также как и в 2013 году. Следует отметить, что в 2012 году исследования цитоплазма 9Е снижала показатели перевариваемого белка, при этом в 2013 году наблюдался

противоположный эффект: показатели этого признака были на 9 % больше, в сравнении с цитоплазмой А3 и на 1,8 % - на цитоплазме А4.

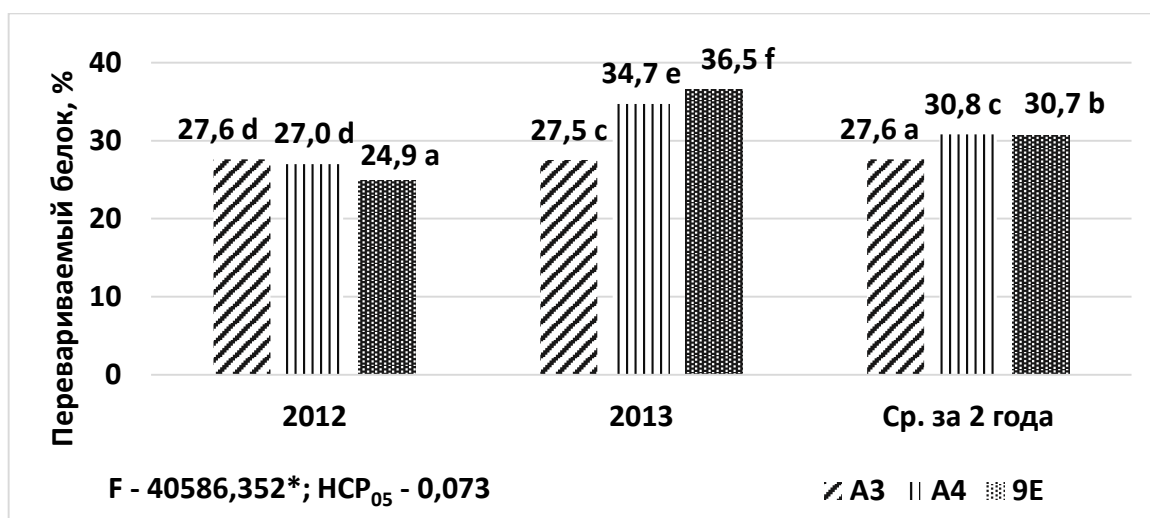


Рисунок 7 – Содержание перевариваемого белка, % в зерне гибридов F1 на основе ЦМС-линий с геномом Желтозерное 10 на разных типах стерильных цитоплазм (А3, А4, 9Е) и опылителем Меркурий. Примечание: см. рис. 1

На рис. 8 показана значительная вариабельность по содержанию перевариваемого белка у гибридов с аналогичным набором ЦМС-линий, но опылителем Пищевое 35. В среднем за два года цитоплазма 9Е увеличивала содержание перевариваемого белка, при этом цитоплазма А4 его снижала. Похожее проявление признака наблюдалось в 2013 году, где цитоплазма 9Е увеличивала содержание перевариваемого белка на 22 % в сравнении с цитоплазмой А4. При этом, в 2012 году наименьшие показатели признака были выявлены на цитоплазме А3.

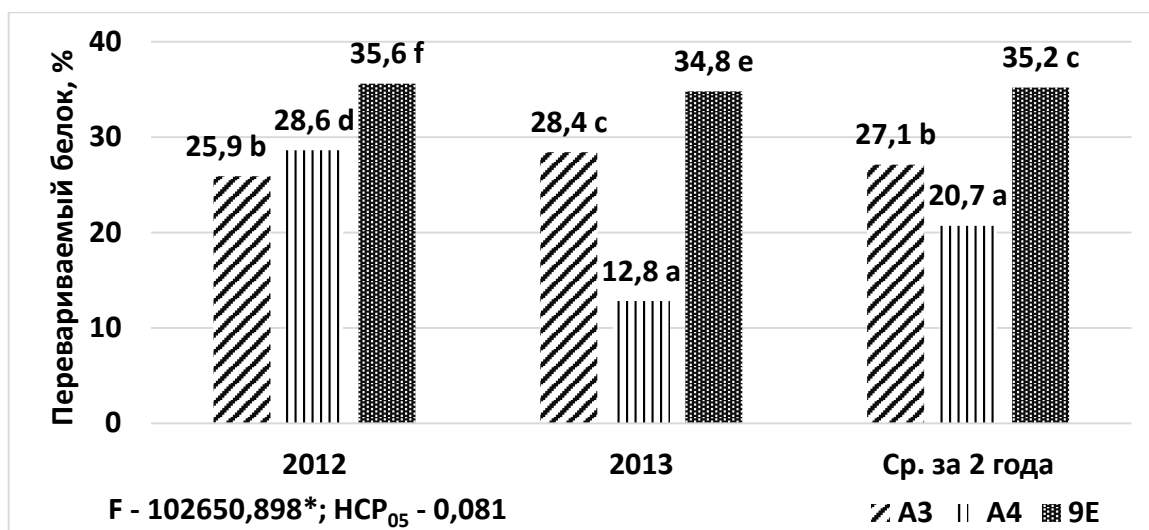


Рисунок 8 – Содержание перевариваемого белка, % в зерне гибридов F1 на основе ЦМС-линий с геномом Желтозерное 10 на разных типах стерильных цитоплазм (А3, А4, 9Е) и опылителем Пищевое 35. Примечание: см. рис. 1

В гибридных комбинациях с ЦМС-линиями с геномом Пищевое 614 на стерильных цитоплазмах 9Е и М35-1А и опылителем Меркурий цитоплазма 9Е увеличивала содержание перевариваемого белка в среднем за два года, а также в 2013 году исследования (рис. 9). В 2012 году наблюдался противоположный эффект, высокие содержания признака были отмечены на цитоплазме М35-1А.

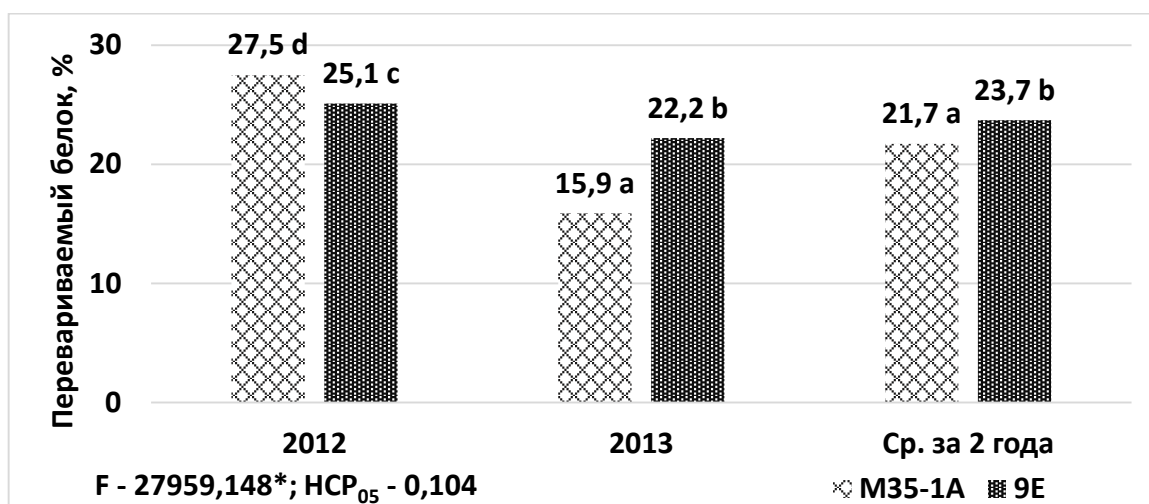


Рисунок 9 – Содержание перевариваемого белка, % в зерне гибридов F1 на основе ЦМС-линий с геномом Пищевое 614 на разных типах стерильных цитоплазм (М35-1А и 9Е) и опылителем Меркурий. Примечание: см. рис. 1

У гибридов с тем же набором ЦМС-линий, но опылителем Пищевое 35 наблюдался аналогичный эффект по содержанию перевариваемого белка (рис. 10). Цитоплазма 9Е увеличивала изучаемый показатель у гибридов F1 в оба года исследования.

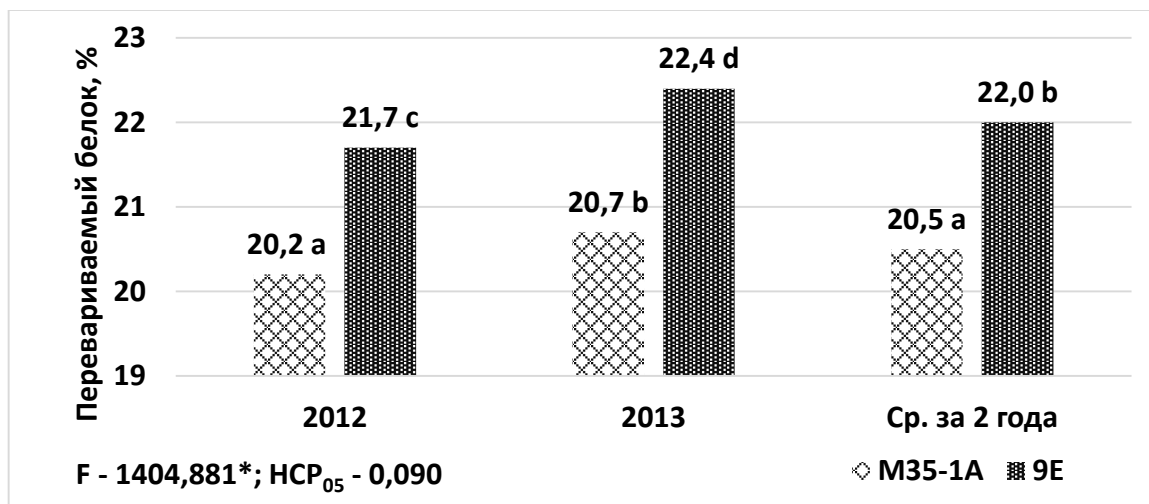


Рисунок 10 – Содержание перевариваемого белка, % в зерне гибридов F1 на основе ЦМС-линий с геномом Пищевое 614 на разных типах стерильных цитоплазм (М35-1А и 9Е) опылителем Пищевое 35. Примечание: см. рис. 1

Изучение содержания перевариваемого белка у родительских ЦМС-линий с геномом Желтозерное 10 выявило значимые различия в каждый год исследования (рис. 11). Цитоплазма А3 увеличивала показатели признака, а цитоплазма 9Е снижала его у гибридов среднем за два года и в 2012 году. В тоже время в 2013 году обнаружен противоположный эффект.

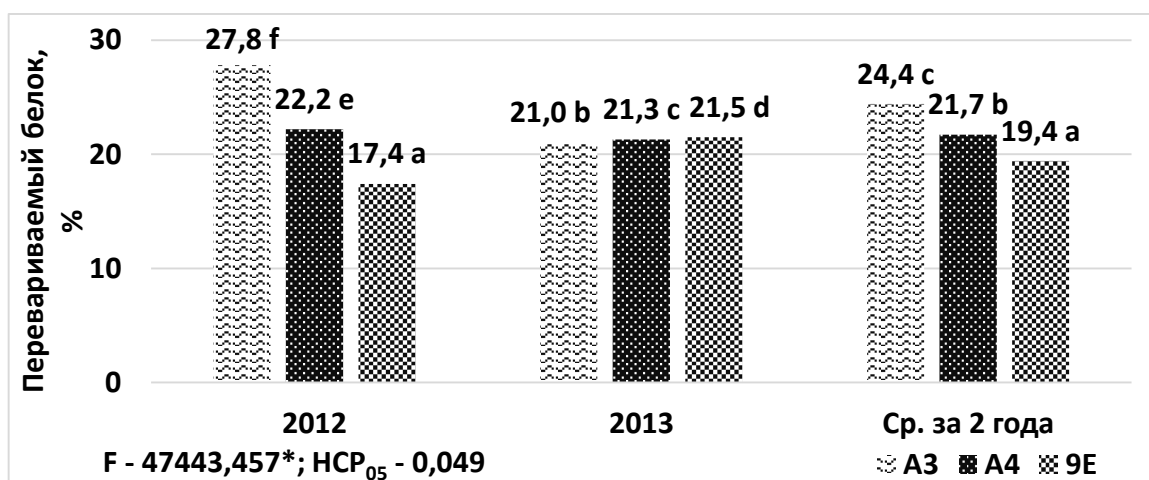


Рисунок 11 – Содержание перевариваемого белка, % в зерне у ЦМС-линий с геномом Желтозерное 10 на разных типах стерильных цитоплазм (А3, А4, 9Е). Примечание: см. рис. 1

У ЦМС-линий сорго с ядерным геномом Пищевое 614 значимый эффект цитоплазмы 9Е выявлен в 2012 году и в среднем за два года исследований. В 2013 году, наоборот, цитоплазма М35-1А увеличивала содержание перевариваемого белка и составила 25,1% (рис. 12).

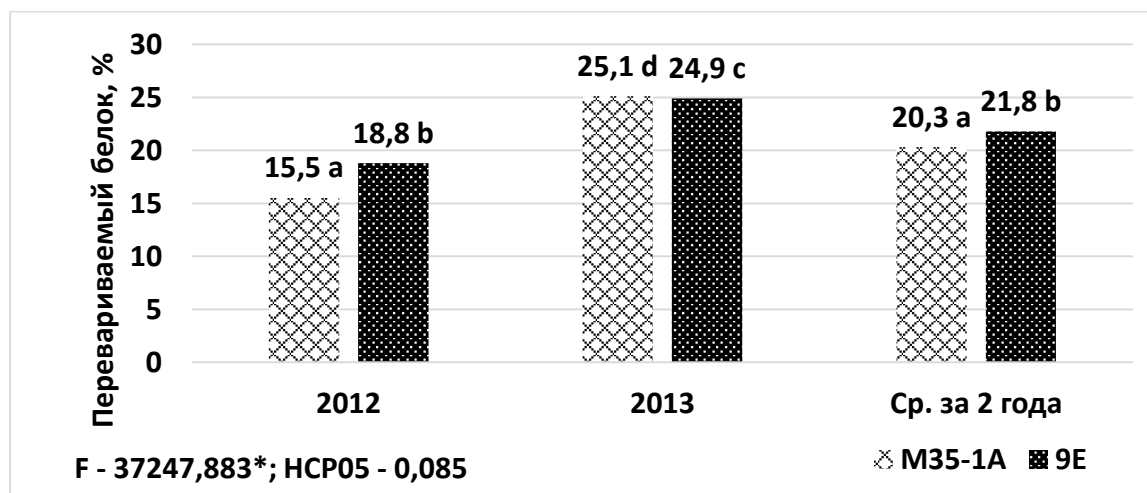


Рисунок 12 - Содержание перевариваемого белка, % в зерне на основе ЦМС-линий с геномом Пищевое 614 на разных типах стерильных цитоплазм (9Е, М35-1А). Примечание: см. рис. 1

Таким образом, выявлено стимулирующее действие цитоплазмы 9Е на перевариваемость белков зерна у гибридов на основе ЦМС-линий с геномом Пищевое 614 и опылителем Пищевое 35. У гибридов на основе ЦМС-линий с ядерным геномом Желтозерное 10 и опылителем Меркурий положительный эффект наблюдался на цитоплазме А4.

