

На правах рукописи

КИБАЛЬНИК ОКСАНА ПАВЛОВНА

**ЦИТОПЛАЗМА КАК ФАКТОР АДАПТАЦИИ ЦМС-ЛИНИЙ И
ГИБРИДОВ F1 СОРГО К ВНЕШНЕЙ СРЕДЕ**

Специальность: 4.1.2. Селекция, семеноводство и биотехнология растений

АВТОРЕФЕРАТ
на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва – 2024

Работа выполнена в отделе сорговых культур ФГБНУ «Российский научно-исследовательский и проектно-технологический институт сорго и кукурузы».

Научный консультант:

Эльконин Лев Александрович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник отдела биотехнологии ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Юго-Востока»

Официальные оппоненты:

Хатефов Эдуард Балилович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова»

Гончарова Юлия Константиновна, доктор биологических наук, зав. лабораторией генетики и гетерозисной селекции ФГБНУ «Федеральный научный центр риса»

Цаценко Людмила Владимировна, доктор биологических наук, профессор кафедры генетики, селекции и семеноводства ФГБОУ ВО «Кубанский государственный аграрный университет им. И.Т. Трубилина»

Ведущая организация: ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской»

Защита состоится «18» марта 2025 г. в 13:00 часов на заседании диссертационного совета 35.2.030.08 на базе ФГБОУ ВО «Российский государственный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева», по адресу: 127434, г. Москва, ул. Прянишникова, д. 19, тел: 8(499) 976-17-14.

Юридический адрес для отправки почтовой корреспонденции (отзывов): 127434, г. Москва, ул. Тимирязевская, д.49.

С диссертацией можно ознакомиться в Центральной научной библиотеке имени Н.И. Железнова ФГБОУ ВО «Российский государственный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева» и на сайте университета www.timacad.ru

Автореферат разослан «___» _____ 2024 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор с.-х. наук

Вертикова Елена Александровна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность. В настоящее время во многих регионах мира наблюдается усиление аридизации климата, что связано с действием различных абиотических стрессоров (высокие температуры воздуха, отсутствие осадков и т.д.). Именно засуха вызывает значительные потери урожая сельскохозяйственных культур (Faroq et al., 2009). На территории России имеются зоны с острозасушливыми условиями, где формирование сбора урожая зернофуража возможно за счет включения в структуру посевных площадей культур, устойчивых к проявлению стресс-факторов. К таким культурам относится сорго, характеризующееся широким спектром адаптивности (Ali et al., 2009). В Российской Федерации сорго возделывается для кормления сельскохозяйственных животных, птицы, рыбы, а также с целью применения в пищевой и перерабатывающей промышленности (Алабушев и др., 2003; Костина и др., 2012; Ковтунова и др., 2016; Никитин и др., 2016).

Для успешного создания гибридов F1 сорго, характеризующихся высокой продуктивностью и устойчивостью к абиотическим факторам, необходимо изучение особенностей изменчивости основных агрономических признаков их материнских форм (ЦМС-линий) на основе цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС) под влиянием стрессовых условий. Вместе с тем, исследователями из многих селекционных центров разных стран мира уделяется особое внимание выявлению и идентификации новых типов ЦМС-индуцирующих цитоплазм для расширения генетического разнообразия гибридов F1. В работе использованы генетически разные стерильные цитоплазмы, различие между которыми заключается в происхождении, реакции на образцы, восстанавливающие фертильность, морфологии пыльников и их гистологической структуре, стадиях дегенерации пыльцы, структуре митохондриальной и хлоропластной ДНК (Pring et al., 1995; Reddy et al., 2005).

Использование одного типа стерильной цитоплазмы повышает уязвимость культуры к абиотическим и биотическим стрессам, которые могут воздействовать именно на эту систему ЦМС, что может привести к прекращению производства гибридов, например, в случае массовых поражений их болезнями, вредителями или слабой устойчивости к засухе. Изучение влияния цитоплазмы на комбинационную способность ЦМС-линий представляет значительный интерес в плане понимания генетических функций цитоплазмы у растений и в практических целях для создания гибридов с улучшенными хозяйственно-ценными признаками. В этой связи изучение влияния типов стерильности на проявление биологических, селекционно-ценных признаков ЦМС-линий и гибридов F1 сорго приобретает исключительно важное значение.

Степень разработанности поставленных проблем. Направлениям селекции и использования сорговых культур в России посвящены работы А.В. Алабушева (2003), А.П. Царева и Е.В. Морозова (2011), Е.Р. Шукиса

(2011), А.Б. Володина (2012), Г.И. Костиной (2012), В.В. Бритвина (2013), И.А. Никитина (2016), Л.Л. Болдыревой (2017), В.В. Ковтунова (2017, 2018), А.К. Антимонова (2018), В.В. Гусева (2018), С.И. Капустина (2018). Многими исследователями проводились работы по устойчивости сельскохозяйственных культур к абиотическим факторам, в том числе и сорго. Проблема устойчивости сорго к засухе в сочетании с высокими температурами воздуха в последнее десятилетие рассматривалась в ряде работ (Amelework et al., 2015; Azarinasrabad et al., 2016; Djanaguiraman et al., 2017; Galicia-Juárez et al., 2021). В современных исследованиях обнаружена чувствительность культуры к данному стрессору на разных стадиях роста и развития растений (Phuong et al., 2014; Reddy and Patil, 2015; Queiroz et al., 2019; Akman et al., 2021; Chadalavada et al., 2021; Gano et al., 2021). Адаптивная способность сортообразцов и линий сорговых культур отражена в публикациях О.П. Кибальник (2010, 2016), Г.И. Костиной (2011), А.К. Антимонова (2021), Р.А. Биктимирова (2021), С.В. Верхоламочкина (2021), В.С. Есковой (2023). Использование различных источников ЦМС у сорго для расширения генетического разнообразия гибридов отмечено Л.А. Элькониным (2004, 2020) и рядом зарубежных авторов (Schertz and Ritchey, 1978; Xu et al., 1995; Choudlari et al., 2016; Reddy, 2018). Генетику восстановления фертильности в разных типах стерильных цитоплазм рассматривали многие исследователи (Pring et al., 1999; Elkonin et al., 2005, 2006, 2019; Tang et al., 1998, 2003, 2007; Wen et al., 2002; Klein et al., 2005; Kuhlman et al., 2006; Jordan et al., 2010, 2011; Dandin et al., 2014; Praveen et al., 2015, 2018; Kozhemyakin et al., 2017; Kante et al., 2018; Kiyosawa et al., 2022). Однако публикации по генетике восстановления фертильности в цитоплазмах А5 и А6 отсутствуют. В России оценка комбинационной способности стерильных линий сорго проводилась только на основе ЦМС-индуцирующих цитоплазм типов А1 (Андрющенко, 2002; Беседа и др., 2009; Малиновская, 2003; Болдырева, 2004; Бритвин, Болдырева, 2013) и А2 (Гаршин и др., 2014; Жужукин и др., 2017; Куколева и др., 2018; Старчак, Степанченко, 2022). Цитоплазматические эффекты на комбинационную способность изоядерных ЦМС-линий сорго опубликованы в основном иностранными исследователями (Kishan, Vorikar, 1989; Ramesh et al., 2006; Reddy et al., 2007, 2009; Jebril et al., 2021). Гетерозис и наследование селекционных признаков определяли у гибридов на основе цитоплазм А1 и А2 (Костылев, 2008; Беседа, 2011; Бычкова и др., 2010; Бритвин, Филатова, 2011; Ковтунов, 2015; Жужукин, Гаршин, 2016; Жукова и др., 2016; Кузнецова и др., 2016; Ковтунова и др. 2017; Капустин и др., 2018; Алабушев и др., 2020; Болдырева и др., 2020; Вертикова, Пыльнев, 2021; Володин и др., 2021). При этом, влияние различных типов стерильных цитоплазм на устойчивость к факторам внешней среды практически не изучалось.

Целью исследования являлось изучение устойчивости ЦМС-линий сорго к абиотическим стрессорам, а также влияния генетически различных

типов стерильных цитоплазм на комбинационную способность ЦМС-линий, гетерозис гибридов.

Задачи исследования:

1. Оценить адаптивную способность ЦМС-линий сорго к засушливым условиям региона;
2. Определить влияние абиотических стрессоров на проявление селекционно-ценных признаков ЦМС-линий и гибридов F1 сорго;
3. Проанализировать изменчивость пыльцы ЦМС-линий с разными типами стерильных цитоплазм в различные по метеоусловиям сезоны;
4. Подобрать родительские компоненты гибридов сорго по комплексу селекционных признаков с использованием кластерного анализа;
5. Выявить наличие молекулярных маркеров гена-восстановителя фертильности ЦМС типа 9E у использованных в скрещиваниях отцовских форм;
6. Установить влияние генетически различных типов стерильных цитоплазм (A1, A2, A3, A4, A5, A6, 9E и M35-1A) на комбинационную способность ЦМС-линий в скрещиваниях с образцами зернового и сахарного сорго;
7. Изучить влияние генетически различных типов ЦМС на проявление гетерозиса у гибридов F1 в скрещиваниях с образцами зернового и сахарного сорго;
8. Изучить влияние генетически различных типов стерильных цитоплазм на наследование селекционных и физиологических признаков у гибридов F1;
9. Выделить перспективные гибридные комбинации.

Научная новизна. Впервые показана роль цитоплазмы в формировании экологической устойчивости материнских форм и гибридов F1, необходимой для их стабильного семеноводства. Проведена дифференциация ЦМС-линий по реакции на изменение условий внешней среды: 5 стерильных линий сорго характеризуются экологической пластичностью и 9 – фенотипической стабильностью по урожайности семян, 3 – с высоким индексом стабильности по комплексу селекционных признаков. Отмечена взаимосвязь параметров адаптивности стерильных линий с урожайностью семян ($r=0,60-0,99$).

На основе исследования изоядерных ЦМС-линий впервые выявлен эффект цитоплазмы на проявление устойчивости к абиотическому стрессору – засухе. Определены ЦМС-линии, выделяющиеся высокой засухоустойчивостью по комплексу физиологических показателей. Впервые установлено влияние типа стерильной цитоплазмы на накопление пигментов и водный режим листьев, набухание семян ЦМС-линий и гибридов F1 в осмотических растворах. ЦМС-линии и гибриды на цитоплазмах A4 и 9E характеризуются меньшим водопотреблением семян в дистиллированной воде и более высоким в гипертонических растворах. Позитивный эффект цитоплазмы A2 отразился на увеличении суммы хлорофиллов в фазу выметывание, а цитоплазм A3, A5 и 9E – оводненности тканей листьев в фазу

цветение. Снижали показатели водного дефицита листьев цитоплазмы А2 и А3; потерю влаги в первые 30-90 минут – А3; за 24 ч увядания листьев и в среднем за 1 час в сутки – А2 и А4. Продуктивность стерильных линий зависела от общей оводненности тканей и средней потери влаги листьями в процессе увядания за 24 ч и 1ч/сут., о чем свидетельствуют рассчитанные коэффициенты корреляции (0,66-0,73).

На основе использования SSR-маркеров выявлено наличие генов-восстановителей цитоплазмы 9E (*Rf-9E*) у опылителей из рабочей коллекции.

Отмечено влияние типов цитоплазм на комбинационную способность ЦМС-линий по признакам: высота растений через 30 дней после всходов, длина соцветия, площадь и длина наибольшего листа, параметры флагового листа, общая и продуктивная кустистость, урожайность биомассы; в отдельные сезоны – содержание протеина в биомассе. Выявлены различия между изоядерными гибридами F1 по истинному и гипотетическому гетерозису, наследованию селекционных признаков в отдельные сезоны возделывания.

Теоретическая и практическая значимость работы. Показана роль стерильной цитоплазмы в проявлении устойчивости ЦМС-линий и гибридов сорго к стрессовым факторам внешней среды. Установлена адаптивная способность ЦМС-линий к условиям засушливых регионов. Работа вносит вклад в понимание закономерностей генетического контроля гетерозиса гибридов и комбинационной способности ЦМС-линий, полученных с использованием разных типов стерильных цитоплазм. Рассмотрены вопросы целесообразности привлечения новых типов ЦМС, оказывающих наибольшее влияние на наследование физиологических и селекционных признаков, и в конечном итоге, на формирование продуктивности гибридов F1 в засушливых регионах.

Подобранный SSR-маркер sam26858a способствует ускорению выведения фертильных гибридов сорго на цитоплазме 9E. Усовершенствованы методологические подходы для диагностики засухоустойчивости сорго, а также разработан для использования в практической селекции Атлас «Биоресурсная коллекция сорговых культур ФГБНУ РосНИИСК «Россорго». Представляют ценность стерильные линии, формирующие стабильные урожаи семян независимо от складывающихся метеорологических условий, а также отзывчивые на улучшение возделывания. Полученные сведения необходимы для устойчивого семеноводства гибридов, выведенных с использованием изучаемых ЦМС-линий. Гибриды, характеризующиеся высоким эффектом гетерозиса по важным селекционным признакам, рекомендуются для использования на кормовые цели (зернофураж, монокорм, силос).

Автором выведены следующие сорта сорго, участвующие в создании гибридов F1, изученных в данной работе и включенные в Государственный реестр селекционных достижений: Гранат (восстановитель цитоплазм А1, А5), допущенный к использованию с 2017 г. по Уральскому (9) региону (код

сорта 8558138, патент №9245); Магистр (восстановитель цитоплазм А4, 9Е), допущенный к использованию с 2019 г. по Средневолжскому (7) и Уральскому (9) регионам (код 8356026, патент №11169); Изольда (закрепитель стерильности цитоплазм А3, А4, 9Е), допущенный к использованию с 2024 г. по Центрально-черноземному (5) и Уральскому (9) регионам России (код 7853164, патент № 13547). Сорт Гелеофор (восстановитель цитоплазм А1, А2, А4, А5, А6), включен в Государственный реестр охраняемых селекционных достижений с 2018 г. (патент №9562). Подана заявка (№ 90131/7653655 от 03.11.2023 г.) на выдачу патента на гибрид зернового сорго Тамараж. Сорт Гранат выращивается в хозяйствах Саратовской области. Результаты научного сотрудничества ФГБНУ РосНИИСК «Россорго» с отечественными и зарубежными институтами показали перспективность использования сорта Изольда в Алтайском крае, Кабардино-Балкарской республике, Татарстане и Таджикистане, а гибрид Тамараж – в Алтайском крае.

Методология и методы исследования. Теоретические исследования выполнены на основе анализа опубликованных сведений по данному вопросу. Экспериментальная часть диссертационного исследования проведена с применением общепринятых методик по оценке физиологических, биохимических, морфометрических признаков и урожайности растений. Методы исследований полностью представлены в главе «Материал, методика и условия проведения исследований». Выводы сделаны на основе гибридизации изоядерных ЦМС-линий (ВС₈₋₁₈) и гомозиготных восстановителей фертильности, прошедших от 10 до 40 циклов самоопыления.

Основные положения, выносимые на защиту:

- ЦМС-линии зернового сорго с высокой адаптивной способностью к стресс-факторам внешней среды;
- ЦМС-индуцирующие цитоплазмы типов 9Е и А3 повышают устойчивость к засухе ЦМС-линий и гибридов F₁;
- генетическая коллекция ЦМС-линий и опылителей, использованная для создания гибридов F₁, характеризуется генетическим разнообразием, подтвержденным кластерным анализом;
- SSR-маркер sam26858a, ассоциированный с генами-восстановителями ЦМС типа 9Е (*Rf-9E*), способствует созданию фертильных гибридов на данной цитоплазме;
- тип стерильной цитоплазмы влияет на комбинационную способность ЦМС-линий;
- цитоплазмы 9Е и А3 оказывают влияние на проявление истинного и гипотетического гетерозиса количественных признаков и урожайности биомассы у гибридов F₁ сорго;
- ЦМС-индуцирующая цитоплазма влияет на наследование селекционных признаков у гибридов F₁ сорго.

Степень достоверности. Достоверность представленных исследований подтверждается обширными многолетними экспериментальными данными, выбором необходимого количества повторностей и объема выборки при закладке опытов, а также статистической обработкой методами однофакторного и многофакторного дисперсионного, кластерного, корреляционного и регрессионного анализов; полученными патентами на сорта зернового сорго, зарегистрированных в Государственном реестре селекционных достижений. Анализы, учеты и оценка изучаемых признаков проведены в соответствии со стандартными и общепринятыми методиками.

Апробация результатов. Результаты работы доложены на международных и всероссийских конференциях, форумах, семинарах в том числе: Международной научно-практической конференции «Актуальные проблемы животноводства, ветеринарной медицины, переработки с/х продукции и товароведение» (Воронеж, 2010); Всероссийской научно-практической конференции молодых ученых и специалистов «Молодые ученые – агропромышленному комплексу Поволжья» (Саратов, 2010); Международной научно-практической конференции «Достижения и инновации – сельскохозяйственному производству» (Саратов, 2015); Международной научно-практической конференции «Вавиловские чтения-2015» (Саратов, 2015); Международной научно-практической интернет-конференции «Современное экологическое состояние природной среды и научно-практические аспекты рационального природопользования» (Соленое Займище, 2016; 2017; 2018; 2019); Всероссийская конференция с международным участием, посвященная 50-летию ВОГиС (Москва, 2016); Международной научно-практической конференции молодых ученых и специалистов «Современные технологии в сельскохозяйственной науке и производстве» (Саратов, 2016); Международной научно-практической конференции «Основные, малораспространенные и нетрадиционные виды растений – от изучения к внедрению (сельскохозяйственные и биологические науки)» (Круты, 2017); Международной научно-практической конференции «Инновационное обеспечение развития приоритетных отраслей сельского хозяйства в засушливых регионах России» (Саратов, 2018); V Международной научно-методологической конференции «Роль физиологии и биохимии в интродукции и селекции сельскохозяйственных растений» (Москва, 2019); Международной научно-практической конференции «Инновационные агротехнологии в растениеводстве засушливых регионов России» (Саратов, 2019); Международной научно-практической конференции «Итоги и перспективы развития агропромышленного комплекса» (Соленое Займище, 2019); 6th International scientific conference “Plant Genetics, genomics, Bioinformatics, and Biotechnology” (Novosibirsk, 2021); Международной научно-практической конференции «Научное обеспечение устойчивого развития агропромышленного комплекса в условиях аридизации климата» (Саратов, 2021; 2022; 2024); VII и VIII Международной научной конференции «Современное состояние, проблемы и

перспективы развития аграрной науки» (Симферополь, 2022; 2023; 2024); V Международной научной конференции «Генетика и биотехнология XXI века: проблемы, достижения, перспективы» (Минск, 2022); XII Международный форум «Дни сада в Бирюлево: вклад фундаментальной науки в устойчивое развитие сельского хозяйства, формирование здоровья и качества жизни населения Российской Федерации» (Москва, 2022); Всероссийской научно-практической конференции «Актуальные вопросы научно-технологического развития агропромышленного комплекса» (Махачкала, 2023); Всероссийской конференции «Генетические ресурсы растений для генетических технологий» (Санкт-Петербург, 2023); Международной научно-практической конференции «Адаптация живых организмов на уровне физиолого-биохимических механизмов» (Душанбе, 2023); Российско-Китайском семинаре по молекулярной селекции сельскохозяйственных культур (Харбин, 2024).

Личный вклад соискателя. Основные результаты, изложенные в диссертации, получены автором лично в отделе сорговых культур ФГБНУ РосНИИСК «Россорго». Соискателю принадлежит теоретическое обоснование проблемы исследований, постановка задач. Анализ литературных данных, проведение полевых исследований, учетов, подготовка статей и докладов на конференциях, обработка экспериментальных данных по теме работы выполнены автором самостоятельно. Лабораторные исследования проводились совместно с сотрудниками отдела биохимии и биотехнологии ФГБНУ РосНИИСК «Россорго», отдела биотехнологии ФГБНУ «ФАНЦ Юго-Востока». Автор участвовал в выведении сортов и гибрида, которые использованы в данном исследовании, при этом доля участия в сортах Гранат и Гелеофор – 11,1%, Магистр – 16,7%, Изольда – 12,5%; гибрида Тамараж – 10,0%.

За всестороннюю помощь и содействие в процессе работы над диссертацией выражаю искреннюю благодарность научному консультанту, доктору биологических наук Эльконину Льву Александровичу.

Полнота изложения материалов диссертации в работах, опубликованных соискателем. Основные материалы и положения диссертационной работы опубликованы в 84 научных работах, в том числе 29 статей в изданиях рекомендованных ВАК, 8 статей в Международных изданиях и индексируемых в РИНЦ, 2 монографии и атлас, 4 патента и заявка на селекционные достижения РФ.

Объем и структура диссертации. Диссертационная работа изложена на 575 страницах компьютерного текста. Состоит из введения, 6 глав, заключения, практических рекомендаций, списка литературы, приложений. Диссертация содержит 95 таблиц, 47 рисунков; 112 таблиц и 10 рисунков приложений. Список литературы включает 618 источников, в том числе 309 иностранных авторов.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Представлен аналитический обзор российской и зарубежной научной литературы, отражающий основные вопросы диссертационной работы. Описано распространение, использование и генотипическое разнообразие сорго. Рассмотрена устойчивость сорго к основному абиотическому стресс-фактору в разные фазы развития растений, такому как засуха. Отражены параметры адаптивности и механизмы устойчивости растений к абиотическим стрессорам. Обобщены литературные данные о цитоплазматической мужской стерильности, альтернативных источниках стерильности, генетике восстановления фертильности у сельскохозяйственных культур с акцентом на сорго. Рассмотрено влияние типов стерильности сорго на селекционные признаки, биохимические показатели качества продукции, устойчивость к биотическим и абиотическим стрессорам, комбинационную способность ЦМС-линий и гетерозис гибридов F₁. Анализ литературы показывает важность изучения проблемы взаимодействия цитоплазмы и внешних факторов среды, особенно в области цитоплазматических эффектов на показатели адаптации материнских форм и гибридов F₁, а также комбинационной способности ЦМС-линий, проявления гетерозиса и наследования количественных признаков у гибридов на новых типах ЦМС.