3.5.3 Общее содержание крахмала у гибридов 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. 13). В среднем за два года цитоплазма А3 увеличивала содержание крахмала, в то время как цитоплазма 9Е его снижала.

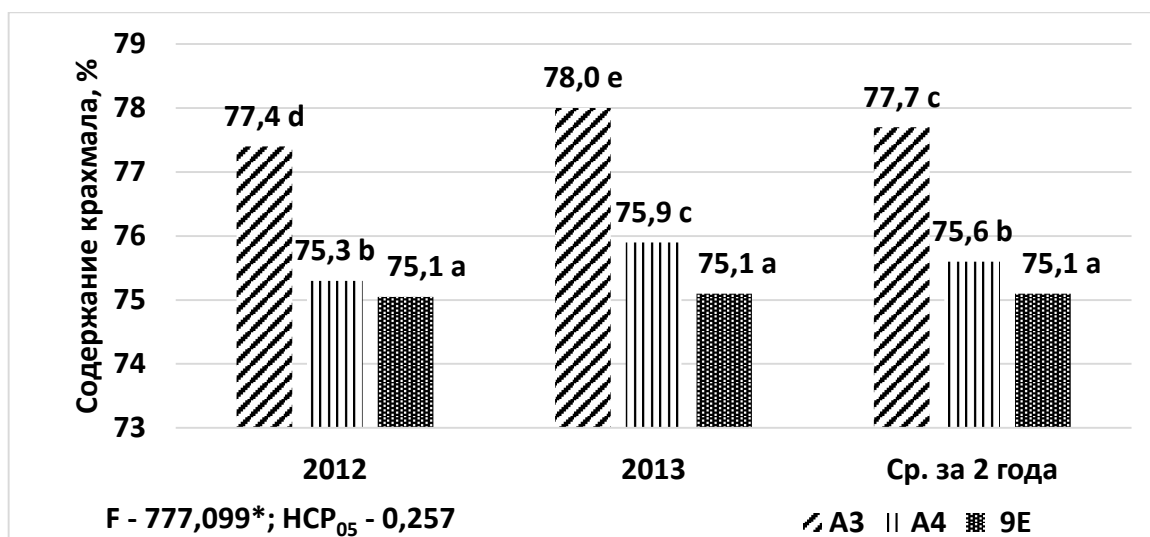


Рисунок 13 – Общее содержание крахмала, % в зерне гибридов F1 на основе ЦМС-линий с геномом Желтозерное 10 на разных типах стерильных цитоплазм (A3, A4, 9E) и опылителем Меркурий. Примечание: см. рис. 1

У гибридных комбинаций на основе ЦМС-линий с ядерным геномом Желтозерное 10 на стерильных цитоплазмах A3, A4, 9E и опылителем Пищевое 35 наблюдалась противоположная картина: в среднем за 2 года цитоплазма 9E значительно повышала содержание крахмала, тогда как цитоплазма A4 оказывала негативный эффект (рис. 14), при этом значимые различия между разными типами цитоплазм наблюдались в каждый сезон исследования.

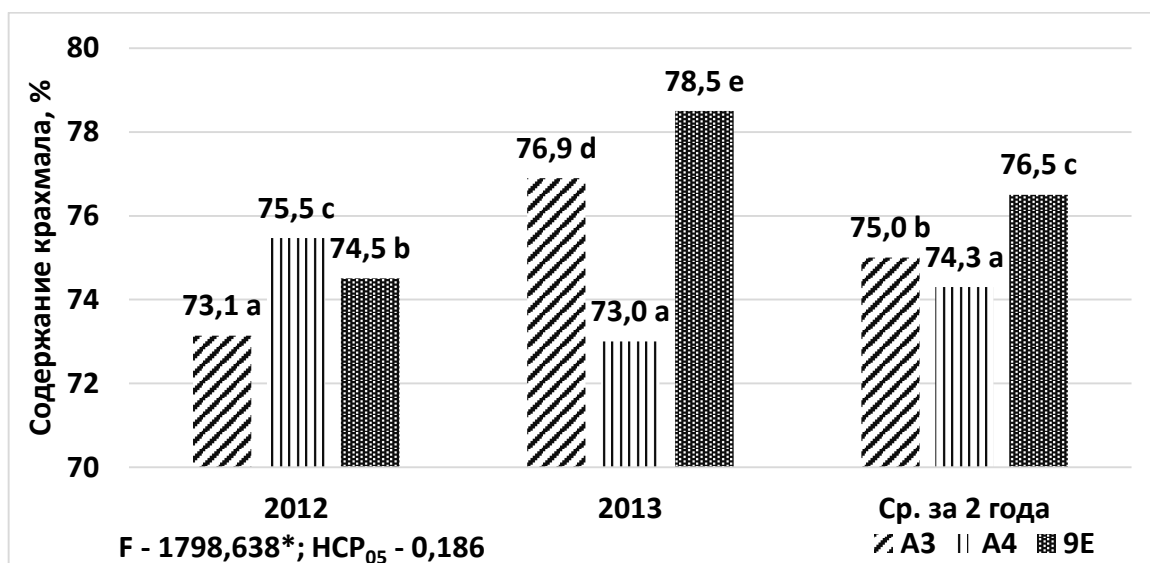


Рисунок 14 – Общее содержание крахмала, % в зерне гибридов F1 на основе ЦМС-линий с геномом Желтозерное 10 на разных типах стерильных цитоплазм (A3, A4, 9E) и опылителем Пищевое 35. Примечание: см. рис. 1

При сравнении эффекта стерильных цитоплазм на содержание крахмала в гибридных комбинациях с ЦМС-линиями с ядерным геномом Пищевое 614 статистически значимые различия наблюдались в каждый сезон исследования. В среднем за два года цитоплазма 9Е значительно повышала содержание крахмала в сравнении с цитоплазмой М35-1А (рис. 15).

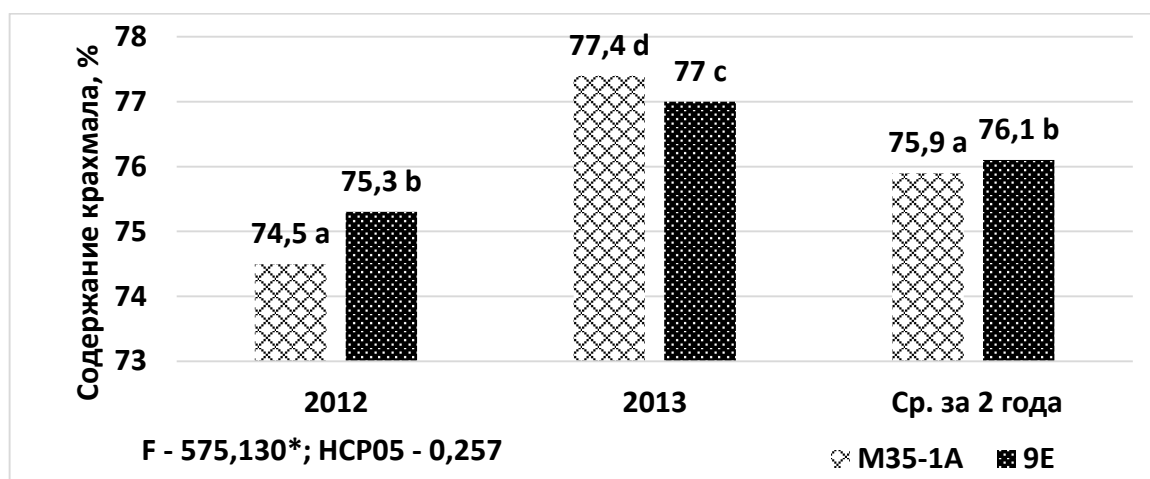


Рисунок 15 – Общее содержание крахмала, % в зерне гибридов F1 на основе ЦМС-линий с геномом Пищевое 614 на разных типах стерильных цитоплазм (9Е и М35-1А) и опылителем Меркурий. Примечание: см. рис. 1

У гибридов на основе ЦМС-линий с геномом Пищевое 614 и опылителем Пищевое 35 более высокое содержание крахмала в каждый сезон исследования, а также в среднем за два года также было выявлено на цитоплазме 9Е (73,2 %) (рис. 16).

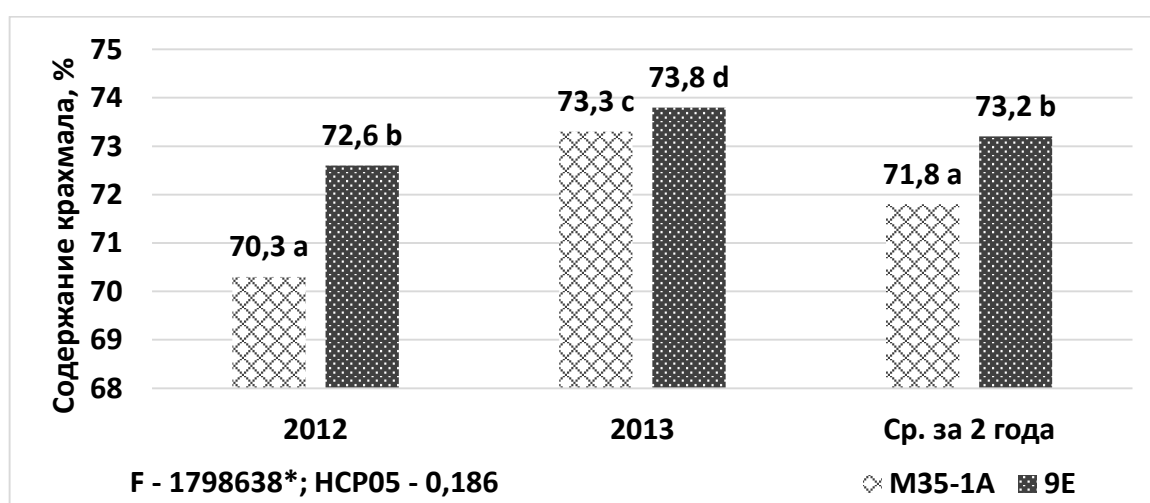


Рисунок 16 – Общее содержание крахмала, % в зерне гибридов F1 на основе ЦМС-линий с геномом Пищевое 614 на разных типах стерильных цитоплазм (9Е и М35-1А) и опылителем Пищевое 35. Примечание: см. рис. 1

Анализ содержания крахмала в зерне ЦМС-линий сорго с ядерным геномом Желтозерное 10 в среднем за два года выявил небольшие, но статистически значимые различия между разными типами цитоплазм: цитоплазма А3 повышала, а цитоплазма А4 снижала уровень крахмала (рис. 17).

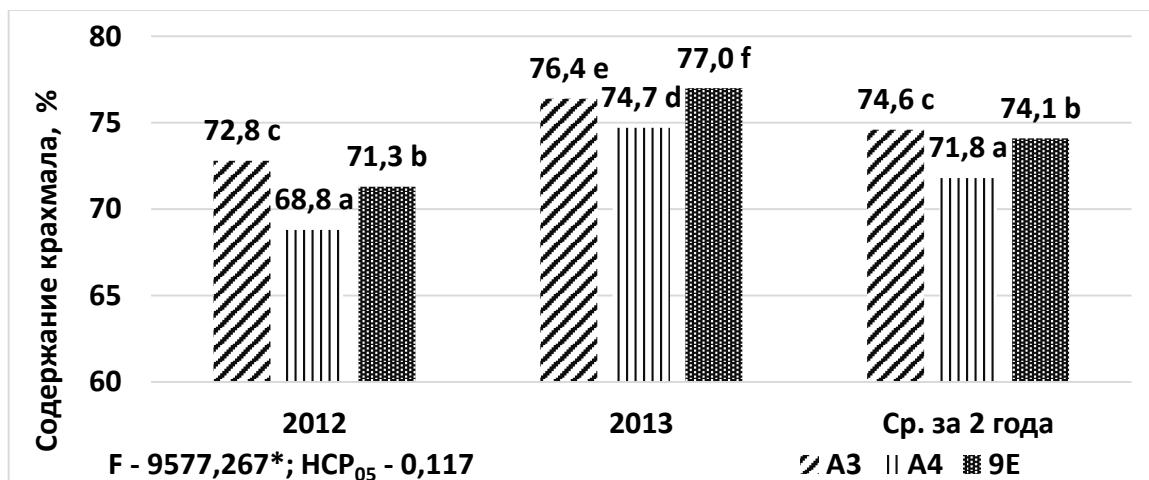


Рисунок 17 – Общее содержание крахмала, % в зерне ЦМС-линий с геномом Желтозерное 10 на разных типах стерильных цитоплазм (А3, А4 и 9Е). Примечание: см. рис. 1

У ЦМС-линий с геномом Пищевое 614 на цитоплазмах 9Е и М35-1А отмечено высокое содержание крахмала на цитоплазме М35-1А (71,43 %) в среднем за два года исследований (рис. 18). При этом в разные годы цитоплазматические эффекты проявлялось по-разному: в 2012 отмечено стимулирующее действие цитоплазмы М35-1А, тогда как в 2013 году стимулирующий эффект был отмечен на цитоплазме 9Е.