2. МАТЕРИАЛ, МЕТОДИКА И УСЛОВИЯ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

В качестве компонентов скрещиваний использовали ЦМС-линии (всего 21) с привлечением разных источников стерильности – А1, А2, А3, А4, А5, А6, 9Е и М35-1А; сорта и линии зернового сорго селекции ФГБНУ РосНИИСК «Россорго» (всего 22); образцы сахарного сорго собственной и инорайонной селекции (всего 13). Донорами ядерного генома при создании стерильных линий являлись гомозиготные фертильные формы, поддерживаемые путем самоопыления в пергаментных изоляторах от 10 (Карлик 4в) до 40 лет (Желтозерное 10). ЦМС-линии выведены в результате серии беккроссов в течение 8-18 лет (Эльконин и др., 1997). Изучено 205 комбинаций скрещиваний первого поколения и 2 семьи гибридов второго поколения.

Исходный материал и гибриды сорго выращивали на опытном поле ФГБНУ РосНИИСК «Россорго» в 2009-2023 гг. Ежегодно опытные делянки размещали по пару. Обработка почвы экспериментального участка проводилась согласно зональной технологии возделывания (Горбунов и др. 2012). Посев с междурядьем 70 см родительских компонентов и полученных на их основе гибридов F₁ осуществляли селекционной сеялкой точного высева СКС-6-10. Площадь делянки гибридного питомника, оценки комбинационной способности и родительских форм составила 7,7 м²; предварительного сортоиспытания 15,4 м². Повторность рендомизированных делянок в опыте трехкратная (Доспехов, 2011). Густоту стояния растений

исходного материала и гибридов (100-150 тысяч растений на гектаре) корректировали вручную.

Полевые исследования включали контроль за ростом и развитием растений (Куперман, 1962); оценку селекционных признаков и учет урожайности (Якушевский и др., 1982; Методика государственного сортоиспытания, 1989). В лабораторных условиях расчетным методом определяли площадь листовой поверхности (Чирков, 1961; Дорофеева, Бонецкая, 2020); массу 1000 зерен согласно ГОСТу 120042-80 (2011); содержание абсолютно сухого вещества вегетативной массы и стеблей – ГОСТу 31640-2012 (2020); на инфракрасном анализаторе Spectra StarXT – биохимический состав зерна и биомассы. Валовую энергию зернофуража рассчитывали по общепринятой методике (Григорьев и др., 2008).

Адаптивную способность ЦМС-линий определяли по следующим показателям: коэффициент линейной регрессии (Eberhart, Russel, 1966), индекс стабильности (Мартынов, 1989), индекс засухоустойчивости (цит. по Янченко и др., 2004). Устойчивость к засухе на разных стадиях развития ЦМС-линий и гибридов оценивали по степени набухания в осмотиках (Удовенко и др., 1970), содержанию зеленых пигментов в листьях (Ермаков, 1987), показателям водного режима листьев (Удовенко, 1988; Третьяков и др., 1991).

Общую (ОКС) и специфическую (СКС) комбинационную способность ЦМС-линий и опылителей оценивали методом топкросса (Савченко, 1984), а проявление гетерозиса, коэффициента фенотипического доминирования согласно Ю.Л. Гужову (1999).

Уровень фертильности определяли по завязыванию зерна в метелках, изолированных перед началом цветения (Rao et al., 1984) и окраске пыльцы раствором йодистого калия (Паушева, 1988; Pedersen et al., 2004). Пыльцевые зерна (ПЗ) анализировали в зависимости от степени окраски их содержимого: полностью окрашенные ПЗ – фертильные (тип I), дефектные – с менее интенсивной окраской ПЗ (тип II), с небольшим количеством содержимого (тип III), со слабой окраской содержимого (тип IV) и пустые (тип V).

ПЦР-анализ осуществляли следующими этапами: геномную ДНК выделяли из листьев модифицированным ЦТАБ-методом (Шилов и др., 2016). ПЦР проводили с использованием ДНК-амплификатора T100 (BioRad, США). Амплифицированные фрагменты фракционировали в 3,5% агарозном геле в 0,5-кратном TAE-буфере при напряжении 175 V (90 мин). Для визуализации фрагментов ДНК использовали 0,01% водный раствор бромистого этидия.

Статистическая обработка результатов исследований выполнена с помощью пакета программ «AGROS 2.09» (Мартынов, 1999) методами статистического, дисперсионного однофакторного и многофакторного, а также регрессионного, кластерного и корреляционного анализов.

Климат и почва опытного участка являются типичными для зоны сухих черноземных степей Юго-Востока России. Хорошей

влагообеспеченностью характеризовались только 2013 и 2017 годы вегетационного периода сорго: гидротермический коэффициент (ГТК) равен 0,977 и 1,005, соответственно. В остальные годы наблюдались засушливые (2009, 2012, 2015, 2018, 2021, 2022, 2023) и острозасушливые условия (2010, 2011, 2014, 2016, 2019). Подобные проявления абиотических стрессов для растений сорго позволили всесторонне оценить исходный материал и отобрать более адаптированные к факторам внешней среды ЦМС-линии для создания новых гибридов F1.

3. СТРЕССОУСТОЙЧИВОСТЬ ЦМС-ЛИНИЙ И ГИБРИДОВ F1 СОРГО С РАЗНЫМИ ИСТОЧНИКАМИ СТЕРИЛЬНОСТИ

3.1 Адаптивная способность ЦМС-линий сорго к засушливым условиям. В разделе 3.1 приводится комплексная оценка стрессоустойчивости ЦМС-линий сорго с генетически различными типами стерильных цитоплазм, отражающих адаптивную способность генотипа к факторам внешней среды. Изучаемая коллекция стерильных линий создана и включена в селекционную работу в разное время, поэтому для определения реакции материнских форм на изменение условий внешней среды их разделили на две группы. В первую группу вошли линии, у которых период наблюдения составил 10 лет (2009-2018 гг.) – А2 КВВ 114, А2 Восторг, А3 Фетерита 14, А4 КП 70, М35-1А Пищевое 614, 9Е Пищевое 614, А3 Желтозерное 10, А4 Желтозерное 10, 9Е Желтозерное 10, А2 КВВ 181, А1 Ефремовское 2. Вторая группа состоит из ЦМС-линий, наблюдения за которыми составили 6 лет – А2 Тамара, А1 Карлик 4в, А2 Карлик 4в, А3 Карлик 4в, А4 Карлик 4в, А5 Карлик 4в, А6 Карлик 4в, А1 О-Янг 1, А2 Кремное, А2 Судзерн (2014-2019 гг.).

Проведенные исследования позволяют выделить из коллекции наиболее перспективные, характеризующиеся высокой семенной продуктивностью и экологической пластичностью ЦМС-линии. На изменчивость высоты растений (46,8-85,6%) и выдвинутости ножки соцветия (56,4-63,4%) большее влияние оказывает фактор «генотип ЦМС-линии», тогда как на интенсивность начального роста (56,1-79,7%) и урожайность семян (54,1-60,2%) фактор «условия года»; взаимодействие этих факторов – на ширину соцветия (35,1-42,9%) в обеих группах образцов (рисунок 1).

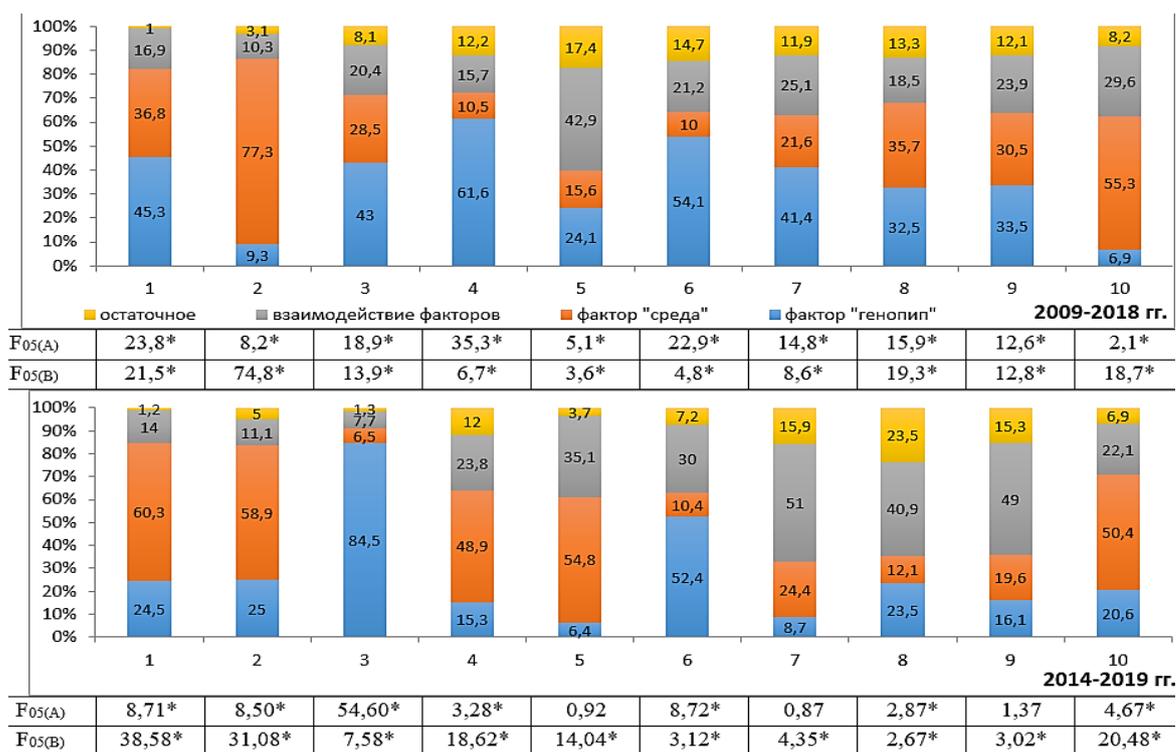


Рисунок 1 – Доля генотипического (А) и средового (В) факторов в проявлении селекционных признаков двух групп ЦМС-линий: **1.** Период «всходы-цветение»; **2.** Интенсивность начального роста; **3.** Высота при созревании; **4.** Длина соцветия; **5.** Ширина соцветия; **6.** Выдвинутость ножки соцветия; **7.** Длина листа; **8.** Ширина листа; **9.** Площадь листа; **10.** Урожайность семян.

Проявление нормы реакции генотипа по селекционным признакам в различных условиях среды выявило сильную вариабельность интенсивности начального роста (20,5-44,3%), ширины соцветия (23,3-62,3%), площади наибольшего листа (21,1-32,9%), выдвинутости ножки соцветия (20,4-61,6%) и урожайности семян (25,1-44,4%). Более высокими коэффициентами вариации характеризовалась ЦМС-линия А2 КВВ 114 по следующим признакам: ширина соцветия – 24,0%, площадь наибольшего листа – 28,2%, интенсивность начального роста – 35,2%, урожайность семян – 44,4% и выдвинутость ножки соцветия – 61,6% (таблица 1).