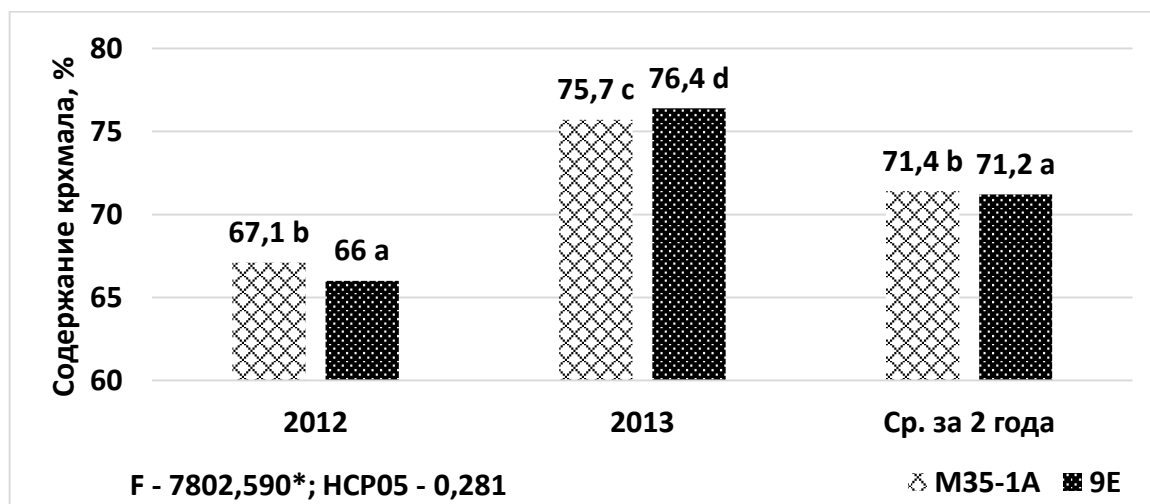


Рисунок 18 – Общее содержание крахмала, % в зерне ЦМС-линий с геномом Пищевое 614 на разных типах стерильных цитоплазм 9Е и М35-1А. Примечание: см. рис. 1

Таким образом, цитоплазма АЗ повышала содержание крахмала у гибридов F1 на основе ЦМС-линий с геномом Желтозерное10 и опылителем Меркурий, тогда как у гибридов на основе опылителя Пищевое 35 наибольшее содержание крахмала наблюдалось на цитоплазме 9Е.

3.5.4 Анализ общего и перевариваемого белка и крахмала у гибридов перспективных 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. Для увеличения генетического разнообразия гибридов и создания скороспелых ЦМС-линий возникла необходимость в вовлечении новых источников стерильности. С целью изучения биохимических показателей зерна у новых гетерозисных гибридов, созданных в отделе селекции сорговых культур РосНИИСК «Россорго» и НИИСХ Юго-Востока, были изучено содержание общего и перевариваемого белка и крахмала у ряда таких гибридов (табл. 23).

Содержание и перевариваемость белка. У всех изученных гибридов на цитоплазме А2 выявлено высокое содержание общего белка (табл. 23). Содержание белка варьировало в пределах от 12,29 % в гибридной комбинации А2 АГС/Пищевое 614 до 16,86 % у гибрида А2 АГС/Топаз. Также высокое содержание белка обнаружено в комбинациях А2 О-1237/Пищевое 614, А2 Судзерн светлый/Топаз и А2 Судзерн светлый/АГС. Следует отметить, что линия Пищевое 614, использованная в данном опыте в качестве стандарта, характеризовалась наибольшим содержанием общего белка (15,61 %), при этом низкими показателями урожайности зерна (0,94 т/га).

Наибольший выход общего белка, с учетом урожайности с гектара наблюдался в гибридной комбинации А2 АГС/Топаз и составил 445,62 кг/га. У

гибридов А2 О-1237/Пищевое 614 и А2 АГС/ Пищевое 614 также отмечалось высокое значение этого признака.

Запасные белки зерна исследованных гибридных комбинаций сорго различались по устойчивости к перевариванию пепсином в условиях *in vitro*. Несмотря на высокое содержание общего белка уровень перевариваемого у гибридов А2 АГС/Топаз, А2 О-1237/Пищевое 614, А2 Судзерн светлый/Топаз и А2 Судзерн светлый/АГС был наименьшим. В остальных комбинациях различия были не значимы. В тоже время линия Топаз, включенная в данный опыт как образец с наиболее высокой перевариваемостью белка в коллекции РосНИИСК «Россорго», имела наибольшую долю перевариваемого белка (57,50 %), но наименьшее содержание общего белка (10,25%).

Наибольший выход общего белка, с учетом урожайности, наблюдался в гибридной комбинации А2 АГС/Топаз и составил 445,62 кг/га. У гибридов А2 О-1237/Пищевое 614 и А2 АГС/ Пищевое 614 также отмечалось высокие значения этого признака (359,57 и 328,41 кг/га соответственно). Эти гибриды представляют интерес для практической селекции.

С учетом урожайности и уровня перевариваемости выход перевариваемого белка с гектара варьировал от 92,50 кг в гибридной комбинации А2 Судзерн светлый/Топаз до 173,8 кг в комбинации А2 АГС/Топаз. К сравнению, у сорта Пищевое 614 этот показатель был в три раза ниже (55,8 кг/га) (табл. 23).

Таблица 23 – Общее содержание и перевариваемость запасного белка у гибридов F1 перспективных ЦМС-линий на цитоплазме A2 с линиями-восстановителями фертильности, 2010 г

Гибридная комбинация	Содержание белка, %	Урожайность, т/га	Выход общего белка кг/ га	Доля перевариваемого белка, %	Выход перевариваемого белка, кг/га
A2 KBV 114/ Восковидное раннее	13,59 c	1,32 bc	179,62 a	43,0 bcd	77,24 bc
A2 АГС /Топаз	16,86 g	2,64 fg	445,62 f	39,0 ab	173,79 g
A2 О-1237/Пищевое 614	15,23 ef	2,36 e	359,57 e	39,0 ab	140,23 ef
A2 KBV 114/ Пищевое 614	13,37 c	1,93 d	259,49 c	45,0 d	116,77 d
A2 Судзерн светлый/ Топаз	15,18 ef	1,50 bc	228,41 bc	40,5 a-d	92,50 c
A2 Судзерн светлый/ АГС	14,65 de	1,25 b	183,49 a	37,0 a	67,89 ab
A2 АГС/ Пищевое 614	12,29 b	2,67 g	328,41 de	45,0 cd	147,78 f
Топаз	10,25 a	1,60 c	164,15 a	57,5 e	94,39 c
Пищевое 614	15,61 f	0,94 a	146,76 a	40,0 ab	58,71 a
F _{факт}	83,408*	58,099*	62,369*	20,785*	55,869*
НСР ₀₅	0,709	0,270	42,352	4,391	17,202

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.

Содержание и перевариваемость крахмала. Исследовали содержание общего и перевариваемого (биологически доступного) крахмала в зерне восьми гибридов F1 (табл. 24). Содержание общего крахмала у гибридов варьировало значительно: от 64,90 % в гибридной комбинации А2 О-1237/ Пищевое 614 до 67,75 и 67,70 % у гибридов с ЦМС-линией А2 Карликовое белое: А2 Карликовое белое/Пищевое 614 и А2 Карликовое белое/КП-70.

Наряду с изучением количества общего крахмала исследовали также содержание растворимого (перевариваемого) крахмала, определяемого посредством ферментативного расщепления муки амилазой и амилоглюкозидазой, поскольку именно содержанием перевариваемого крахмала в значительной мере определяется питательная ценность зерна сорго. Обнаружено, что среди изученных гибридов F1 наиболее высокое содержание перевариваемого крахмала наблюдалось в комбинации А2 Карликовое белое/КП-70 и составило 64,43%. Наименьшее содержание перевариваемого крахмала зарегистрировано в комбинации А2 KBV 114/ Пищевое 614 (44,21 %).

С учетом урожайности зерна с гектара и уровня крахмала в зерне, выход перевариваемого крахмала с гектара составил от 487,75 кг/га в гибридной комбинации А2 Судзерн светлый/Топаз до 1040,46 кг/га в комбинации А2 АГС/Топаз (табл. 25). Обращает на себя внимание высокое содержание перевариваемого крахмала у гибрида А2 Карликовое белое/КП 70 (95,2 %), которое свидетельствует о его высокой питательной ценности (табл. 24).

Таблица 24 – Содержание общего и перевариваемого крахмала в зерне гибридов F1 перспективных ЦМС-линий на цитоплазмах А2 и М35-1А с линиями-восстановителями фертильности, 2010 г.

Линия, гибрид	Содержание общего крахмала, %	Содержание перевариваемого крахмала	
		г/100 г муки	% от общего крахмала
А2 Судзерн светлый/ Топаз	66,28 bc	49,06 b	74,0 b
А2 АГС/Топаз	66,16 b	59,57 d	90,0 f
А2 О-1237/ Пищевое 614	64,90 a	52,81 c	81,4 c
А2 Карликовое белое/ Пищевое 614	67,75 g	56,12 d	82,8 c
М35-1А Карликовое белое/ КВВ 45	66,79 d	58,09 d	87,0 de
А2 Карликовое белое/ КП-70	67,70 fg	64,43 e	95,2 g
А2 КВВ 114/ Пищевое 614	66,99 e	44,21 a	66,0 a
А2 Сориз/ Пищевое 614	66,44 c	58,19 d	87,6 e
F _{факт}	303,412*	13,739*	270,509*
НСР ₀₅	0,177	5,26	1,895

Примечание: см. табл. 23

Таблица 25 – Выход перевариваемого крахмала у гибридов F1 перспективных ЦМС-линий на цитоплазме А2 с линиями-восстановителями фертильности, 2010 г.

Гибридная комбинация	Содержание крахмала, %	Урожайность, т/га	Выход общего крахмала кг/ га	Доля перевариваемого крахмала, %	Выход перевариваемого крахмала, кг/га
А2 АГС /Топаз	66,16	2,64	1746,624 d	59,57 d	1040,46 d
А2 О-1237/Пищевое 614	64,90	2,36	1531,64 c	52,81 c	808,86 c
А2 КВВ 114/ Пищевое 614	66,99	1,93	1292,907 b	44,21 b	571,59 b
А2 Судзерн светлый/ Топаз	66,28	1,50	994,2 a	49,06 a	487,75 a
F _{факт}	2,273	0,997	104439,273*	168,098*	372702,344*
НСР ₀₅	-	-	4,500	2,249	1,837

Примечание: см. табл. 23

3.5.5 Содержание амилозы

Сорго является ценной зерновой культурой в следствии его повышенной засухоустойчивости, нетребовательностью к почвам и относительно низкими затратами на получение зерна. Сорго, как и другие злаки, богато крахмалом – основной формой хранения углеводов, которая составляет около 60-80 % от зерновки и имеет высокий потенциал в промышленности (Zhang et al., 2010). Крахмал состоит из молекул глюкозы и является сложным углеводом, в котором присутствуют два типа полимеров: амилоза и амилопектин. Как известно, амилоза представляет собой линейный полисахарид, в котором фрагменты α -глюкозы соединены между собой (1→4) гликозидными связями. Амилоза имеет молекулярную массу 10^5 – 10^6 а. е. м. и составляет 20–30 % всего крахмала эндосперма. Амилопектин состоит из молекул глюкозы, соединенных по типу (1→4) и (1→6) гликозидными связями, и имеет в этой связи разветвленное строение, легко расщепляется на более мелкие части в процессе пищеварения и составляет 70-80 % крахмала эндосперма. Молекулярная масса амилопектина составляет 10^7 – 10^9 а. е. м.

Соотношение амилозы и амилопектина в крахмальных зернах, а также структура амилопектина влияет на физико-химические, термические и реологические свойства крахмала (Boudries et al., 2009). Высокое содержание амилозы повышает клейстеризацию и ретроградные свойства крахмала (Fredriksson et al., 1998), вязкость пасты (Yanagisawa et al., 2006), желатинизацию (Biliaderis, Zawistowski, 1990). Высокое содержание амилопектина повышает усвояемость крахмала, а также его устойчивость к желатинизации (Shi, Seib, 1992; Jane, et al., 1999). Содержание амилозы в зерне сорго зависит от числа рецессивных аллелей гена *waxy* (*wx*). Эндосперм *waxy*-типа с высоким содержанием амилопектина содержит три рецессивных аллеля (*wxwxwx*), эндосперм гетеро-*waxy* типа содержит один или два рецессивных аллеля (*WxWxwx* или *Wxwxwx*), в то время как эндосперм обычных сортов сорго имеет генотип *WxWxWx* и содержит 20-30 % амилозы и 70-80 % амилопектина. Перевариваемость крахмала у сортов с *waxy*-типом

эндосперма, характеризующихся низким содержанием амилозы и высоким – амилопектина, выше, чем у сортов с высоким содержанием амилозы (Kotarski et al., 1992).

У изученных нами гибридов сорго доля амилозы варьировала в пределах 27-32% (табл. 26). Примечательно, в засушливый и жаркий 2010 год уровень амилозы был выше и достигал 47% (у гибрида М35-1А Карликовое белое/КВВ 45). У линии 05-3771-1W (University of Nebraska), несущей мутацию *waxy*, подавляющую функционирование крахмал-синтазы, контролирующей синтез амилозы, уровень амилозы, как и следовало ожидать, был наименьшим (9,5-15%) и также был повышен в засушливом 2010 г. В доступной нам литературе мы не обнаружили данных о повышении содержания амилозы у возделываемых культур при выращивании в аридных условиях. В этой связи обращают на себя данные, полученные при исследовании гибрида А2 КВВ 114/Пищевое 614, у которого уровень амилозы был наименьшим в 2010 г. и незначительно повышался в 2012 г., что свидетельствует о его потенциально более высокой питательной ценности. Проведенные эксперименты свидетельствуют также о целесообразности скрещивания селекционно-ценных образцов сорго с линией 05-3771-1W – источником гена *waxy* – для снижения уровня амилозы и повышения их питательной ценности.

Таблица 26 – Содержание амилозы в зерне гибридов F1 на разных типах ЦМС-индуцирующих цитоплазм (А2, М35-1А) с линиями-восстановителями фертильности, 2010-2012 гг.

Линия, гибрид	Содержание амилозы, %			
	2010	2011	2012	Средняя за 3 года
А2 Карликовое белое/ КП-70	45,07 с	-	-	45,07 d
А2 Карликовое белое/ Пищевое 614	40,85 с	-	-	40,85 cd
М35-1А Карликовое белое / КВВ 45	47,71 с	24,99 b	32,01 a	34,90 bcd
А2 АГС/ Топаз	41,52 с	29,73 с	23,95 a	31,73 bc
А2 КВВ 114/ Пищевое 614	29,49 b	-	26,06 a	27,77 b
<i>Waxy sorghum</i> (3771)	15,19 a	9,48 a	-	12,33 a
Контрольный крахмал (64 % амилозы)	63,94 d	56,51 d	56,51 b	58,99 e
F _{факт}	28,375*	1243,566*	22,018*	21,061*
НСР ₀₅	7,359	2,497	14,363	9,835

Примечание: см. табл. 23

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленные выше экспериментальные данные свидетельствуют о существенном влиянии генетически различных типов стерильных цитоплазм на проявление ассимиляционной способности у ЦМС-линий и гибридов сорго. Различия по параметрам фотосинтетической активности (ФП и ЧПФ), наблюдавшиеся у гибридов на основе ЦМС-линий с геномом Ж10 и опылителем 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 (табл. 27).