Согласно индексу засухоустойчивости (*DSI*), отражающему стабильность урожайности линий в различные по влагообеспеченности годы, наибольшей устойчивостью отличались А1 Ефремовское 2; А3, А4 и 9Е Желтозерное 10; А2 Судзерн; А1, А2, А3, А4, А5 и А6 Карлик 4в (0,09-0,73).

Расчет коэффициента линейной регрессии позволил выявить стерильные линии сорго, сочетающие высокую урожайность семян и устойчивость к изменяющимся факторам внешней среды: экологически пластичные – А2 КВВ 114, А2 Восторг, А3 Фетерита 14, А1 О-Янг 1, А2 Судзерн ($b_i=1,13-1,80$); фенотипически стабильные – М35-1А и 9Е Пищевое 614, А2 КВВ 181, А1 Ефремовское 2, А1 и А2, А3, А4, А5 Карлик 4в ($b_i=0,91-1,07$) и экстенсивного типа – А3, А4 и 9Е Желтозерное 10, А6 Карлик 4в, А2 Кремное, А2 Тамара ($b_i=0,79-0,87$).

Таблица 1 – Параметры адаптивности ЦМС-линий по урожайности семян

ЦМС-линия	Средняя урожайность, т/га	V, %	bi	$S\%(RG)$	Hi	DSI
1 группа (2009-2018 гг.)						
A2 КВВ 114	3,82	44,4	1,34	22,83	1,64	1,40
A2 Восторг	3,79	41,7	1,17	23,92	2,23	1,41
A3 Фетерита14	4,01	39,9	1,13	25,46	2,24	0,97
A4 КП 70	4,04	35,9	0,75	29,15	2,79	1,49
M35 Пищевое 614	3,15	39,1	1,07	12,90	-7,26	1,26
9E Пищевое 614	3,21	36,9	1,01	14,01	-6,61	1,15
A3 Желтозерное 10	3,83	29,1	0,83	17,17	1,29	0,09
A4 Желтозерное 10	3,75	28,4	0,80	16,51	0,05	0,14
9E Желтозерное 10	3,80	28,1	0,82	15,33	0,83	0,20
A2 КВВ 181	3,28	37,6	1,03	16,01	-5,35	1,44
A1 Ефремовское 2	4,41	31,2	1,04	19,29	8,14	0,17
2 группа (2014-2019 гг.)						
A2 Тамара	4,38	23,8	0,79	14,71	10,01	2,26
A1 Карлик 4в.	2,94	27,9	0,95	5,68	-3,64	0,44
A2 Карлик 4в.	2,99	30,2	1,00	10,93	-2,60	0,59
A3 Карлик 4в.	3,05	27,9	0,98	6,10	-2,69	0,73
A4 Карлик 4в.	2,96	27,1	0,91	8,17	-2,94	0,18
A5 Карлик 4в.	3,01	28,1	0,94	9,75	-2,31	0,09
A6 Карлик 4в.	3,02	25,1	0,87	6,23	-2,53	0,25
A1 О-Янг 1	3,67	28,4	1,20	7,26	2,14	1,61
A2 Кремовое	3,55	29,0	0,56	25,92	-1,86	2,87
A2 Судзери	4,03	43,1	1,80	21,66	6,44	0,72

Индекс стабильности (Hi) показывает способность линии сочетать высокую урожайность с минимальным ее снижением при ухудшении условий. Выделены ЦМС-линии с высокими Hi по нескольким признакам – А1 Ефремовское 2 (8,14-22,18), А4 КП 70 (2,79-12,32), А1 О-Янг 1 (2,14-8,03). У ЦМС-линий Желтозерного 10 наибольшим значением индекса по ширине соцветия отличилась цитоплазма 9E (0,50); низкое значение по выдвинутости ножки соцветия на цитоплазме А3 (-0,16), а по урожайности семян – цитоплазма А4 (0,05). У ЦМС-линий Карлика 4в на цитоплазмах А1 и А5 отмечен более высокий индекс по ширине соцветия (0,26-0,40), а по выдвинутости ножки соцветия – на цитоплазме А3 (0,58), при этом на цитоплазмах А1 и А5 низкий Hi по длине наибольшего листа (-3,72 – -1,24).

Корреляционный анализ позволяет выявить зависимость формирования урожайности материнских форм от показателей адаптивности. Установлена тесная взаимосвязь индекса стабильности и отклонения от линии регрессии ($S\%(RG)$) со средней урожайностью семян ($r=0,60-0,99$), между коэффициентами линейной регрессии и вариации ($r=0,83-0,85$); средняя – между индексом стабильности и отклонением от линии регрессии ($r=0,43-0,62$), свидетельствующие о приспособленности ЦМС-линий к условиям

произрастания, заключающейся в незначительной изменчивости урожайности по годам.

3.2 Влияние абиотических стрессоров на проявление физиологических признаков ЦМС-линий и гибридов F1 сорго. В разделе представлены результаты исследований изоядерных ЦМС-линий и гибридов, впервые показывающие эффект стерильной цитоплазмы на проявление устойчивости к засухе.

3.2.1 Содержание пигментов в листьях изоядерных ЦМС-линий и гибридов F1 сорго. Скоординированная работа митохондриального, ядерного и хлоропластного геномов позволяет предположить, что генетически различные типы цитоплазм могут влиять на содержание хлорофилла в фотосинтезирующих тканях растения и, тем самым, определять интенсивность фотосинтеза и урожайность сельскохозяйственных культур. Возможность такого влияния необходимо учитывать и использовать в селекции на гетерозис, в частности, при создании линий с ЦМС, поскольку как митохондриальные, так и хлоропластные геномы различаются у разных стерильных цитоплазм.

Исследования по накоплению пигментов листьями изоядерных ЦМС-линий с геномом Карлика 4в и А1, А2, А3, А4, А5, А6 типами стерильных цитоплазм в 2016-2017 гг. показывают отсутствие различий между ними в среднем по трем фазам развития растений (кущение, выметывание, цветение). Однако, в фазу кущения наибольшее содержание хлорофиллов отмечено на цитоплазме А2 (1,24 мг/г), выметывания – цитоплазме А1 (1,33 мг/г), цветения – А5 (1,26 мг/г). Наибольшая сумма хлорофиллов установлена в фазы кущения и выметывания (1,08-1,18 мг/г), по сравнению с фазой цветения (0,80 мг/г).

Также анализировали гибриды с сортом Восторг на основе А1, А2, А3, А4, А5, А6 Карлик 4в по синтезу хлорофиллов в наибольшем листе среднего яруса в фазы кущения, выметывания и цветения растений. В среднем за 2016-2017 гг. наибольшее количество хлорофилла *a* отмечено на цитоплазмах А1 и А2 во всех фенологических фазах: кущение – 0,97-1,06 мг/г, выметывание – 0,79-0,98 мг/г, цветение – 0,83-0,85 мг/г; хлорофилла *b* и суммы хлорофиллов – на цитоплазмах А1 и А4 в фазу кущения (0,40-0,46 и 1,30-1,52 мг/г, соответственно); в фазу выметывания – на А2 и А3 типах ЦМС (0,37-0,39 и 1,35-1,37 мг/г, соответственно) и фазу цветения – на цитоплазме А5 (0,30 и 1,35 мг/г, соответственно). Более высокое накопление пигментов в среднем за фазы развития оказалось у гибридов, полученных с использованием А1 и А2 типов стерильных цитоплазм (1,25 мг/г).

Так, привлечение разных типов цитоплазм позволяет создавать гибриды с высоким содержанием хлорофилла и, как следствие, может быть использовано для повышения их стрессоустойчивости и продуктивности. Причем, высокий синтез пигментов как у ЦМС-линий, так и гибридов наблюдался в засушливых условиях.

3.2.2 Интенсивность набухания семян изоядерных ЦМС-линий и гибридов F1 в растворах осмотиков. В данном разделе рассмотрен цитоплазматический эффект на водопотребление семян ЦМС-линий Желтозерного 10 с цитоплазмами А3, А4, 9Е и гибридов на их основе с сортами Кремовое, Азарт в гипертонических растворах сахарозы и нитрата калия с осмотическим давлением 19 и 72 атмосферы, что соответствует концентрациям 26,3-29,4%. В среднем за 2015-2017 гг. установлено значимое влияние всех факторов на интенсивность набухания семян (рисунок 2).

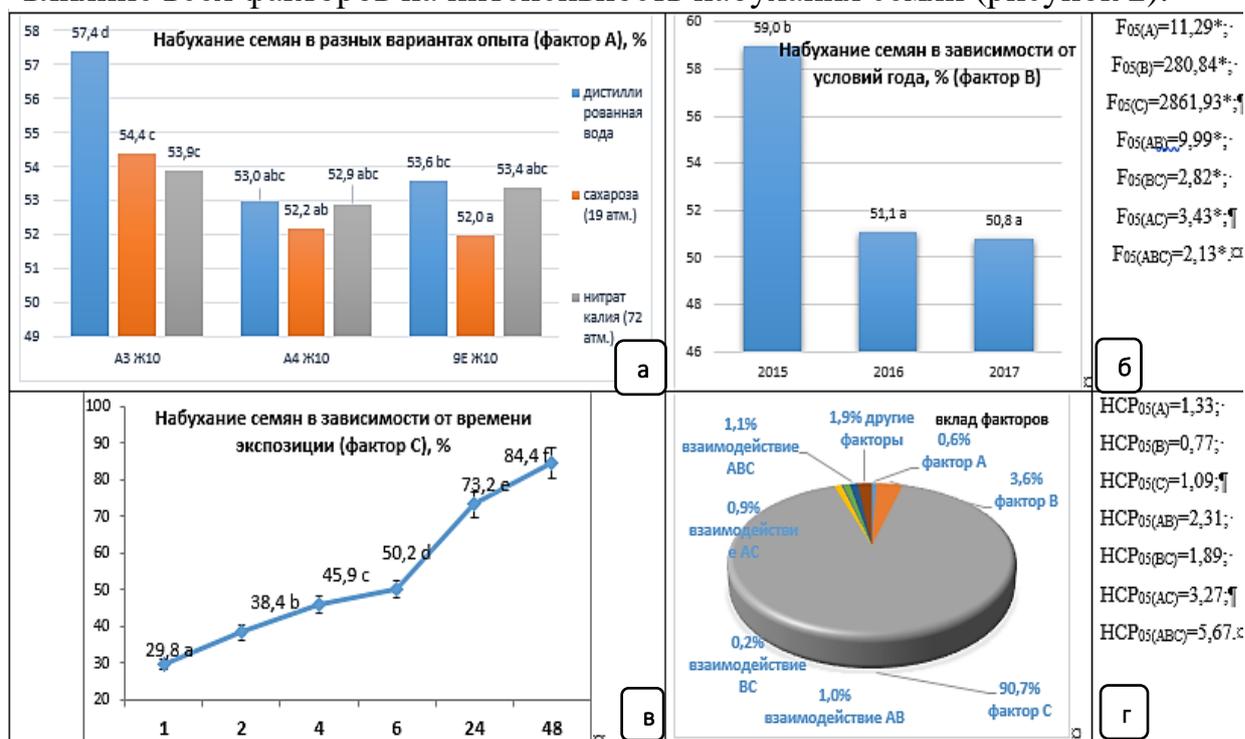


Рисунок 2 – Набухание семян у изоядерных ЦМС-линий Желтозерного 10 на цитоплазмах А3, А4 и 9Е (2015-2017 гг.). * $p \leq 0,05$. Данные, обозначенные разными буквами, достоверно различаются между собой в соответствии с тестом множественных сравнений Дункана при $p \leq 0,05$.

Выявлено, что в селекции на повышение засухоустойчивости исходного материала в начальный период развития растений целесообразно использовать цитоплазмы А4 и 9Е, характеризующиеся меньшим водопотреблением семян в дистиллированной воде. Средовый фактор оказался существенным: в среднем водопотребление семян ЦМС-линиям в 2015 г. составило 59,0%, тогда как в 2016-2017 гг. – 50,8-51,1%.

В селекции на повышение засухоустойчивости гибридов F1 следует использовать цитоплазмы 9Е и А4: набухание семян у гибридов с сортами Кремовое и Азарт на цитоплазме 9Е в гипертонических растворах оказалось на уровне показателей в дистиллированной воде, тогда как в отдельные часы цитоплазма А4 способствовала значимому снижению водопотребления семян у гибрида с сортом Азарт. Также существенным оказалось влияние средового фактора: в среднем по гибридам с сортом Кремовое водопотребление семян в 2015 г. составило 60,2%, тогда как в 2016-2017 гг. – 61,7-62,3%; с сортом Азарт – 56,5% и 58,3-69,4%, соответственно. Очевидно, что на среднее

водопотребление семян в опыте большее влияние оказала отцовская форма, чем материнская.

Различия по интенсивности набухания семян между цитоплазмами А3, А4, 9Е как у ЦМС-линий, так и гибридов с сортом Кремовое наблюдаются через 24-48 часов эксперимента. Однако, у гибридов цитоплазма А3 снижала водопотребление семян по сравнению с цитоплазмами А4 и 9Е: через 24 ч – 76,4% и 80,9-81,9%; через 48 ч – 90,9% и 101,9-104,5%, соответственно и подтверждается значимыми показателями F-критерия. У ЦМС-линий в данных точках динамики цитоплазма А3, наоборот, увеличивала водопотребление по сравнению с цитоплазмами А4 и 9Е (рисунок 3).

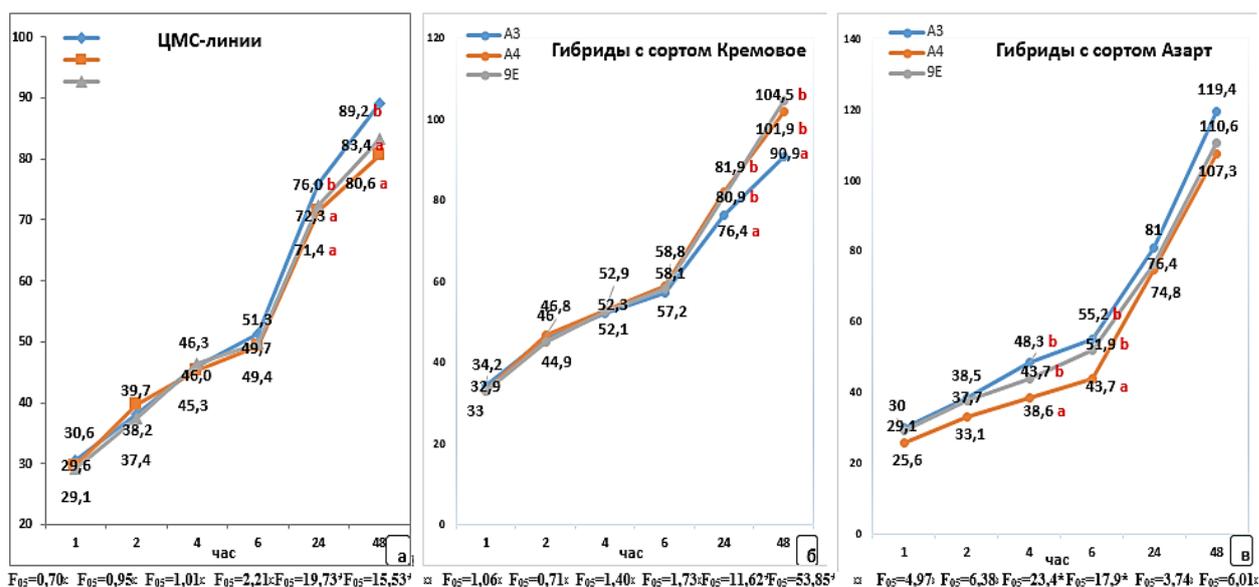


Рисунок 3 – Влияние цитоплазмы на набухание семян (%) ЦМС-линий Желтозерного 10 (а) и гибридов (б, в) в течение эксперимента (среднее за 2015-2017 гг.). * $p \leq 0,05$. Данные, обозначенные разными буквами, достоверно различаются между собой в соответствии с тестом множественных сравнений Дункана при $p \leq 0,05$.

Изучение гибридов с сортом Азарт показало различия между цитоплазмами через 4 и 6 ч эксперимента. Цитоплазма А4 снижала набухание семян по сравнению с цитоплазмами А3 и 9Е: через 4 ч – 38,6% против 43,7-48,3%; через 6 ч – 43,7% и 51,9-55,2%, соответственно. Причем, гибриды на цитоплазмах А4 и 9Е с сортом Азарт между собой значимо не различались. Следует отметить сходство по процессу набухания семян гибрида и ЦМС-линий, у которых выявлено незначительное снижение водопотребления семян на цитоплазме А4 через 4 ч и 6 ч набухания по сравнению с аналогами на А3 и 9Е типах стерильных цитоплазм.

3.2.3 Водный режим листьев ЦМС-линий и гибридов F1. Выявлены особенности перенесения стрессовых факторов (высоких температур воздуха и низкой влагообеспеченности) в критический для сорго период цветения в 2019-2022 гг., оказавшиеся контрастными по метеоусловиям: напряженность температурного фактора за 10 дней до проведения эксперимента

наблюдалась в 2020-2022 гг. (сумма активных температур составила 231,1-257,4°C); более благоприятным оказался 2019 г. с ГТК=0,61 по сравнению с 2020 г., когда ГТК равнялся 0,01.

С целью определения вклада факторов генотипа (А) и метеорологических условий среды (В), а также их взаимодействия в общую изменчивость параметров водного режима листьев экспериментальные данные подвергли дисперсионному двухфакторному анализу, используя 15 ЦМС-линий, ежегодно участвующих в опыте. Установлено, что доля генотипа в формировании параметров водного режима составила 25,7-40,8%, а средового фактора оказалась в пределах 6,6-34,8%. Высокой засухоустойчивостью по комплексу показателей водного режима характеризовались линии А2 КВВ 114, А2 Восторг, А3 Фетерита 14 (таблица 2).

У изоядерных ЦМС-линий Желтозерного 10 влияние стерильной цитоплазмы на параметры водного режима оказалось следующим: А3 и 9Е увеличивают величину показателя оводненности тканей в сравнении с аналогом на типе А4; цитоплазма А3 снижает водный дефицит, потерю влаги в первые 30-90 минут увядания листьев; цитоплазма А4 снижает потерю влаги за 24 ч увядания и в среднем за 1 час в сутки; у изоядерных ЦМС-линий Карлика 4в цитоплазма А5 увеличивает оводненность в сравнении с цитоплазмой А3; цитоплазмы А2 и А3 снижают водный дефицит, потерю влаги за 24 ч увядания и в среднем за 1 ч/сут. в сравнении с цитоплазмой А5.

На урожайность семян оказывает влияние общая оводненность листьев ($r=0,73$). Между средней потерей влаги листьями за 1 ч/сут и через 24 ч увядания, длиной соцветия, шириной листа и урожайностью биомассы коэффициент корреляции составил 0,46-0,69. Выявлена сильная сопряженность оводненности тканей листьев с потерей влаги за 24 ч и в среднем за 1 ч/сут ($r=0,77$); средняя – с длиной соцветия и шириной листа ($r=0,55-0,69$).

Таблица 2 – Влияние генотипа и метеорологических условий на проявление показателей водного режима листьев (%) ЦМС-линий (среднее за 2019-2022 гг.)

ЦМС-линия, год	Оводненность тканей	Водный дефицит	Динамика потери влаги в процессе естественного увядания				Среднее за 1 ч/сутки
			30 минут	60 минут	90 минут	24 ч	
A2 Тамара	74,48 ij	12,24 def	6,99 cd	13,00 c	21,92 c	69,60 ij	2,90 ij
A2 КВВ 181	73,25 f	13,69 f	11,37 k	17,86 g	26,84 f	68,77 hi	2,87 hi
A1 О-Янг 1	71,02 cd	14,13 g	8,09 e	17,09 fgh	25,83 efg	68,36 ghi	2,85 gh
A2 Судзерт	69,40 b	15,05 ij	9,54 g-j	17,45 fgh	27,27 f-i	64,86 b	2,70 b
A2 Восторг	73,73 g-j	8,10 b	8,45 efg	17,36 fgh	26,08 efg	67,87 fgh	2,81 fgh
9E Пищевое 614	72,23 ef	11,57 cde	6,36 bc	16,19 ef	24,38 efg	66,28 cde	2,76 cde
A3 Фетерита 14	73,82 hij	10,52 c	8,05 e	14,20 cd	22,82 cd	68,33 ghi	2,85 gh
A3 Желтозерное 10	68,18 b	10,60 c	7,88 de	14,48 d	25,28 ef	64,58 ab	2,69 ab
A4 Желтозерное 10	66,20 a	14,90 ij	9,61 hij	17,87 hi	28,34 hij	63,31 a	2,64 a
9E Желтозерное 10	69,31 b	14,96 ij	8,84 e-i	16,33 f	27,15 f-i	65,31 bc	2,72 bc
A2 Карлик 4в	73,22 f-j	11,59 cde	9,42 f-j	18,08 hi	27,66 g-j	67,44 efg	2,81 efg
A3 Карлик 4в	72,64 fgh	12,74 efg	9,90 j	19,57 j	29,56 j	66,60 def	2,77 def
A5 Карлик 4в	74,55 j	15,48 j	9,71 ij	18,95 ij	28,96 ij	70,32 j	2,93 j
A2 КВВ 114	72,10 def	5,94 a	3,99 a	9,19 a	14,27 a	67,32 efg	2,80 efg
A1 Ефремовское 2	72,54 fgh	14,86 hij	5,62 b	11,48 b	16,95 b	67,15 efg	2,80 efg
Среднее по годам исследований:							
2019	70,98 b	8,74 a	–	17,97 c	31,65 d	68,78 c	2,87 c
2020	69,31 a	11,64 b	8,98 b	16,27 b	25,97 c	67,12 b	2,80 b
2021	73,80 d	14,86 c	8,60 b	16,62 b	23,94 b	67,60 b	2,82 b
2022	73,00 c	14,46 c	7,26 a	12,90 a	18,00 a	64,81 a	2,70 a
F _{05(A)}	28,20*	27,98*	30,51*	44,78*	42,25*	20,85*	20,91*
HCP _{05(A)}	1,31	1,48	0,98	1,23	1,89	1,19	0,05
F _{05(B)}	71,22*	109,77*	33,94*	91,78*	266,45*	58,10*	58,50*
HCP _{05(B)}	0,67	0,76	0,44	0,63	0,97	0,61	0,02

Примечание: * $p \leq 0,05$. Данные, обозначенные разными буквами, достоверно различаются между собой в соответствии с тестом множественных сравнений Дункана при $p \leq 0,05$.