Таблица 27 – Проявление эффектов разных типов стерильных цитоплазм на ассимиляционную способность гибридов F1 сорго на основе ЦМС-линий с ядерным геномом Ж10, в среднем за 3 сезона (2010, 2012, 2013 гг.)

Признак	Фаза развития	Опылитель	Эффект
ФП	Кущение – выметывание	Меркурий	$(9E \approx A4) > A3$
		П35	$(9E \approx A4) > A3$
	Выметывание – полная спелость	Меркурий	$\approx^*$
		П35	$\approx$
ЧПФ	Кущение – выметывание	Меркурий	$A4 > (A3 \approx 9E)$
		П35	$9E > (A3 \approx A4)$
	Выметывание – полная спелость	Меркурий	$A3 > (9E \approx A4)$
		П35	$\approx$
Урожайность биомассы	За весь онтогенез	Меркурий	$9E > A4 > A3$
		П35	$\approx$
УСВ	Кущение – выметывание	Меркурий	$(9E \approx A4) > A3$
		П35	$A4 > 9E > A3$
	Выметывание – полная спелость	Меркурий	$9E > (A4 \approx A3)$
		П35	$\approx$

* - нет значимых различий

У гибридов на основе ЦМС-линий с геномом П614 повышение показателей ФП в фазу «выметывание – полная спелость» и ЧПФ в фазу «кущение –

выметывание» на цитоплазме 9Е приводило к более высоким показателям УСВ, по сравнению с гибридами на цитоплазме М35-1А (табл. 28).

Таблица 28 – Проявление эффектов разных типов стерильных цитоплазм на ассимиляционную способность гибридов F1 сорго на основе ЦМС-линий с ядерным геномом П614, в среднем за 3 сезона (2010, 2012, 2013 гг.)

Признак	Фаза развития	Опылитель	Эффект
ФП	Кущение – выметывание	Меркурий	≈
		ПЗ5	≈
	Выметывание – полная спелость	Меркурий	9Е>М35-1А
		ПЗ5	≈
ЧПФ	Кущение – выметывание	Меркурий	9Е>М35-1А
		ПЗ5	≈
	Выметывание – полная спелость	Меркурий	≈
		ПЗ5	≈
Урожайность биомассы	За весь онтогенез	Меркурий	≈
		ПЗ5	≈
УСВ	Кущение – выметывание	Меркурий	9Е>М35-1А
		ПЗ5	9Е>М35-1А
	Выметывание – полная спелость	Меркурий	≈
		ПЗ5	9Е>М35-1А

Следует отметить, что генотип опылителя оказывает существенное влияние на проявление цитоплазматических эффектов: при использовании в качестве опылителя сорта Меркурий различия между цитоплазмами наблюдались чаще, чем Пищевого 35.

Тщательный анализ проявления эффектов цитоплазм показал, что в условиях дефицита осадков цитоплазма 9Е имела значительное преимущество над цитоплазмами А4 и А3 по признакам ФП, урожайности биомассы и УСВ на стадиях «кущение-выметывание» и «выметывание-полная спелость» (табл. 29). Во влажный год, наоборот, различия не проявлялись или более сильное влияние на проявление исследуемых признаков оказывали цитоплазмы А4 и А3.

В условиях засухи цитоплазма 9Е превосходила также цитоплазму М35-1А, тогда, как в условиях более высокой влагообеспеченности преимущество имела цитоплазма М35-1А (табл. 30).

Таблица 29 – Проявление эффектов разных типов стерильных цитоплазм на ассимиляционную способность гибридов F1 сорго на основе ЦМС-линий с ядерным геномом Ж10 в разные сезоны (2010, 2012, 2013 гг.)

[illegible]

Таблица 30 – Проявление эффектов разных типов стерильных цитоплазм на ассимиляционную способность гибридов F1 сорго на основе ЦМС-линий с ядерным геномом П614 в разные сезоны (2010, 2012, 2013 гг.)

Признак	Фаза развития	Опылитель	2010			2012			2013		
			эффект	Σt^0	осадки, мм	эффект	Σt^0	осадки, мм	эффект	Σt^0	осадки, мм
ФП	Кущение – выметывание	Меркурий	≈	216	19,9	≈	317	16,5	≈	416	5,4
		П35	9E>M35-1A	786,5	19,9	≈	317	16,5	M35-1A>9E	416	5,4
		В среднем	9E>M35-1A			≈			M35-1A>9E		
	Выметывание – полная спелость	Меркурий	≈	1352	1,2	≈	1354	109,5	≈	1039	45,7
		П35	9E>M35-1A	848,5	0,3	M35-1A>9E	1367	109,5	M35-1A>9E	1039	45,7
		В среднем	9E>M35-1A			M35-1A>9E			M35-1A>9E		
ЧПФ	Кущение – выметывание	Меркурий	9E>M35-1A	216	19,9	≈	317	16,5	≈	416	5,4
		П35	≈	786,5	19,9	≈	317	16,5	≈	416	5,4
		В среднем	9E>M35-1A			9E>M35-1A			9E>M35-1A		
	Выметывание – полная спелость	Меркурий	M35-1A>9E	1352	1,2	≈	1354	109,5	9E>M35-1A	1039	45,7
		П35	≈	848,5	0,3	≈	1367	109,5	≈	1039	45,7
		В среднем	M35-1A>9E			9E>M35-1A			9E>M35-1A		
Урожайность биомассы	За весь онтогенез	Меркурий	≈			≈			9E>M35-1A		
		П35	9E>M35-1A			≈			≈		
		В среднем	≈			≈			9E>M35-1A		
УСВ	Кущение – выметывание	Меркурий	9E>M35-1A	216	19,9	9E>M35-1A	317	16,5	≈	416	5,4
		П35	9E>M35-1A	786,5	19,9	M35-1A>9E	317	16,5	9E>M35-1A	416	5,4
		В среднем	≈			≈			≈		
	Выметывание – полная спелость	Меркурий	≈	1352	1,2	9E>M35-1A	1354	109,5	M35-1A>9E	1039	45,7
		П35	≈	848,5	0,3	≈	1367	109,5	≈	1039	45,7
		В среднем	≈			≈			≈		

Примечательно, эффекты близкородственных цитоплазм 9Е и А4, отнесенных к одной группе на основании рестрикции хлоропластной и митохондриальной ДНК (Pring et al., 1995), в условиях засухи различались.

Возможно, в основе различия эффектов цитоплазмы 9Е в условиях засушливого и влажного сезонов на показатели ФП и ЧПФ лежат особенности структурно-функциональной организации ее митохондриального генома, в частности, структуры одной из субъединиц цитохромоксидазы, которая, в отличие от других цитоплазм сорго имеет большую молекулярную массу (42 kDa вместо 38 kDa) (Bailey-Serres et al., 1986) и, в этой связи, возможно, другой уровень функциональной активности в условиях засухи.

Следует отметить, что, судя по распределению эффектов цитоплазм на урожайность биомассы в 2010 г. (9Е>А4>А3), при низкой ЧПФ в условиях засухи, этот признак, по-видимому, был обусловлен влиянием цитоплазм на величину ФП в фазу «кущение – выметывание» (9Е>А4>А3). В то же время, в условиях более влажных сезонов распределение эффектов цитоплазм на урожайность биомассы (А3>А4 и 9Е в 2012 г. и 9Е>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>9Е в 2012 г. и 9Е>А4>А3 в 2013 г.).

Изучение питательной ценности зерна у гибридов F1 сорго на основе ЦМС-линий с ядерным геномом Ж10 с разными типами стерильных цитоплазм также выявило отличие цитоплазмы 9Е, которая, в среднем за 2 сезона исследований, снижала содержание общего белка и крахмала при использовании опылителя Меркурий, по сравнению с гибридами на цитоплазмах А3 и А4 (табл. 31). В то же время, у гибридов, полученных на основе опылителя Пищевое 35, цитоплазма 9Е значительно увеличивала содержание общего и перевариваемого белка и общего крахмала.

Таблица 31 – Проявление эффектов разных типов стерильных цитоплазм на питательную ценность гибридов F1 сорго на основе ЦМС-линий с ядерными геномами Ж10 и П614, в среднем за 2 сезона (2012, 2013 гг.)

Признак	ЦМС-линия	Опылитель	Эффект
Общий белок	Ж10	Меркурий	(A4≈A3)>9E
		П35	A4>A3>9E
	П614	Меркурий	M35-1A>9E
		П35	9E>M35-1A
Перевариваемый белок	Ж10	Меркурий	A4>9E>A3
		П35	9E>A3>A4
	П614	Меркурий	9E>M35-1A
		П35	9E>M35-1A
Общий крахмал	Ж10	Меркурий	A3>A4>9E
		П35	9E>A3>A4
	П614	Меркурий	9E>M35-1A
		П35	9E>M35-1A

Полученные нами данные показывают, что вовлечение новых типов стерильных цитоплазм в селекционную работу открывает неограниченные возможности для расширения генетического разнообразия ЦМС-линий сорго, способствует созданию новых гибридов с набором ценных признаков, таких как высокое содержание питательных веществ, урожайность сухого вещества и биомассы, засухоустойчивость.

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 АЗ, 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 АЗ 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 АЗ 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 АЗ 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 АЗ 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).

Список сокращений

ЦМС – цитоплазматическая мужская стерильность

Ж10 – Желтозерное 10

П614 – Пищевое 614

ФП – фотосинтетический потенциал

ЧПФ – чистая продуктивность фотосинтеза

УСВ – урожайность сухого вещества

Rf – *restoration of fertility*

ГТК – гидротермический коэффициент

АМГ – амилогликозидаза

GOPOD – глюкозооксидаза-пироксидазный реагент

Предложения производству

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).

Список литературы

1. Болдырева, Л. Л. Оценка гетерозиса по основным морфо-биологическим признакам и свойствам у гибридов F1 сорго зернового / Л. Л. Болдырева, В. В. Бритвин // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2017. – Т. 3. – № 65. – С. 225–229.
2. Галеев, Г. С. Использование в селекции мужской стерильности кукурузы / Г. С. Галеев // Селекция и семеноводство. – 1956. – № 1. – С. 29–36.
3. Герасименко, Л. А. Influence of seeding time and depth on the photosynthetic productivity of sweet sorghum (*Sorghum saccharatum* (L.) Pers.) plantings / Л. А. Герасименко // Plant Varieties Studying and Protection. – 2014. – Т. 4. – № 25. – С. 73–77. DOI: 10.21498/2518-1017.4(25).2014.55980.
4. ГОСТ 10845-98 Зерно и продукты его переработки. Метод определения крахмала. М.: ИПК Издательство стандартов, 2001. – 10 с.
5. ГОСТ 10846-91 Зерно и продукты его переработки. Метод определения белка. – М.: Издательство стандартов, 1992. – 10 с.
6. ГОСТ 26205-91 Почвы Определение подвижных соединений фосфора и калия по методу Мачигина в модификации ЦИНАО. – М.: Издательство стандартов, 1992. – 11 с.
7. ГОСТ 26210-91 Почвы Определение обменного калия по методу Масловой. – М.: Издательство стандартов, 1992. – 6 с.
8. ГОСТ 31640-2012 Методы определения содержания сухого вещества. – М.: Стандартинформ, 2012. – 13 с.
9. Гужов, Ю. Л. Селекция и семеноводство культивируемых растений: учебник / Ю. Л. Гужов, А. Фукс, П. Валичек; под ред. Ю.Л. Гужова. – М.: Изд-во РУДН, 1999. – 536 с.
10. Доспехов, Б. А. Методика полевого опыта: с основами статистической обработки результатов исследований / Б. А. Доспехов. – 6-е изд., перераб. и доп. – М.: Альянс, 2011. – 352 с.

11. Драненко, И. А. Создание источников стерильности сорго / И. А. Драненко // Сб. науч. тр. ВСГИ. – Одесса, 1964. – Вып. 6. – С. 155 – 158.
12. Драненко, И. А. Цитоплазматическая мужская стерильность в селекционно-семеноводческой работе по сорго / И. А. Драненко // Селекция растений с использованием ЦМС. – 1966. – С. 206–210.
13. Ермаков, А. И. Методы биохимического исследования растений / А. И. Ермаков; под ред. А. И. Ермакова. – Л., 1972. – 365 с.
14. Исаков, Я. И. Сорго / Я. И. Исаков. – М.: Россельхозиздат, 1982. – 134 с.
15. Калашник Н. С. Цитоплазматическая мужская стерильность в селекции и семеноводстве сорго / Н. С. Калашник // Селекция и семеноводство. – М.: Колос. – 1963. – №3. – С. 32–38.
16. Кибальник, О. П. Влияние разных типов стерильных цитоплазм (А3, А4, 9Е) на комбинационную способность ЦМС-линий сорго / О. П. Кибальник, Л. А. Эльконин // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2020. – Т. 24. – № 6. – С. 549–556. DOI 10.18699/VJ20.648.
17. Кибальник, О. П. Влияние разных типов стерильных цитоплазм на морфобио-логические и селекционно-ценные признаки гибридов F1 зернового сорго/ О. П. Кибальник, Л. А. Эльконин, В. В. Кожемякин // Кукуруза и сорго. – 2009. – № 4. – С. 19–22.
18. Кибальник, О. П. Влияние типа стерильной цитоплазмы на проявление хозяйственно-полезных признаков у сорго-суданковых гибридов / О. П. Кибальник, Л. А. Эльконин // Докл. РАСХН. – 2012. – Т. 1. – С. 12–15.
19. Кибальник, О. П. Влияние типов цитоплазматической мужской стерильности на содержание хлорофилла в листьях гибридов зернового сорго / О. П. Кибальник, Л. А. Эльконин // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2015. – Т. 19. – № 5. – С. 538–544. DOI 10.18699/VJ15.070.
20. Ковтунова, Н. А. Гетерозис в селекции сахарного сорго / Н. А. Ковтунова, А. Б. Володин, В. В. Ковтунов // Зерновое хозяйство России. – 2017. – Т. 49. – № 1. – С. 11–17.