4. СОЗДАНИЕ И ХАРАКТЕРИСТИКА КОМПОНЕНТОВ СКРЕЩИВАНИЙ НА ОСНОВЕ КЛАСТЕРНОГО АНАЛИЗА

4.1 Материнские формы с цитоплазматической мужской стерильностью. Для оптимизации, результативности и целенаправленности практической работы по гибридизации проведена систематизация генетической коллекции стерильных линий на основе разных ЦМС-индуцирующих цитоплазм с использованием метода многомерной статистики. Кластеризация ЦМС-линий на 14 шаге итерации (минимум Евклидовых расстояний равен 19,96) позволила выделить 6 кластеров, достоверность распределения линий в которых подтверждается дисперсионным анализом по 18 селекционным признакам, за исключением выдвинутой ножки соцветия. Примечательно, что изоядерные ЦМС-линии входят в одну группу: на основе Карлика 4в с цитоплазмами А1, А2, А3, А4, А5 и А6 – в первую; Пищевого 614 – с цитоплазмами М35-1А и 9Е – в первую; Желтозерного 10 с цитоплазмами 9Е, А3 и А4 – в третью (рисунок 4).

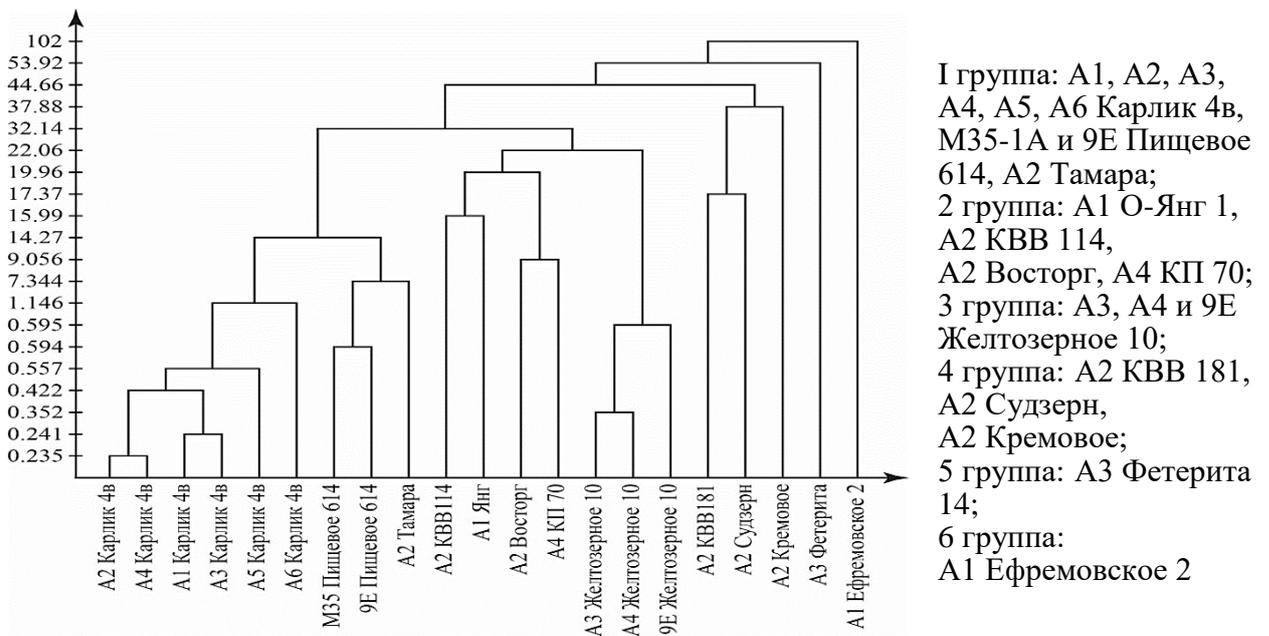
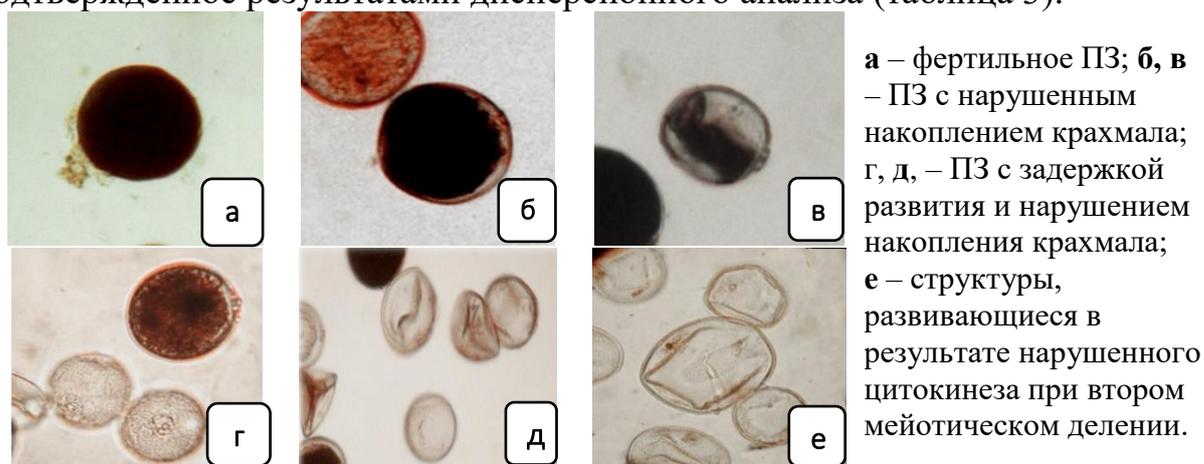


Рисунок 4 – Дендрограмма сходства ЦМС-линий по комплексу селекционных признаков (среднее за 2014-2018 гг.)

4.1.1 Пыльца ЦМС-линий сорго с разными типами стерильных цитоплазм в зависимости от условий внешней среды. Многолетнее изучение пыльцы у ЦМС-линий сорго с цитоплазмами А3, А4, 9Е показало, что наибольший полиморфизм пыльцевых зерен (ПЗ) наблюдался у растений на цитоплазме 9Е (рисунок 5).

Так, диагностика пыльцы позволила установить значимое влияние типа стерильной цитоплазмы на полиморфизм пыльцевых зерен и их количество в двух наборах изоядерных ЦМС-линий (Желтозерного 10 на основе

цитоплазм А3, А4, 9Е и Карлика 4в с цитоплазмами А3, А4, А5, А6), подтвержденное результатами дисперсионного анализа (таблица 3).



а – фертильное ПЗ; б, в – ПЗ с нарушенным накоплением крахмала; г, д, – ПЗ с задержкой развития и нарушением накопления крахмала; е – структуры, развивающиеся в результате нарушенного цитокинеза при втором мейотическом делении.

Рисунок 5 – Полиморфизм пыльцевых зерен (ПЗ) у растений ЦМС-линий на цитоплазме 9Е (Elkonin et al., 2010)

У ЦМС-линий Желтозерного 10 цитоплазма А3 отличалась количеством дефектных пыльцевых зерен со слабой окраской содержимого (тип IV) – 74,6%; цитоплазма 9Е – ПЗ с менее интенсивной окраской (тип II) – 27,3%; цитоплазма А4 – ПЗ с небольшим количеством содержимого (тип III) – 15,6% и пустых ПЗ (тип V) – 42,5%.

У ЦМС-линий Карлика 4в в пыльце растений с цитоплазмами А3 и А6 в основном присутствовали пыльцевые зерна со слабой окраской содержимого (тип IV) – 62,0-79,1%, с цитоплазмой А5 – пустые ПЗ (67,7%), с цитоплазмой А4 – ПЗ с менее интенсивной окраской (28,1%).

Условия года оказывают значимое влияние на образование пыльцевых зерен: в пыльце растений с цитоплазмами А4 и 9Е встречались нормальные ПЗ (в отличие от дефектных содержат больше крахмала), количество которых увеличивалось до 15,4-17,5%, когда цветение растений проходило в умеренно засушливых условиях и достаточного увлажнения (ГТК=0,66-1,01). Однако, наличие фертильных ПЗ не отразилось на стерильности растений, т.к. в момент цветения пыльники не растрескивались.

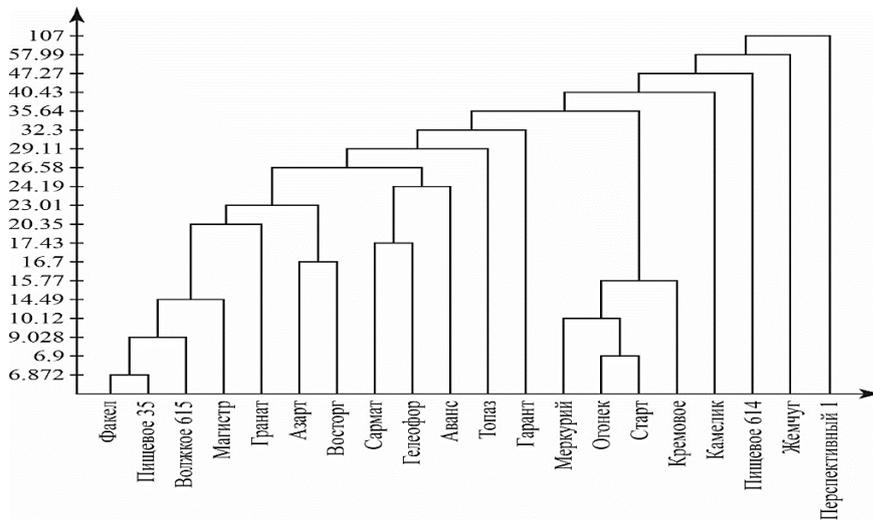
Ранее в наших работах по сорго уже отмечалась чувствительность цитоплазм А3, А4, 9Е на стадии образования микроспор к действию факторов внешней среды (Elkonin et al., 2005; 2006; 2010). При этом, реакция ЦМС-линий с цитоплазмами А5, А6 на формирование доли нормальных и дефектных ПЗ в различные по гидротермическим условиям сезоны представлена впервые.