21. Кожемякин, В. В. Влагообеспеченность растений как фактор, регулирующий восстановление мужской фертильности у сорго на ЦМС-индуцирующих цитоплазмах А4 и М35 / В. В. Кожемякин, Л. А. Эльконин, А. Г. Ишин // Доклады РАСХН. – 2004. – № 4. – С. 13.
22. Костылев, П. И. Изучение продуктивности гибридов на стерильной основе зернового белозерного сорго / П. И. Костылев, Л. М. Костылева // Международный научно-исследовательский журнал. – 2020. – № 4 (94) Часть 1. – С. 49–52. DOI: 10.23670/IRJ.2020.94.4.008.
23. Кравцов, В. И. Изучение влияния типа ЦМС на селекционно-ценные признаки гибридов кукурузы / В. И. Кравцов, Е. М. Говор, Л. П. Шиманский // Земледелие и селекция в Беларуси. – 2021. – № 57. – С. 415–419.
24. Куколева, С. С. Использование кластерного анализа в селекции суданской травы / С.С. Куколева // Международный научно-исследовательский журнал. – 2021. – №12. – С. 114. DOI: 10.23670/IRJ.2021.114.12.020
25. Куперман, Ф. М. Биологический контроль в сельском хозяйстве / Ф. М. Куперман. – Изд. Московского Университета. – 1962. – С. 86-89.
26. Мартынов, С. П. Статистический и биометрико-генетический анализ в растениеводстве и селекции. Пакет программ «AGROS 2.09» / С. П. Мартынов. – Тверь, 1999.
27. Никитенко, Г. Ф. Опытное дело в полеводстве / Г. Ф. Никитенко. – М.: Россельхозиздат, 1982. – 190 с.
28. Ничипорович, А. А. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах / А. А. Ничипорович, Л. Е. Строганова, С. Н. Чмора. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 136 с.
29. Селянинов, Г. Т. Методика сельскохозяйственной характеристики климата. Мировой агроклиматический справочник / Г. Т. Селянинов. – Ленинград-Москва, 1937.
30. Семькин, В. А. Фотосинтетический потенциал озимой пшеницы в условиях Черноземья России / В. А. Семькин, И. Я. Пигорев // Фундаментальные исследования. – 2007. – № 2. – С. 42–47.

31. Хаджинов, М. И. Использование цитоплазматической мужской стерильности в селекции и семеноводстве гибридной кукурузы / М. И. Хаджинов, Э. И. Вахрушева // Опыт выращивания гибридных семян кукурузы на стерильной основе. М.: Колос, 1964. – С. 29–64.
32. Хаджинов, М. И. Селекция самоопыленных линий кукурузы со стерильной пыльцой и линий восстановителей фертильности для выращивания гибридных семян кукурузы без обрывания метелок / М. И. Хаджинов // Бюлл. научн.-техн. информ. Краснодарского НИИСХ. Краснодар, 1957. – № 1. – С. 23–28.
33. Хаджинов, М. И. Цитоплазматическая мужская стерильность кукурузы и использование ее в селекции и семеноводстве кукурузы / М. И. Хаджинов // Цитоплазматическая мужская стерильность в селекции и семеноводстве кукурузы. – Киев: Укр. Академия с.-х. наук, 1962. – С. 103–143.
34. Экспертно-аналитический центр Агробизнеса [Электронный ресурс]. 2013–2019. – Режим доступа: <https://ab-centre.ru/news/sorgo-ploschadi-sbory-i-urozhaynost-v-2001-2019-gg>.
35. Эльконин, Л. А. Спорофитный тип восстановления фертильности в ЦМС-индуцирующей цитоплазме сорго типа АЗ и его модификация условиями влагообеспеченности растений / Л. А. Эльконин, В. В. Кожемякин, М. И. Цветова // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2019. – Т. 23. – № 4. – С. 412–421. DOI: 10.18699/VJ19.510.
36. Эльконин, Л. А. Генетический контроль цитоплазматической мужской стерильности растений: состояние, проблемы и современные подходы для ее исследования / Л. А. Эльконин, В. С. Тырнов // Генетика. – 2000. – Т. 36. – № 4. – С. 437–450.
37. Эльконин, Л. А. Использование новых ЦМС-индуцирующих цитоплазм для создания скороспелых линий сорго с мужской стерильностью / Л. А. Эльконин, В. В. Кожемякин, А. Г. Ишин // Доклады РАСХН. – 1997. – № 2. – С. 7–9.

38. Эльконин, Л. А. Наследование реверсий к мужской фертильности у стерильных гибридов сорго с ЦМС типа 9Е, индуцированных условиями внешней среды / Л. А. Эльконин, Г. А. Геращенко, И. В. Доманина, Н. А. Рожнова // Генетика. – 2015. – Т. 51. – № 3. – С. 312–323.
39. Эльконин, Л. А. Эпигенетические подходы в исследовании цитоплазматической мужской стерильности сорго / Л. А. Эльконин, В. В. Кожемякин, Г. А. Геращенко, Н. А. Рожнова // Аграрный вестник Юго-Востока. – 2017. – № 1. – С. 11–15.
40. Якушевский, Е. С. Видовой состав сорго и его селекционное использование / Е. С. Якушевский // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. ВИР. – 1969. – Т. 41. – Вып. 2. – С. 148-178.
41. Якушевский, Е. С. Мировое сортовое разнообразие сорго и пути его селекционного использования в СССР / Е. С. Якушевский // Сорго. – М.: Колос. 1967.
42. Якушевский, Е. С. Широкий унифицированный классификатор СЭВ и международный классификатор СЭВ возделываемых видов рода *Sorghum* Moench / Е. С. Якушевский, С. Г. Варадинов, В. А. Корнейчук (СССР), Л. Банья (ВНР). – Ленинград: ВНИИР им. Н.И. Вавилова (ВИР), 1982. – 34 с.
43. Ястребов, Ф. С. Особенности фотопериодической реакции у сортообразцов веничного сорго / Ястребов Ф. С., Цыбулько В. С. // Селекция и семеноводство. – Киев, 1967. – Вып. 7. – С. 142–146.
44. Aken'ova, M. E. Confirmation of a new source of cytoplasmic-genic male sterility in bulrush millet (*Pennisetum typhoides* L. Leake) / M. E. Aken'ova // Euphytica. – 1985. – Vol. 34. – P. 34–38.
45. Akula, U. V. Influence of types of sterile cytoplasm on the resistance to sorghum shoot fly (*Atherigona soccata*) / U. V. Akula, P. G. Poluru, A. K. Jangam, P. V. Jagannath // Plant Breeding. – 2011. – Vol. 131. – № 1. – P. 1–6. DOI: 10.1111/j.1439-0523.2011.01905.x.
46. Appathurai, R. Diverse plasmons in male sterile sorghum / R. Appathurai // Madras Agricultural Journal. – 1964. – Vol. 51. – P. 276–278.

47. Araya, A. RNA editing in plant mitochondria, cytoplasmic male sterility and plant breeding / A. Araya, E. Zabaleta, V. Blanc, D. Bégu, M. Hernould, A. Mouras, S. Litvak // *Electron. J. Biotechnol.* – 1998. – Vol. 1. – P. 06–07.
48. Aruna, C. Fodder yield and quality in forage sorghum: scope for improvement through diverse male sterile cytoplasms / C. Aruna, P. K. Shrotria, S. K. Pahuja, A. V. Umakanth, B. Venkatesh Bhat, A. Vishala Devender, J. V. Patil // *Crop and Pasture Science.* – 2013. – Vol. 63. – № 12. – P. 1114–1123. DOI: 10.1071/CP12215.
49. Bailey-Serres, J. Mitochondrial genome rearrangement leads to extension and relocation of the cytochrome c oxidase subunit I gene in Sorghum / J. Bailey-Serres, D. K. Hanson, T. D. Fox, C. J. Leaver // *Cell.* – 1986. – Vol. 47. – P. 567–576. DOI: 10.1016/0092-8674(86)90621-5.
50. Balk, J. The PET1- CMS mitochondrial mutation in sunflower is associated with premature programmed cell death and cytochrome c release / J. Balk, C. J. Leaver // *Plant Cell.* – 2001. – Vol. 13. – P. 1803–1818. DOI: 10.1105/tpc.010116.
51. Basra, A. S. Heterosis and hybrid seed production in agronomic crops / A. S. Basra // *Food Products Press, Binghamton.* – 2000. – P. 280.
52. Bateson, W., Gairdner AE. Male sterility in flax subject to two types of segregation / W. Bateson, A. E. Gairdner // *Jour. Genet.* – 1921. – № 11. – P. 269–275.
53. Bean, S. R. Structure and chemistry of sorghum grain / S. R. Bean, B. P. Ioerger, J. D. Wilson, M. Tilley, D. Rhodes, T. J. Herald // In: Rooney W. (ed.). *Achieving sustainable cultivation of sorghum. Sorghum utilization around the world.* Cambridge, UK: Burleigh Dodds Science Publishing Limited. – 2018. – Vol. 2. – P. 3–29.
54. Belton, P. S. Kafirin structure and functionality / P. S. Belton, I. Delgadillo, N. G. Halford, P. R. Shewry // *J. Cereal Sci.* – 2006. – Vol. 44. – P. 272–286. DOI: 10.1016/J.JCS.2006.05.004.
55. Biliaderis, C. G. Viscoelastic behavior of aging starch gels: effects of concentration, temperature, and starch hydrolysates on network properties / C. G. Biliaderis, J. Zawistowski // *Cereal Chem.* – 1990. – Vol. 67. – № 3. – P. 240–245.

56. Bohra A. Cytoplasmic male sterility (CMS) in hybrid breeding in field crops / A. Bohra, U. C. Jha, P. Adhimoolam, D. Bisht, N. P. Singh // Plant. Cell. Rep. – 2016. – Vol. 35. – № 5. – P. 967–993. DOI: 10.1007/s00299-016-1949-3.
57. Bonhomme, S. Sequence and transcript analysis of the Nco2.5 Ogura-specific fragment correlated with cytoplasmic male-sterility in *Brassica* cybrids / S. Bonhomme, F. Budar, D. Lancelin, I. Small, M. C. Defrance, G. Pelletier // Mol. Gen. Genet. – 1992. – Vol. 235. – P. 340—348. DOI: 10.1007/BF00279379.
58. Boudries, N. Physicochemical and functional properties of starches from sorghum cultivated in the Sahara of Algeria / N. Boudries, N. Belhaneche, B. Nadjemi, C. Deroanne, M. Mathlouthi, B. E. Roger, M. Sindic // Carbohydrate Polymers. – 2009. – Vol. 78. – № 3. – P. 475–480. DOI: 10.1016/J.CARBPOL.2009.05.010.
59. Burton, G. W. Cytoplasmic male sterility in pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) / G. W. Burton // Agronomy Journal. – 1958. – Vol. 50. – P. 230–231.
60. Burton, G. W. Two additional sources of cytoplasmic male sterility in pearl millet and their relationship to *Tift 23A* / G. W. Burton, D. S. Athwal // Crop Sci. – 1967. – Vol. 7. – P. 209–211.
61. Chandra-Shekara, A. C. Effect of cytoplasm and cytoplasm-nuclear interaction on combining ability and heterosis for agronomic traits in pearl millet [*Pennisetum glaucum* (L) Br. R} / A. C. Chandra-Shekara, B. M. Prasanna, B. B. Singh, K. V. Unnikrishnan, A. Seetharam // Euphytica. – 2006. – Vol. 153. – № 1. – P. 15–26. DOI: 10.1007/s10681-006-9194-4.
62. Chase, C. D. Cytoplasmic male sterility and fertility restoration by nuclear genes / C. D. Chase, S. Gabay-Laughnan // In: H. Daniell, and C. D. Chase (eds), Molecular Biology and Biotechnology of Plant Organelles. – 2004. – P. 593–621.
63. Chase, C. D. Cytoplasmic male sterility: a window to the world of plant mitochondrial-nuclear interactions / C. D. Chase // Trends Genet. – 2007. – Vol. 23. – P. 81–90. DOI: 10.1016/j.tig.2006.12.004.
64. Chen, L. Male sterility and fertility restoration in crops / L. Chen, Y. G. Liu // Annu. Rev Plant Biol. 2014. – Vol. 65. – P. 579–606. DOI: 10.1146/annurev-arplant-050213-040119.

65. Chen, J. Identification of the first nuclear male sterility gene (*Male-sterile 9*) in sorghum / J. Chen, Y. Jiao, H. Laza, P. Payton, D. Ware, Z. Xin // The Plant Genome. – 2019. – Vol. 1. – P. 190020. DOI: 10.3835/plantgenome2019.03.0020.
66. Chen, L. Male sterility and fertility restoration in crops / L. Chen, Y. G. Liu // Annu. Rev. Plant Biol. – 2014. – Vol. 65. – P. 579–606. DOI: 10.1146/annurev-arplant-050213-040119.
67. Chen, Z. A chloroplast DNA deletion located in RNA polymerase gene *rpoC2* in CMS lines of sorghum / Z. Chen, S. Muthukrishnan, G. H. Liang, K. F. Shertz, G. E. Hart // Mol. Gen. Genet. – 1993. – Vol. 236. – P. 251–259. DOI: 10.1007/BF00277120.
68. Chen, Z. Characterization and expression of *rpoC2* in CMS and fertile lines of sorghum / Z. Chen, K. F. Schertz, J. E. Mullet, A. Du Bell, G. E. Hart // Plant Mol. Biol. – 1995. – Vol. 28. P. 799–809. DOI: 10.1007/BF00042066.
69. Chen, Z. Chloroplast DNA polymorphisms in fertile and male-sterile cytoplasms of sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) / Z. Chen, G. H. Liang, S. Muthukrishnan, K. P. Kofoed // Theor. Appl. Genet. – 1990. – Vol. 80. – P. 727–731. DOI: 10.1007/BF00224184.
70. Chittenden, R. J. A suggested interpretation of certain cases of anisogony / R. J. Chittenden, C. A. Pellow // Nature. – 1927. – Vol. 119. – P. 10–12.
71. Coquillett, D. W. A cecidomyiid injurious to seed of sorghum. Bulletin of U.S. / D. W. Coquillett // Bureau of Entomology (N.S.). – 1898. – Vol. 18. – P. 81–82.
72. Correns, C. Experimentelle Untersuchungen über die Gynodioecie / C. Correns // Ber. Deut. Bot. Ges. – 1904. – № 22. – P. 506–517.
73. Das, S. An unedited 1.1 kb mitochondrial *orfB* gene transcript in the wild abortive cytoplasmic male sterility (WA-CMS) system of *Oryza sativa* L. subsp *indica* / S. Das, S. Sen, A. Chakraborty, P. Chakraborti, M. K. Maiti, A. Basu, D. Basu, S. K. Sen // BMC Plant Biol. – 2010. – Vol. 10. – P. 39. DOI: 10.1186/1471-2229-10-39.
74. De Mesa-Stonestreet, N. J. Sorghum proteins: the concentration, isolation, modification, and food applications of kafirins / N. J. de Mesa-Stonestreet, S.