4.2 Отцовские формы. Согласно проведенной кластеризации рабочей коллекции сортов и линий зернового сорго в среднем за 2015-2017 гг. на 13 шаге итерации (Евклидово расстояние равно 29,11) образцы распределены в 7 кластеров, различающихся по 16-ти селекционно-ценным признакам, что подтверждается результатом дисперсионного анализа (рисунок 6). Между кластерами по массе 1000 зерен, числу зерен с одной метелки, продуктивности и содержанию в зерне крахмала значимые различия не подтверждены.

Таблица 3 – Цитологический анализ пыльцы изоядерных ЦМС-линий на основе А3, А4, А5, А6, 9Е типов цитоплазм (2015-2018 гг.)

ЦМС-линия	Год	Количество разных типов пыльцевых зерен ¹ , %				
		I	II	III	IV	V
с геномом Желтозерное 10 (2015-2018 гг.)						
А3 Желтозерное 10	2015(ГТК ² =0,49)	0,9 a	0,7 a	–	67,7 fg	30,8 bc
	2016(ГТК=0,66)	0,3 a	0,0 a	–	79,8 gh	20,1 ab
	2017(ГТК=0,00)	0,2 a	0,3 a	–	64,0 ef	35,4 c
	2018(ГТК=1,01)	0,3 ab	1,3 a	–	86,9 h	11,4 a
Среднее по А3:		0,4 a	0,6 a	–	74,6 b	24,4 a
А4 Желтозерное 10	2015(ГТК=0,49)	8,8 cde	19,9 c-f	26,6 bc	4,4 ab	40,2 cd
	2016(ГТК=0,66)	17,0 f	10,0 b	28,0 c	2,3 a	42,5 cd
	2017(ГТК=0,00)	1,6 abc	30,5 g	6,1 a	27,4 d	36,6 cd
	2018(ГТК=1,01)	7,9 bc	23,7 d-g	1,8 a	16,6 bcd	50,7 d
Среднее по А4:		8,8 b	21,0 b	15,6 b	12,7 a	42,5 b
9Е Желтозерное 10	2015(ГТК=0,49)	7,7 abc	30,8 g	6,8 a	25,9 cd	28,9 bc
	2016(ГТК=0,66)	15,4 ef	23,8 efg	8,7 a	13,0 abc	39,1 cd
	2017(ГТК=0,00)	4,7 abc	29,2 g	8,4 a	17,0 bcd	40,5 cd
	2018(ГТК=1,01)	15,4 def	25,3 fg	6,7 b	8,9 ab	43,8 cd
Среднее по 9Е:		10,8 b	27,3 c	7,6 a	16,2 a	38,1 b
F ₀₅ (тип ЦМС)		23,10*	98,91*	16,41*	272,48*	18,01*
НСР ₀₅ (тип ЦМС)		3,35	4,11	4,24	6,16	6,49
F ₀₅ (год)		7,72*	5,07*	12,35*	1,27	0,52
НСР ₀₅ (год)		3,86	4,74	6,00	–	–
с геномом Карлик 4в (2016-2018 гг.)						
А3 Карлик 4в	2016(ГТК=0,66)	0,0 a	–	–	70,3 fg	29,7 c
	2017(ГТК=0,00)	0,3 a	0,1 a	–	88,5 h	11,0 a
	2018(ГТК=0,97)	0,0 a	1,2 ab	–	78,5 g	20,2 b
Среднее по А3:		0,1 a	0,4 a	–	79,1 c	20,3 a
А4 Карлик 4в	2016(ГТК=0,66)	3,0 ab	25,4 ef	3,1	23,5 ab	44,9 e
	2017(ГТК=0,00)	5,5 b	33,2 g	11,5	22,0 ab	26,7 bc
	2018(ГТК=0,97)	17,5 c	25,7 f	–	29,5 b	27,3 bc
Среднее по А4:		8,7 b	28,1 c	4,9	25,0 a	33,0 b
А5 Карлик 4в	2016(ГТК=0,66)	0,2 a	–	1,8	18,1 a	79,9 h
	2017(ГТК=0,00)	0,8 a	16,2 d	3,3	26,0 ab	52,2 f
	2018(ГТК=0,97)	1,8 a	8,6 c	–	18,5 a	71,1 g
Среднее по А5:		0,9 a	8,3 b	1,7	20,9 a	67,7 c
А6 Карлик 4в	2016(ГТК=0,66)	1,3 a	2,1 abc	–	70,1 efg	26,4 bc
	2017(ГТК=0,00)	1,0 a	7,5 bc	–	54,1 cd	39,3 de
	2018(ГТК=0,97)	2,1 a	4,6 abc	–	61,7 def	32,8 cd
Среднее по А6:		1,5 a	4,7 b	–	62,0 b	32,8 b
F ₀₅ (тип ЦМС)		46,31*	9,86*	–	262,83*	225,39*
НСР ₀₅ (тип ЦМС)		1,70	3,77	–	5,13	3,97
F ₀₅ (год)		19,91*	10,99*	–	0,53	30,27*
НСР ₀₅ (год)		1,47	3,27	–	–	3,44

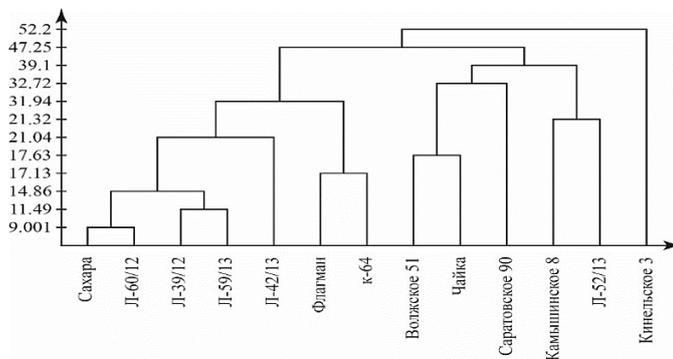
Примечание: ¹ – I. Полностью окрашенные пыльцевые зерна (ПЗ); II. Дефектные ПЗ с менее интенсивной окраской; III. ПЗ с небольшим количеством содержимого; IV. Дефектные ПЗ со слабой окраской содержимого; V. Пустые ПЗ. ² – ГТК за 10 дней до цветения. * $p \leq 0,05$. Данные, обозначенные разными буквами, достоверно различаются между собой в соответствии с тестом множественных сравнений Дункана при $p \leq 0,05$.



I группа: Факел, Пищевое 35, Волжское 615, Азарт, Магистр, Гранат, Восторг, Сармат, Гелеофор, Аванс, Топаз;
 2 группа: Гарант;
 3 группа: Меркурий, Огонек, Кремовое, Старт;
 4 группа: Камелик;
 5 группа: Пищевое 614;
 6 группа: Жемчуг;
 7 группа: Перспективный 1

Рисунок 6 – Дендрограмма сходства отцовских форм зернового сорго по комплексу селекционных признаков (среднее за 2015-2017 гг.)

Кластеризация сортов и линий сахарного сорго в среднем за 2016-2018 гг. позволила их сгруппировать в 3 кластера на 9 шаге итерации (Евклидово расстояние равно 32,72) (рисунок 7). Подтвержденные дисперсионным анализом различия между кластерами установлены по 11 селекционным признакам, за исключением параметров наибольшего листа, ширины соцветия, урожайности семян и числу зерен с метелки, показателям качества биомассы, содержанию сахаров в соке стебля.



I группа: Сахара, Л-60/12, Флагман, к-64, Л-39/12, Л-59/13, Л-42/13;

2 группа: Волжское 51, Чайка, Саратовское 90, Камышинское 8, Л-52/13;

3 группа: Кинельское 3.

Рисунок 7 – Дендрограмма сходства отцовских форм сахарного сорго по комплексу селекционных признаков (среднее за 2016-2018 гг.)

4.2.1 Реакция сортообразцов сорго на цитоплазматическую мужскую стерильность разных типов. Определение восстановительной и закрепительной способности отцовских форм позволяет определить их использование при выведении гибридов (простой, трехлинейный, линейносортной) или синтетических популяций. Так, для создания фертильных гибридов первого поколения на основе разных стерильных цитоплазм выделены надежные опылители, проявившие восстановительную способность ЦМС типов А1 и А5 – 7 образцов, А2 – 6 образцов, А4 – 4 образца, А6 – 5 образцов; 9Е – 2 образца. При гибридизации образцов сорго с

А3 Фетерита 14, А3 Желтозерное 10, А3 Карлик 4в и М35-1А Пищевое 614 восстановителей данных типов стерильности не обнаружено.

В результате селекционной работы за период диссертационных исследований автор принимал участие в создании исходного материала: 3 сорта зернового (Гранат, Гелеофор, Магистр) и сорт сахарного сорго (Изольда). При этом, сорт Гранат восстанавливает фертильность цитоплазм А1 и А5, внесен в Государственный реестр селекционных достижений с 2016 г. (код сорта 8558138). Сорт Гелеофор восстанавливает фертильность цитоплазм А1, А2, А4, А5, А6 и внесен в Государственный реестр охраняемых селекционных достижений с 2018 г. Восстановитель фертильности цитоплазм А4 и 9Е сорт Магистр внесен в Государственный реестр селекционных достижений с 2019 г. (код сорта 8356026). Сорт Изольда закрепляет стерильность типов А3, А4, 9Е и внесен в Государственный реестр селекционных достижений с 2024 г. (код 7853164). Получены патенты на данные сорта зернового и сахарного сорго, участвующих в гибридизации в качестве отцовской формы.

4.2.2 Выявление молекулярных маркеров гена-восстановителя фертильности ЦМС типа 9Е у использованных в скрещиваниях отцовских форм. Для ускорения выведения продуктивных гибридов сорго с восстановленной фертильностью целесообразным является идентификация генов-восстановителей, в том числе и *Rf-9E* (рисунки 8-9). ПЦР-анализ с использованием праймеров к маркеру sam60498 показал наличие ампликона размером 180 п.н. у образцов-закрепителей: Камелик, Волжское 615, Флагман, Л-60/12, Л-39/12, Л-52/13, Топаз, Триггер, характерного для материнской ЦМС-линии.