- Alavi, S. R. Bean // J Food Sci. – 2010. – Vol. 75. – № 5. – P. 90-104. DOI: 10.1111/j.1750-3841.2010.01623.x.
75. Dewey, R. E. A mitochondrial protein associated with cytoplasmic male- sterility in the T- cytoplasm of maize / R. E. Dewey, D. H. Timothy, C. S. Levings // Proc. Natl Acad. Sci. USA. – 1987. – Vol. 84. – P. 5374–5378. DOI: 10.1073/pnas.84.15.5374.
 76. Dhillon, M. K. Relative susceptibility of different male-sterile cytoplasm in sorghum to shoot fly, *Atherigona soccata* / M. K. Dhillon, H. C. Sharma, B. V. S. Reddy, Ram Singh, J. S. Naresh, Zhu Kai // Euphytica. – 2005. – Vol. 144. – P. 275–283. DOI: 10.1007/s10681-005-7246-9.
 77. Dohmen, G. DNA-polymerase related reading frame (*pol-r*) in the mtDNA of *Secale cereal* / G. Dohmen, P. Tudzynski // Curr. Genet. – 1994. – 25. – P. 59–65. DOI: 10.1007/BF00712969.
 78. Ducos, E. The male sterile G cytoplasm of wild beet displays modified mitochondrial respiratory complexes / E. Ducos, P. Touzet, M. Boutry // Plant J. – 2001. – Vol. 26. – P. 171–180. DOI: 10.1046/j.1365-313x.2001.01017.x.
 79. Duressa, D. Genetic basis of protein digestibility in grain sorghum / D. Duressa, D. Weerasoriya, S. R. Bean, M. Tilley, T. Tesso // Crop Sci. – 2018. – Vol. 58. – P. 2183-2199. DOI: 10.2135/cropsci2018.01.0038.
 80. Duvick, D. N. The chromosomal location of *Rf1* a restorer gene for cytoplasmic pollen sterile maize / D. N. Duvick, R. J. Snyder, E. G. Anderson // Genetics. – 1961. – Vol. 46. – № 10. – P. 1245–1252.
 81. Duvick, D. N. Potential usefulness of new cytoplasmic male steriles and sterility systems / D. N. Duvick // The 27 Ann. Cornand Sorghum Research Corn. Proc. Washington, 1972. – P. 197–201.
 82. Dykes, L. Sorghum and millet phenols and antioxidants / L. Dykes, L. W. Rooney // Journal of Cereal Science. – 2006. –Vol. 44. – № 3. – P. 236–251. DOI: 10.1016/j.jcs.2006.06.007.

83. Elkonin, L. A. Epigenetic control of the expression of fertilityrestoring genes for the '9E' CMS-inducing cytoplasm of sorghum / L. A. Elkonin, V. V. Kozhemyakin, M. I. Tsvetova // *Maydica*. – 2009. – Vol. 54. – P. 243–251.
84. Elkonin, L. A. Genetic functions of cytoplasm in plants with special emphasis on sorghum / L. A. Elkonin, O. P. Kibalnik, A. N. Zavalishina, G. A. Gerashchenkov, N. A. Rozhnova // In: C. Dejesus, L. Trask (eds.) *Chloroplasts and cytoplasm. Structure and Functions*. Nova Publishers, 2018. – P. 97–154.
85. Elkonin, L. A. Nuclear-cytoplasmic interactions in restoration of male fertility in the 9E and A4 CMS-inducing cytoplasms of sorghum / L. A. Elkonin, V. V. Kozhemyakin, A. G. Ishin // *Theor. Appl. Genet.* – 1998. – Vol. 97. – № 4. – P. 626–632.
86. Evans, J. R. Improving photosynthesis / J. R. Evans // *Plant physiology*. – 2013. – Vol. 162. – № 4. – P. 1780–1793. DOI: 10.1104/pp.113.219006.
87. Foyer, C. H. Photosynthesis solutions to enhance productivity / C. H. Foyer, A. V. Ruban, P. J. Nixon // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* – 2017. – Vol. 372. – P. 3–6. DOI: 10.1098/rstb.2016.0374.
88. Fredriksson, H. The influence of amylose and amylopectin characteristics on gelatinization and retrogradation properties of different starches / H. Fredriksson, J. Silverio, R. Andersson, A. C. Eliasson, P. Aman // *Carbohydr. Polym.* – 1998. – Vol. 35. – № 3-4. – P. 119–134. DOI: 10.1016/S0144-8617(97)00247-6.
89. Fujii, S. Genome barriers between nuclei and mitochondria exemplified by cytoplasmic male sterility / S. Fujii, K. Toriyama // *Plant. Cell. Physiol.* – 2008. – Vol. – 49. – P. 1484–1494. DOI: 10.1093/pcp/pcn102.
90. Fujii, S. Retrograde regulation of nuclear gene expression in CW-CMS of rice / S. Fujii, S. Komatsu, K. Toriyama // *Plant. Mol. Biol.* – 2007. – Vol. 63. – № 3. – P. 405–417. DOI: 10.1007/s11103-006-9097-8.
91. Getachew, G. Potential of sorghum as an alternative to corn forage / G. Getachew, D. Putnam, C. De Ben, E. De Peters // *American Journal of Plant Sciences*. – 2016. – Vol. 7. – P. 1106–1121. DOI: 10.4236/ajps.2016.77106.

92. Gizzi, G. Eco-physiological changes in sorghum hybrids released in Argentina over the last 30 years / G. Gizzi, B. L. Gambin // *Field Crops Res.* – 2016. – Vol. 188. – P. 41–49.
93. Goldberg, R. B. Anther development: Basic principles and practical applications / R. B. Goldberg, T. P. Beals, P. M. Sanders // *Plant Cell.* – 1993. – Vol. 5. – P. 1217–1229. DOI: 10.1105/tpc.5.10.1217.
94. Gott, J. M. Expanding genome capacity via RNA editing / J. M. Gott // *C.R. Biol.* – 2003. – Vol. 326. – P. 901–908. DOI: 10.1016/j.crv.2003.09.004.
95. Hanna, W. W. Characteristics and suitability of a new cytoplasmic-nuclear male sterile source in pearl millet / W. W. Hanna // *Crop Sci.* – 1989. – Vol. 29. – P. 1457–1459.
96. Hanson, M. R. Plant mitochondrial mutations and male-sterility / M. R. Hanson // *Annu. Rev. Genet.* – 1991. – Vol. 25. – P. 461–486. DOI: 0.1146/annurev.ge.25.120191.002333.
97. Hanson, M. R. Interactions of mitochondrial and nuclear genes that affect male gametophyte development / M. R. Hanson, S. Bentolila // *Plant Cell.* – 2004. – Vol. 16. – P. 154–169. DOI: 10.1105/tpc.015966.
98. Hariprasanna, K. Parental selection for high heterosis in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) – Combining ability, heterosis and their inter-relationships / K. Hariprasanna, P. Rajendrakumar, J. V. Patil // *Crop Res.* – 2012. – Vol. 44. – № 3. – P. 400–408.
99. Hariprasanna, K. Economic Importance of Sorghum / K. Hariprasanna, R. Sujay // *The sorghum genome, compendium of plant genomes series*, Springer. – 2017. – P. 1-25. DOI: 10.1007/978-3-319-47789-3_1.
100. Haussmann, B. I. G. Hybrid performance of sorghum and its relationship to morphological and physiological traits under variable drought stress in Kenya / B. I. G. Haussmann, A. B. Obilana, A. Blum, P. O. Ayiecho, W. Schipprack, H. H. Geiger // *Plant Breeding.* – 1998. – Vol. 117. – P. 223–229. DOI: 10.1111/j.1439-0523.1998.tb01930.x.

101. Hernould, M. Male-sterility induction in transgenic tobacco plants with an unedited *atp9* mitochondrial gene from wheat / M. Hernould, S. Suharsono, S. Litvak, A. Araya, A. Mouras // Proc. Natl Acad. Sci. USA. – 1993. – Vol. 90. – P. 2370–2374. DOI: 10.1073/pnas.90.6.2370.
102. Hoffmann Jr., L. Cytoplasm has no effect on the yield and quality of biomass sorghum hybrids / L. Hoffmann Jr., W. Rooney // Journal of Sustainable Bioenergy Systems. – 2013. – Vol. 3. – P. 129–134. DOI: 10.4236/jsbs.2013.32018.
103. Horn, R. A mitochondrial 16 kD protein is associated with cytoplasmic male sterility in sunflower / R. Horn, R. H. Kohler, K. Zetsche // Plant Mol. Biol. – 1991. – Vol. 17. – P. 29–36. DOI: 10.1007/BF00036803.
104. Horn, R. The CMS-associated 16 kDa protein encoded by *orfH522* in the PET1 cytoplasm is also present in other male-sterile cytoplasms of sunflower / R. Horn, J. E. G. Hustedt, A. Horstmeyer, J. Hahnen, K. Zetsche, W. Friedt // Plant Mol. Biol. – 1996. – Vol. 30. – P. 523–538. DOI: 10.1007/BF00049329.
105. Horn, R. Mitochondrion role in molecular basis of cytoplasmic male sterility / R. Horn, K. J. Gupta, N. Colombo // Mitochondrion. – 2014. – Vol. 19. – P. 198–205.
106. Howard, W. Cell type-specific loss of *atp6* RNA editing in cytoplasmic male sterile *Sorghum bicolor* / W. Howard, F. Kempken // Proc. Natl Acad. Sci. USA. – 1997. – Vol. 94. – P. 11090–11095. DOI: 10.1073/pnas.94.20.11090.
107. Hu, J. Mito-chondria and cytoplasmic male sterility in plants / J. Hu, W. Huang, H. Qi, X. Qin, C. Yu, L. Wang, S. Li, R. Zhu, Y. Zhu // Mitochondrion. – 2014. – Vol. 19. – P. 282–288.
108. Hussaini, S. H. A note on the spontaneous occurrence of cyto-plasmic male sterility in Indian sorghums / S. H. Hussaini, P. V. Rao, A. P Vizianagaram // Sorghum Newslett. – 1964. – № 27. – P. 27–28.
109. Islam, M. S. Genetics and biology of cytoplasmic male sterility and its applications in forage and turf grass breeding / M. S. Islam, B. Studer, I. M. Møller, T. Asp, J. Staub // Plant Breeding. – 2014. – Vol. – 133. – № 3. – P. 299–312. DOI: 10.1111/pbr.12155.

110. Ivanov, M. K. Cytoplasmic male sterility and restoration of pollen fertility in higher plants / M. K. Ivanov, G. M. Dymshits // Russian Journal of Genetics. – 2007. – Vol. 43. – № 4. – P. 354–368. DOI: 10.1134/S1022795407040023.
111. Iwabuchi, M. Processing followed by complete editing of an altered mitochondrial *atp6* RNA restores fertility of cytoplasmic male sterile rice / M. Iwabuchi, J. Kyozuka, K. Shimamoto // EMBO J. – 1993. – Vol. 12– P. 1437–1446. DOI: 10.1002/j.1460-2075.1993.tb05787.x.
112. Jane, J. Effects of amylopectin branch chain length and amylose content on the gel and pasting properties of starch / J. Jane, Y. Y. Chen, L. F. Lee, A. E. McPherson, K. S. Wong, M. Radosavljevic, T. Kasemsuwan // Cereal Chem. –1999. – Vol. 76. – № 5. – P. 629–637. DOI: 10.1094/CCHEM.1999.76.5.629.
113. Jones, H. A male sterile onion / H. Jones, S. Emswelle // Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. – 1936. – Vol. 34. – P. 582–585.
114. Jones, H. Inheritance of male sterility in the onion and the production of hybrid seed / H. Jones, A. Clarke // Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. – 1943. – Vol. 43. P. 189–194.
115. Jordan, D. R. Mapping and characterization of *Rf5*: a new gene conditioning pollen fertility restoration in A1 and A2 cytoplasm in sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) / D. R. Jordan, R. R. Klein, K. G. Sakreowski, R. G. Henzell, P. E. Klein, E. S. Mace // Theor. Appl. Genet. – 2011. – Vol. 123. – P. 383–396. DOI: 10.1007/s00122-011-1591-y.
116. Kaul, M. L. H. Genic male sterility / M. L. H. Kaul // In: Male Sterility in Higher Plants. Monographs on Theoretical and Applied Genetics. – 1988. – Vol. 10. DOI: 10.1007/978-3-642-83139-3_2.
117. Kazama, T. Suppression mechanism of mitochondrial *ORF79* accumulation by *Rf1* protein in BT-type cytoplasmic male sterile rice / T. Kazama, T. Nakamura, M. Watanabe, M. Sugita, K. Toriyama // Plant J. – 2008. – Vol. 55. – P. 619–628. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2008.03529.x.

118. Kishan, A. G. Line $\times$ Tester Analysis Involving Diverse Cytoplasmic Systems in Sorghum / A. G. Kishan, S. T. Borikar // Plant Breeding. – 1989. – Vol. 102. – №2. – P. 153–157.
119. Klein, R. R. Fertility restorer locus *Rf1* of sorghum (*Sorghum bicolor* L.) encodes a pentatricopeptide repeat protein not present in the colinear region of rice chromosome 12 / R. R. Klein, P. E. Klein, J. E. Mullet, P. Minx, W. L. Rooney, K. F. Schertz // Theor Appl Genet. – 2005. – Vol. 111. – P. 994–1012. <https://doi.org/10.1007/s00122-005-2011-y>.
120. Kohler, R. H. Cytoplasmic male sterility in sunflower is correlated with the cotranscription of a new open reading frame with the *atpA* gene / R. H. Kohler, R. Horn, A. Loss, K. Zetsche // Mol Gen. Genet. – 1991. – Vol. 227. – P. 369–376. DOI: 10.1007/BF00273925.
121. Koizuka, N. Genetic characterization of a pentatricopeptide repeat protein gene, *orf687*, that restores fertility in the cytoplasmic male-sterile *Kosena radish* / N. Koizuka, R. Imai, H. Fujimoto, T. Hayakawa, Y. Kimura, J. Kohno-Murase, T. Sakai, S. Kawasaki, J. Imamura // Plant J. – 2003. – Vol. 34. – P. 407–415. DOI: 10.1046/j.1365-3113x.2003.01735.x.
122. Kotera, E. A pentatricopeptide repeat protein is essential for RNA editing in chloroplasts / E. Kotera, M. Tasaka, T. Shikanai // Nature. – 2005. – Vol. 433. – P. 326–330. DOI: 10.1038/nature03229.
123. Kozhemyakin, V. V. Effect of drought stress on male fertility restoration in A3 CMS-inducing cytoplasm of sorghum / V. V. Kozhemyakin, L. A. Elkonin, J. A. Dahlberg // Crop J. – 2017. – Vol. 5. – № 4. – P. 282–289. DOI 10.1016/j.cj.2017.02.003.
124. Landgren, M. Alloplasmic male-sterile Brassica lines containing *B. tournefortii* mitochondria express an *ORF 3'* of the *atp6* gene and a 32 kDa protein / M. Landgren, M. Zetterstrand, E. Sundberg, K. Glimelius // Plant Mol. Biol. – 1996. – Vol. 32. – P. 879–890. DOI: 10.1007/BF00020485.
125. Laver, H. K. Mitochondrial genome organization and expression associated with cytoplasmic male sterility in sunflower (*Helianthus annuus*) / H. K. Laver, S. J.

- Reynolds, F. Moneger, C. J. Leaver // *Plant J.* – 1991. – Vol. 1. – P. 185–193. DOI: 10.1111/j.1365-3113x.1991.00185.x.
126. Lee, S. H. Restriction endonuclease analysis of mitochondrial DNA from sorghum with fertile and male-sterile cytoplasms / S. H. Lee, S. Muthukrishnan, E. L. Sorensen, G. H. Liang // *Theor. Appl. Genet.* – 1989. – Vol. 77. – P. 379–382.
 127. Levings, C. S. Thoughts on cytoplasmic male sterility in CMS-T maize / C. S. Levings // *Plant. Cell.* – 1993. – Vol. 5. – P. 1285–1290.
 128. L'homme, Y. Brassica nap cytoplasmic male sterility is associated with expression of a mtDNA region containing a chimeric gene similar to the pol CMS-associated *orf224* gene / Y. L'homme, R. J. Stahl, X. Q. Li, A. Hameed, G. G. Brown // *Curr. Genet.* – 1997. – Vol. 31. – P. 325–335. DOI: 10.1007/s002940050212.
 129. Li, A. Editing of an alpha-kafirin gene family increases digestibility and protein quality in sorghum / A. Li, S. Jia, A. Yobi, Z. Ge, S. J. Sato, C. Zhang, R. Angelovici, T. E. Clemente, D. R. Holding // *Plant Physiology.* – 2018. – Vol. 177. – № 4. – P. 1425–1438. DOI: 10.1104/pp.18.00200.
 130. Lin, S. C. Hybrid rice breeding in China / S. C. Lin, L. P. Yuan // In: *Innovative approaches to rice breeding.* – 1980. – IRRI, Los Banos, Phil. – P. 35–51.
 131. Makaroff, C. A. The *atp6* coding region has been disrupted and a novel reading frame generated in the mitochondrial genome of cytoplasmic male-sterile radish / C. A. Makaroff, I. J. Apel, J. D. Palmer // *J. Biol. Chem.* – 1989. – Vol. – 264. – P. 11706–11713.
 132. Marchais, L. Genetic divergence between wild and cultivated pearl millets (*Pennisetum typhoides*). I. Male sterility / L. Marchais, J. Pernes // *Z. Pflanzenzuchtg.* – 1985. – Vol. 95. – P. 103–112.
 133. Martin, J. A. Several types of sterility in *Capsicum frutescens* / J. A. Martin, J. H. Crawford // *Proceedings of the American Society for Horticultural Science.* – 1951. – Vol. 57. – P. 335–338.
 134. Maves, A. J. Agronomic performance of sorghum hybrids produced by using different male-sterility-inducing cytoplasm / A. J. Maves, R. E. Atkins // *Journal of Iowa Academy of Science.* – 1988. – Vol. 95. – P. 43–46.

135. McCleary, B. V. Measurement of resistant starch / B. V. McCleary, D. A. Monaghan // J. AOAC International. – 2002. – Vol. 85. – P. 665–675.
136. Megazyme. Amylose / amylopectin assay procedure. For the measurement of the amylose and amylopectin contents of starch. – Ireland.: Megazyme International Ireland Ltd., – 2006. – 12 p.
137. Megazyme. Total starch assay procedure (amyloglucosidase/a-amylase method). – Ireland: Megazyme International Ireland Ltd., – 2009. – 20 p.
138. Mertz, E. T. Mutant gene that changes the protein composition and increases the lysine content of maize endosperm / E. T. Mertz, L. S. Bates, O. E. Nelson // Science. – 1964. – Vol. 145. – № 3629. – P. 279–280. DOI: 10.1126/science.145.3629.279.
139. Mohamed, H. I. Sorghum: nutritional factors, bioactive compounds, pharmaceutical and application in food systems: A Review / H. I. Mohamed, M. F. Eman, A. Basit, Kaleemullah, R. Lone, M. R. Sofy // Phyton. – 2022. – Vol. 91. – № 5. – P. 1–23. DOI: 10.32604/phyton.2022.020642.
140. Mohammed, R. Quantitative genetic analysis of agronomic and morphological traits in sorghum, *Sorghum bicolor* / R. Mohammed., A. K. Are, R. Bhavanasi, R. S. Munghate, P. B. K. Kishor, H. C. Sharma // Frontiers in plant science. – 2015. – Vol. 6. – P. 945. DOI: 10.3389/fpls.2015.00945
141. Moju, C. The effects of male-sterility cytoplasm and nuclear on agronomic traits in maize / C. Moju, R. Tingzhao // Journal of Sichuan Agricultural University. – 1997. – Vol. 15. – № 04. – P. 440–444. DOI: 10.16036/j.issn.1000-2650.1997.04.005.
142. Moneger, F. Nuclear restoration of cytoplasmic male sterility in sunflower is associated with the tissue-specific regulation of a novel mitochondrial gene / F. Moneger, C. J. Smart, C. J. Leaver // EMBO J. – 1994. – Vol. 13. – P. 8–17.
143. Morales, F. Photosynthetic metabolism under stressful growth conditions as a bases for crop breeding and yield improvement / F. Morales, M. Ancín, D. Fakhret, J. González-Torralba, A. L. Gámez, A. Seminario, D. Soba, S. Ben Mariem, M.

- Garriga, I. Aranjuelo // Plants. – 2020. – Vol. 9. – № 1. – P. 88. DOI: 10.3390/plants9010088.
144. Moran, J. L. Effect of cytoplasm on the agronomic performance of grain sorghum hybrids / J. L. Moran, W. L. Rooney // Crop Science. – 2003. – Vol. 43. – № 3. – P. 777–781. DOI:10.2135/CROPSCI2003.7770.
 145. Murty, U. R. Milo and non-milo sources of cytoplasms in *Sorghum bicolor* (L.) Moench. III. Genetics of fertility restoration / U. R. Murty, G. Gangadhar // Cereal Res. Commun. – 1990. – Vol. 18. – № 1-2. – P. 111–116.
 146. Nagur, T. Characterization of different sterility-inducing cytoplasms in sorghum / T. Nagur, P. M. Menon // Sorghum Newslett. – 1974a. – № 17. – P. 18.
 147. Nagur, T. Inheritance of fertility of pollen in Sorghum / T. Nagur, P. M. Menon // Sorghum Newslett. – 1974b. – Vol. 17. – P. 16.
 148. Neto, A. B. Nutritional value of sorghum silage of different purposes / A. B. Neto, R. Reis, L. D. Cabral, J. G. Abreu, D. D. Sousa, F. G. Sousa // Ciencia E Agrotecnologia. – 2017. – Vol. 41. – № 3. – P. 288–299. DOI: 10.1590/1413-70542017413038516.
 149. Oria, M. P. Resistance of sorghum α -, β -, and γ -kafirins to pepsin digestion / M. P. Oria, B. R. Hamaker, J. M. Shull // Journal of Agricultural and Food Chemistry. – 1995. – Vol. 43. – № 8. – P. 2148–2153. DOI: 10.1021/jf00056a036.
 150. O'Toole, N. On the expansion of the pentatricopeptide repeat gene family in plants / N. O'Toole, M. Hattori, C. Andres, K. Iida, C. Lurin, C. Schmitz-Linneweber, M. Sugita, and I. Small // Mol. Biol. Evol. – 2008. – Vol. 25. – P. 1120–1128. DOI: 10.1093/molbev/msn057.
 151. Paliwal, A. Breeding of forage sorghum: search for alternate male sterility systems / A. Paliwal. – LAP Lambert Academic Publishing, 2016. – P. 292.
 152. Pedersen, J. F. Forage yield, quality, and fertility of sorghum $\times$ sudan grass hybrids in A1 and A3 cytoplasm / J. F. Pedersen, J. J. Toy // Crop Science. – 1997. – Vol. 37. – № 6. – P. 1973–1975. DOI: 10.2135/cropsci1997.0011183X003700060049x.

153. Pedersen, J. F. Use of A3 cytoplasm to reduce risk of gene flow through sorghum pollen / J. F. Pedersen, D. B. Marx, D. L. Funnell // Crop. Sci. – 2003. – Vol. 43. – P. 1506–1509.
154. Perazzo, A. F. Agronomic evaluation of sorghum hybrids for silage production cultivated in semiarid conditions / A. F. Perazzo, G. Carvalho, E. M. Santos, H. F. C. Bezerra, T. C. Silva, G. A. Pereira, R. Ramos, J. Rodrigues // Frontiers in Plant Science. – 2017. – Vol. 8. – P. 1088. DOI: 10.3389/fpls.2017.01088.
155. Peterson, P. A. Cytoplasmically inherited male sterility in *Capsicum* / P. A. Peterson // The American Naturalist. – 1958. – Vol. 92. – P. 111–119. DOI: 10.1086/282017.
156. Pfeiffer, B.K. Long-term selection in hybrid sorghum breeding programs / B. K. Pfeiffer, D. Pietsch, R. W. Schnell, W. L. Rooney // Crop Sci. – 2019. – Vol. 59. – P. 150–164. DOI: 10.2135/cropsci2018.05.0345.
157. Postel, Z. Cytonuclear genetic incompatibilities in plant speciation / Z. Postel, P. Touzet // Plants. – 2020. – Vol. 9. – P. 487. DOI: 10.3390/plants9040487.
158. Premalatha, N. Heterosis and combining ability for grain yield and its components in sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] / N. Premalatha, N. Kumaravadivel, P. Veerabadhiran // Indian J. Genet. 2006. – Vol. 66. – № 2. – P. 123–126.
159. Pring, D. R. A unique two-gene gametophytic male sterility system in sorghum involving a possible role of RNA editing in fertility restoration / D. R. Pring, H. V. Tang, W. Howad, F. Kempken // J. Hered. – 1999. – Vol. 90. – P. 386–393. DOI: 10.1093/jhered/90.3.386.
160. Pring, D. R. Cytoplasmic male sterility and organelle DNAs of sorghum / D. R. Pring, H. V. Tang, K. F. Schertz // In: Levings C.S. III, Vasil I.K. (eds.) Molecular biology of plant mitochondria. Kluwer Academic Publ. – 1995. – Boston, Mass. – P. 461–495.
161. Pring, D. R. Organelle genome diversity in sorghum: male-sterile cytoplasms / D. R. Pring, M. F. Conde, K. F. Schertz, // Crop Sci. – 1982. – Vol. 22. – P. 414–421.

162. Qin, P. Correction: Analysis of cytoplasmic effects and fine-mapping of a genic male sterile line in rice / P. Qin, Y. Wang, Y. Li, B. Ma, S. Li, The PLOS ONE Staff // PLOS ONE. – 2016. – Vol. 11. – № 5. DOI: 10.1371/journal.pone.0156470.
163. Quinby, J. R. Interaction of genes and cytoplasms in male sterility in sorghum / J. R. Quinby // In: Proc. 35th Corn and Sorghum Res. Conf. – 1980. – Chicago, Illinois, USA. – Vol. 35. – P. 175–184.
164. Rai, K. N. A new cytoplasmic-nuclear male sterility system in pearl millet / K. N. Rai // Plant Breeding. – 1995. – Vol. 114. – P. 445–447.
165. Rao, N. G. P. Genetic analysis of cytoplasmic systems in sorghum / N. G. P. Rao, D. P. Tripathi, B. S. Rana // Indian J. Genet. Plant Breed. – 1984. – Vol. 44. – № 3. – P. 480–496.
166. Rao, Y. S. Cytohistology of cytoplasmic male sterile lines in hybrid rice / Rao Y. S. // In: Smith WH, Bostian LR, Cervantes EP (eds), Hybrid Rice. – 1988. – IRRI, Manila, Philippines. – P. 115–128.
167. Rattunde, H. F. W. Yield of photoperiod-sensitive sorghum hybrids based on guinea-race germplasm under farmers field conditions in Mali / H. F. W Rattunde, E. Weltzien, B. Diallo, A. G. Diallo, M. Sidibe, A. O. Toure, A. Rathore, R. R. Das, W. L. Leiser, A. Toure // Crop Science. – 2013. – Vol. 53. – № 6. – P. 2454–2456. DOI: 10.2135/cropsci2013.03.0182.
168. Reddy, B. V. S. Genetic and cytoplasmic-nuclear male sterility in sorghum / B. V. S. Reddy, S. Ramesh, R. Ortiz // Plant Breed. Reviews. – 2005. – Vol. 25. – P. 139–169. DOI: 10.1002/9780470650301.ch6.
169. Rhoades, M. M. Cytoplasmic inheritance of male sterility in *Zea mays* / M. M. Rhoades // Science. – 1931. – Vol. 73. – P. 340–341.
170. Rieseberg, L. H. Speciation genes in plants / L. H. Rieseberg, B. K. Blackman // Ann. Bot. – 2010. – Vol. 106. – P. 439–455. DOI: 10.1093/aob/mcq126.
171. Ringo, J. Heterosis for yield and its components in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) hybrids in dry lands and sub-humid environments of East Africa / J. Ringo, A. Onkware, M. Mgonja, S. Deshpande, A. Rathore, E. Mneney, S. Gudu // Australian Journal of Crop Science. – 2015. – Vol. 9. – № 1. – P. 9–11.

172. Rooney, L. W. Factors affecting starch digestibility with special emphases on sorghum and corn / L. W. Rooney, R. L. Pflugfelder // *J. Anim. Sci.* – 1986. – Vol. 63. – P. 1607–1623. DOI: 10.2527/jas1986.6351607x.
173. Ross, W. M. Registration of seven iso-cytoplasmic sorghum germplasm lines / W. M. Ross, H. L. Hackerott // *Crop Sci.* – 1972. – Vol. 12. – P. 720-721.
174. Sane, A. P. Differences in kinetics of F1-ATPases of cytoplasmic male-sterile, maintainer and fertility-restored lines of sorghum / A. P. Sane, P. Nath, P. V. Sane // *Plant Sci.* – 1997. – Vol. 130. – P. 19–25.
175. Satoh, M. The cytoplasmic male-sterile type and normal type mitochondrial genomes of sugar beet share the same complement of genes of known function but differ in the content of expressed ORFs / M. Satoh, T. Kubo, S. Nishizawa, A. Estiati, N. Itchoda, T. Mikami // *Mol. Genet. Genomics.* – 2004. – Vol. 272. – P. 247–256. DOI: 10.1007/s00438-004-1058-9.
176. Schertz, K. F. Cytoplasmic- genic male sterility systems in sorghum / K. F. Schertz, J. R. Ritchey // *Crop Sci.* – 1978. – Vol. 18. – P. 890–893.
177. Schertz, K. F. Cytoplasmic sterility systems in sorghum / K. F. Schertz, D. R. Pring // In: *Sorghum in the Eighties. Proc. Intern. Symp.* – 1982. – Patancheru. – Nov. 2–7. – Vol. 1. – P. 373–383.
178. Schertz, K. F. Cytoplasmic-nuclear male sterility – opportunities in breeding and genetics / K. F. Schertz, A. Sotomayor-Rios, S. Torres-Cardona // *Sixteenth biennial grain sorghum research and utilization conference.* – 1989. – Lubbock, Texas. – Feb. 19-22. – P. 175–186.
179. Schnable, P. S. The molecular basis of cytoplasmic male sterility and fertility restoration / P. S. Schnable, R. P. Wise // *Trends Plant Sci.* – 1998. – Vol. 3. – P. 175–180. DOI: 10.1016/S1360-1385(98)01235-7.
180. Schnyder, H. The role of carbohydrates storage and redistribution in the source-sink relations of wheat and barley during grain filling: a review / H. Schnyder // *New Phytol.* – 1993. – Vol. 123. – № 2. – P. 233–245.

181. Secrist, R. E. Pollen fertility and agronomic performance of sorghum hybrids with different male-sterility-inducing cytoplasms / R. E. Secrist, R. E. Atkins // Journal of Iowa Academy of Science. – 1989. – Vol. 96. – P. 99–103.
182. Senda, M. Genomic organization and sequence analysis of the cytochrome-oxidase subunit-II gene from normal and male-sterile mitochondria in sugar beet / M. Senda, T. Harada, T. Mikami, M. Sugiura, T. Kinoshita // Curr. Genet. – 1991. – Vol. 9. – P. 175–181. DOI: 10.1007/BF00336484.
183. Senthil, N. Male sterility inducing cytoplasm in sorghum classification, genetics of sterility and fertility restoration / N. Senthil, S. R. Sree Rangasamy, S. Palanisamy // Tropical Agricultural Research. – 1994. – Vol. 6. – P. 193–201.
184. Seth, P. Molecular characterization of mitochondrial genomes of rice lines containing wild abortive (WA) male sterile and fertile cytoplasms / P. Seth, A. P. Sane, P. Nath, P. V. Sane // J. Plant Biochem. Biotechnol. – 1996. – Vol. 5. – P. 75–82. DOI: 10.1007/BF03262986.
185. Sharma, H. C. Gene action for resistance in sorghum to midge, *Contarinia sorghicola* / H. C. Sharma, C. V. Abraham, P. Vidyasagar, J. W. Stenhouse // Crop Science. – 1996. – Vol. 36. – P. 259–265.
186. Shi, Y. C. The structure of four waxy starches related to gelatinization and retrogradation / Y. C. Shi, P. A. Seib // Carbohydr. Res. – 1992. – Vol. 227. – P. 131–145. DOI: 10.1016/0008-6215(92)85066-9.
187. Shi, C. Genetic analysis of cytoplasmic and maternal effects for milling quality traits in indica rice / C. Shi, J. Zhu // Seed Sci Technol. – 1998. – Vol. 26. – P. 481–488.
188. Shinjyo, C. Cytoplasmic- genetic male sterility in cultivated rice, *Oryza sativa* L. The inheritance of male sterility / C. Shinjyo // Jpn. J. Genet. – 1969. – Vol. 44. – P. 149–156.
189. Shull J. M. Purification and immunocytochemical localization of kafirins in *Sorghum bicolor* (L. Moench) endosperm / J. M. Shull, J. J. Watterson, A. W. Kirleis // Protoplasma. – 1992. – Vol. 171. – P. 64–74.

190. Singh, S. Pollen abortion in cytoplasmic male sterility sorghum / S. Singh, H. Hadley // Crop Sci. – 1961. – Vol. 1. – P. 430–432.
191. Small, I. D. The PPR motif – a TPR-related motif prevalent in plant organellar proteins / I. D. Small, N. Peeters // Trends Biochem. Sci. – 2000. – Vol. 25. – P. 46–47. DOI: 10.1016/s0968-0004(99)01520-0.
192. Snyder, R. J. Chromosomal location of *Rf2* a restorer gene for cytoplasmic pollen sterile maize / R. J. Snyder, D. N. Duvick // Crop Sci. – 1969. – Vol. 9. – № 2. – P. 156–157.
193. Stephens, J. C. Cytoplasmic male-sterility for hybrid sorghum seed production / J. C. Stephens, R. F. Holland // Agron. J. – 1954. – Vol. 46. – P. 20–23.
194. Tanaka A. Photosynthetic research in plant science / A. Tanaka, A. Makino // Plant Cell Physiol. – 2009. – Vol. 50. – № 4. – P. 681-3. DOI: 10.1093/pcp/pcp040.
195. Tang, H. V. Transcript processing internal to a mitochondrial open reading frame is correlated with fertility restoration in male-sterile sorghum / H. V. Tang, D. R. Pring, L. C. Shaw, F. A. Salazar, F. A. Muza, B. Yan, K. F. Schertz // Plant J. – 1996. – Vol. 10. – P. 123–133. DOI: 10.1046/j.1365-313x.1996.10010123.x.
196. Tang, H. V. Mitochondrial *orf107* transcription, editing, and nucleolytic cleavage conferred by the gene *Rf3* are expressed in sorghum pollen / H. V. Tang, W. Chen, D. R. Pring // Sex. Plant Reprod. – 1999. – Vol. 12. – P. 53–59. DOI: 10.1007/s004970050171.
197. Tang, H. V. Fertility restoration of the sorghum A3 malesterile cytoplasm through a sporophytic mechanism derived from sudangrass / H. V. Tang, J. F. Pedersen, C. D. Chase, D. R. Pring // Crop Sci. – 2007. – Vol. 47. – P. 943–950. DOI: 10.2135/cropsci2006.08.0542.
198. Tao, D. Cytoplasm affects grain weight and filled-grain ratio in indica rice / D. Tao, P. Xu, J. Zhou, X. Deng, J. Li, W. Deng, J. Yang, G. Yang, Q. Li, F. Hu // BMC Genetics. – 2011. – Vol. 12. – P. 53. DOI: 10.1186/1471-2156-12-53.
199. Thakare, D. P. Combining ability studies in grain sorghum using line X tester analysis / D. P. Thakare, R. B. Ghorade A. B. Bagade // Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci. – 2014. – Vol. 3. – № 10. – P. 594–603.

200. Touzet, P. Unveiling the molecular arms race between two conflicting genomes in cytoplasmic male sterility? / P. Touzet, F. Budar // Trends in Plant Sci. – 2004. – Vol. 9. – № 12. – P. 568–570.
201. Tyagi V. Characterization for drought tolerance and physiological efficiency in novel cytoplasmic male sterile sources of sunflower (*Helianthus annuus* L.) / V. Tyagi, S. K. Dhillon, P. Kaushik, G. Kaur // Agronomy. – 2018. – Vol. 8. – № 10. – P. 232. DOI: 10.3390/agronomy8100232.
202. Ullstrup, A. J. The impacts of the southern corn leaf blight epidemics of 1970-1971 / A. J. Ullstrup // Annu. Rev. Phytopathol. – 1972. – Vol. 10. – P. 37–50. DOI: 10.1146/annurev.py.10.090172.000345.
203. Vacek, L. A. Effects of cytoplasm, male and female parents on biomass productivity in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) / L. A. Vacek, W. L. Rooney // Journal of Crop Improvement. – 2018. – Vol. 32. – № 5. – P. 635–647. DOI: 10.1080/15427528.2018.1483458.
204. Vedel, F. Molecular basis of nuclear and cytoplasmic male sterility in higher plants / F. Vedel, M. Pla, V. Vitart, S. Gutierrez, P. Chetrit, R. Depaepe // Plant Physiol. Biochem. – 1994. – Vol. 32. – P. 601–618.
205. Visarada, K. B. R. S. Heterosis and hybrid seed production in agronomic crops. Chapter 1 – sorghum: a bundle of opportunities in the 21st century / K. B. R. S. Visarada, C. Aruna // In: Aruna C., Visarada K. B. R. S., Bhat B.V., Tonapi V.A. (Eds.). Breeding Sorghum for Diverse End Uses. – 2019. – Woodhead Publishing, Cambridge. – P. 1–14. DOI: 10.1016/B978-0-08-101879-8.00001-2.
206. Volodin, A. B. Use of cytoplasmic male sterility in the selection of sorghum cultures / A. B. Volodin, I. A. Donets, A. S. Golub, N. S. Chukhlebova, A. S. Kapustin // Research Journal of Pharmaceutical Biological and Chemical Sciences. – 2018. – Vol. 9. – № 6. – P. 1562–1565.
207. Wang, W. The diversity of cytoplasmic effects on some quantitative traits in hybrid rice / W. Wang, K. Zhou, H. Wen, J. Zheng, Y. Zhu // Chinese J. Rice Sci. – 1997. – Vol 11. – P. 65–69.

208. Webster, O. J. Breeding behavior and histological structure of a nondehiscent anther character in *Sorghum vulgare Pers* / O. J. Webster, S. P. Singh // Crop. Sci. – 1964. – Vol. 4. – P. 656–658.
209. Welch, J. E. Male sterility in the carrot / J. E. Welch, E. L. Grimball Jr. // Science. – 1947. – Vol. 106. – № 2763. – P. 594. DOI: 10.1126/science.106.2763.594.
210. Wong, J. H. Digestibility of protein and starch from sorghum (*Sorghum bicolor*) is linked to biochemical and structural features of grain endosperm / J. H. Wong, T. Lau, N. Cai, J. Singh, J. F. Pedersen, W. H. Vensel, W. J. Hurkman, J. D. Wilson, P. G. Lemaux, B. B. Buchanan // Journal of Cereal Science. – 2009. – Vol. 49. – P. 73–82. DOI: 10.1016/j.jcs.2008.07.013.
211. Wong, J. H. Principal component analysis and biochemical characterization of protein and starch reveal primary targets for improving sorghum grain / J. H. Wong, D. B. Marx, J. D. Wilson, B. B. Buchanan, P. G. Lemaux, J. F. Pedersen // Plant Sci. – 2010. – Vol. 179. – № 6. – P. 598–611. DOI: 10.1016/j.plantsci.2010.08.020.
212. Worstell, J. V. Relationships among male-sterility-inducing cytoplasms of sorghum / J. V. Worstell, H. J. Kidd, K. F. Schertz // Crop Sci. – 1984. – Vol. 24. – P. 186–189.
213. Xiong, Y. Sorghum grain: from genotype, nutrition, and phenolic profile to its health benefits and food applications / Y. Xiong, P. Zhang, R. D. Warner, Z. Fang // Compr Rev Food Sci Food Saf. – 2019. – Vol. 18. – № 6. – P. 2025–2046. DOI: 10.1111/1541-4337.12506.
214. Xu, G.-U. Isolation of mitochondrial DNA sequences that distinguish male-sterility-inducing cytoplasms in *Sorghum bicolor* (L.) Moench / G.-U. Xu, Y.-X. Cui, K. F. Schertz, G. E. Hart // Theor. Appl. Genet. – 1995. – Vol. 90. – P. 1180–1187.
215. Xu, P. Expression of the nuclear gene *TaFAd* is under mitochondrial retrograde regulation in anthers of male sterile wheat plants with timopheevii cytoplasm / P. Xu, Y. Yang, Z. Zhang, W. Chen, C. Zhang, L. Zhang, S. Zou, Z. Ma // Journal of Experimental Botany. – 2008. – Vol. 59. – № 6. – P. 1375–1381. DOI: 10.1093/jxb/ern068.

216. Yanagisawa, T. Starch pasting properties and amylose content from 17 waxy barley lines / T. Yanagisawa, E. Donion, M. Fujita, C. Kirivuchi-Otobe, T. Takayama // Cereal Chem. – 2006. – Vol. 83. – № 4. – P. 354–357. DOI: 10.1094/CC-83-0354.
217. Yang, J. Mitochondrial retrograde regulation tuning fork in nuclear genes expressions of higher plants / J. Yang, M. Zhang, J. Yu // J. Genet. Genomics. – 2008a. – Vol. 35. – P. 65–71. DOI: 10.1016/S1673-8527(08)60002-8.
218. Yang, S. Inhibition of chalcone synthase expression in anthers of *Raphanus sativus* with Ogura male sterile cytoplasm / S. Yang, T. Terachi, H. Yamagishi // Ann. Bot. – 2008b. – Vol. 102. – P. 483–489. DOI: 10.1093/aob/mcn116.
219. Yang, Z. Photosynthetic regulation under salt stress and salt-tolerance mechanism of sweet sorghum / Z. Yang, J.-L. Li, L.-N. Liu, Q. Xie, N Sui // Front. Plant Sci. – 2020. – Vol. 4. – № 10. – P. 1722. DOI: 10.3389/fpls.2019.01722.
220. Young, J. B. Effects of cytoplasm on heterosis and combining ability for agronomic traits / J. B. Young, S. S. Virmani // Euphytica. – 1990. – Vol. 48. – P. 177–188.
221. Yun, S. H. Estimation of amylose content of starches after precipitation of amylopectin by concavalin A. / S. H. Yun, N. K. Matheson // Starch/Starke. – 1990. – Vol. 42. – 302–305. DOI: 10.1002/star.19900420805.
222. Zabala, G. The nuclear gene *Rf3* affects the expression of the mitochondrial chimeric sequence R implicated in S-type male sterility in maize / G. Zabala, S. GabayLaughnan, J. R. Laughnan // Genetics – 1997. – Vol. 147. – P. 847–860. DOI: 10.1093/genetics/147.2.847.
223. Zehntner, L. Overzicht van het suikerriet op Java. 2e deel. Vijanden uit het Dierenrijk / L. Zehntner // Arch Java Suikerind. – 1897. – Vol. 5. – № 1. – P. 525–575.
224. Zhang C. The productive potentials of sweet sorghum ethanol in China / C. Zhang, G. Xie, S. Li, L. Ge, T. He // Applied Energy. – 2010. – Vol. 87. – № 7. – P. 2360–2368. DOI: 10.1016/j.apenergy.2009.12.017.



Стерильная линия А4 Желтозерное 10



Сорт зернового сорго Пищевое 614



Гибрид зернового сорго 9Е Пищевое 614/Меркурий



Гибрид зернового сорго М35-1А Пищевое 614/Пищевое 35



Гибрид зернового сорго АЗ Желтозерное 10/Пищевое 35



Изоляция стерильных линий