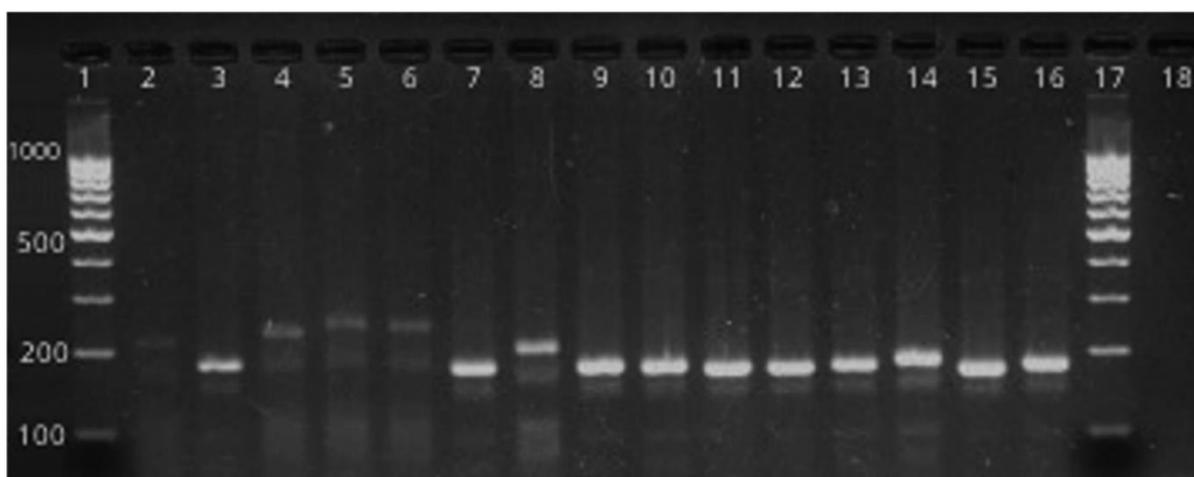


Рисунок 8 – Электрофореграмма результата амплификации SSR-маркера sam60498 у растений следующих образцов: **1, 17** – Маркер ДНК; **2** – Донор *Rf* (22/21 140/23 гр) (*Rf-9E/Rf-9E*); **3** – 9Е Пищевое 614 (*rf-9E/rf-9E*); **4** – Перспективный 1; **5** – Л-КСИ 28/13; **6** – Азарт; **7** – Камелик; **8** – Огонек; **9** – Волжское 615; **10** – Флагман; **11** – Л-60/12; **12** – Л-39/12; **13** – Л-52/13; **14** – Топаз; **15** – 9Е Топаз; **16** – Триггер; **18** – Отрицательный контроль (нет ДНК)

У сорта Перспективный 1 размер ампликона составлял ≈ 230 -240 п.н., у линии Л-КСИ 28/13 и сорта Азарт ≈ 250 -260 п.н., а у сорта Огонек соответствовал размеру ампликона у фертильного донора генов *Rf-9E* (217-220 п.н.).

Во втором опыте для идентификации гена *Rf-9E* использовали молекулярный маркер sam26858a, добавив к основному набору образцов еще два гибрида F1 на цитоплазме 9E. ПЦР-анализ с использованием праймеров к данному маркеру показал наличие ампликона размером 145 п.н. у образцов, закрепляющих стерильность данной цитоплазмы – сорта Камелик, Волжское 615, Флагман, Топаз, Триггер и линии Л-60/12, Л-39/12, Л-52/13, характерного для ЦМС-линии. У сортов Перспективный 1, Азарт, Огонек и линии Л-КСИ 28/13, гибридов F1 282/6, F1 340/3 размер ампликона составлял ≈ 150 -160 п.н. и соответствовал размеру ампликона у фертильного донора гена *Rf-9E*.

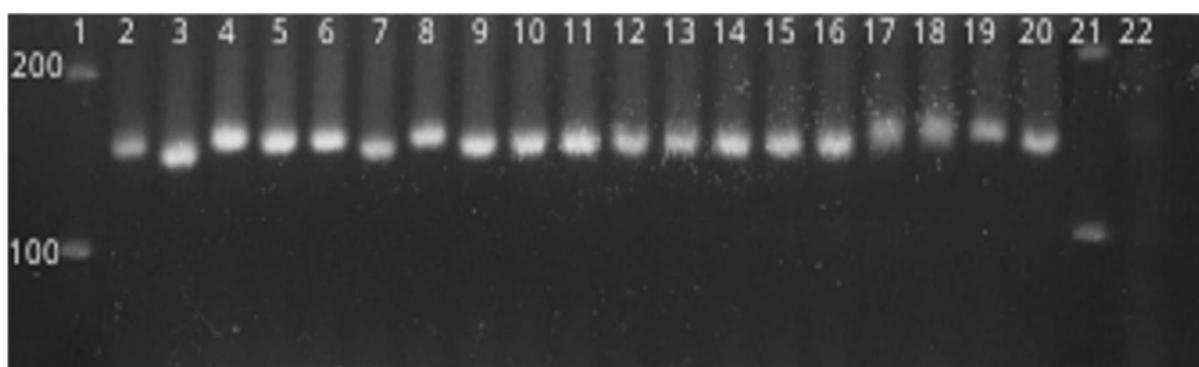


Рисунок 9 – Электрофореграмма результата амплификации SSR-маркера sam26858a у растений следующих образцов: **1, 21** – Маркер ДНК; **2, 19** – Донор *Rf* (22/21 140/23 гр) (*Rf-9E/Rf-9E*); **3, 20** – 9E Пищевое 614 (*rf-9E/rf-9E*); **4** – Перспективный 1; **5** – Л-КСИ 28/13; **6** – Азарт; **7** – Камелик; **8** – Огонек; **9** – Волжское 615; **10** – Флагман; **11** – Л-60/12; **12** – Л-39/12; **13** – Л-52/13; **14** – Топаз; **15** – 9E Топаз; **16** – Триггер; **17** – F1 282/6; **18** – F1 340/3; **22** – Отрицательный контроль (нет ДНК)

Учитывая ранее проведенную диагностику (раздел 4.2.1), в соответствии с которой сорт Перспективный 1 и линия Л-28/13 являются восстановителями цитоплазмы 9E, а сорта Камелик, Волжское 615, Флагман, Топаз и селекционные линии Л-60/12, Л-39/12, Л-52/13 закрепителями стерильности, то вполне очевидно, что SSR-маркер sam26858a оказывается весьма эффективным для выявления линий-восстановителей ЦМС 9E и может использоваться в селекции.

5. ВЛИЯНИЕ РАЗНЫХ ТИПОВ СТЕРИЛЬНЫХ ЦИТОПЛАЗМ НА ПРОЯВЛЕНИЕ СЕЛЕКЦИОННО-ЦЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У ГИБРИДОВ СОРГО

5.1 Эффекты стерильных цитоплазм на комбинационную способность изоядерных ЦМС-линий. Влияние стерильных цитоплазм на комбинационную способность изоядерных ЦМС-линий по селекционным признакам у высших растений изучено недостаточно. Немногочисленные сведения о цитоплазматических эффектах на комбинационную способность линий, различающихся только типом стерильной цитоплазмы у сорго, представлены в основном по продолжительности межфазного периода «всходы-цветение», высоте растений при созревании, массе 100 зерен и с одной метелки, урожайности зерна.

5.1.1 Гибриды с ЦМС-линиями А3, А4, 9Е Желтозерного 10. Изоядерные ЦМС-линии на основе А3, А4 и 9Е типов цитоплазм впервые используются в скрещиваниях с опылителями зернового и сахарного сорго для оценки цитоплазматических эффектов на комбинационную способность.

В скрещиваниях с *образцами зернового сорго* тип стерильности 9Е усиливал эффекты ОКС по признакам: высота через 30 дней после всходов (1,38), длина соцветия (0,63) и урожайность биомассы (1,04) (таблица 4).

Таблица 4 – Эффекты ОКС изоядерных ЦМС-линий Желтозерного 10 на основе А3, А4 и 9Е типов цитоплазм с образцами зернового сорго (среднее за 2015-2017 гг.)

Признак	Тип ЦМС			F ₀₅	НСР ₀₅
	А3	А4	9Е		
Высота через 30 дней после всходов	0,84	-2,23	1,38	3,39*	1,73
Высота при созревании	0,59	-2,70	2,11	1,33	ns
Длина соцветия	-0,31	-0,32	0,63	4,10*	0,44
Ширина соцветия	-0,25	-0,15	0,39	2,44	ns
Длина наибольшего листа	0,16	-1,12	0,95	2,34	ns
Ширина наибольшего листа	-0,13	0,03	0,09	1,52	ns
Площадь наибольшего листа	-5,16	-3,20	8,36	1,18	ns
Продуктивная кустистость	-0,01	-0,03	0,04	1,10	ns
Урожайность зерна	0,05	-0,11	0,06	0,39	ns
Урожайность биомассы	0,91	-1,96	1,04	5,53*	1,18

Примечание: * $p \leq 0,05$. ns – различия не значимы.

В гибридизации изоядерных ЦМС-линий с отцовскими формами зернового сорго наибольшие дисперсии СКС выявлены у 9Е Желтозерное 10 по высоте растений через 30 дней после всходов и при созревании, параметрам соцветия, а у А3 Желтозерное 10 – параметрам наибольшего листа, продуктивности.

Для оценки пригодности использования на монокорм в конкурсное испытание целесообразно включить фертильные гибриды F1 с высокими эффектами СКС по морфометрическим признакам и продуктивности – 9Е Желтозерное 10/Л-КСИ 28/13, А4 Желтозерное 10/Перспективный 1. Для создания трехлинейного высокопродуктивного гибрида зерново-силосного направления в качестве исходного материала возможно включение

стерильных гибридов F1 – А4 Желтозерное 10/Огонек, 9Е Желтозерное 10/Камелик, А3 Желтозерное 10/Перспективный 1.

Отношение среднеквадратических отклонений общей и специфической комбинационной способности в данной схеме скрещиваний $ms_{OKC}/ms_{CKC} > 1$ указывает на преобладание аддитивных эффектов над неаддитивными в генетическом контроле изученных признаков.

Гибриды с образцами сахарного сорго. Цитоплазма 9Е способствовала увеличению показателей эффектов ОКС по длине соцветия (0,35) и площади наибольшего листа (10,64) в среднем за период изучения (таблица 5).

Таблица 5 – Эффекты ОКС изоядерных ЦМС-линий Желтозерного 10 на основе А3, А4 и 9Е типов цитоплазм с образцами сахарного сорго (среднее за 2016-2018 гг.)

Признак	Тип ЦМС			F ₀₅	НСР ₀₅
	А3	А4	9Е		
Высота при созревании	-0,62	-0,68	1,34	0,38	ns
Длина соцветия	-0,59	0,23	0,35	4,12*	0,41
Ширина соцветия	-0,23	0,12	0,13	1,12	ns
Длина наибольшего листа	-0,79	-0,02	0,79	1,87	ns
Ширина наибольшего листа	-0,14	0,03	0,10	1,71	ns
Площадь наибольшего листа	-14,03	7,07	10,64	4,16*	10,15
Общая кустистость	-0,034	0,032	0,002	1,83	ns
Продуктивная кустистость	-0,041	0,023	0,018	2,78	ns
Урожайность всей биомассы	-0,82	-0,50	1,32	1,06	ns
Урожайность стеблей	-0,58	-0,47	1,05	0,91	ns
Урожайность метелок	-0,10	-0,02	0,13	0,34	ns
Урожайность листьев	-0,15	-0,04	0,19	0,59	ns
Содержание в биомассе протеина	-0,14	-0,08	0,22	0,94	ns
Содержание в биомассе жира	-0,12	0,02	0,11	1,01	ns
Содержание в соке сахаров	0,05	0,05	-0,11	0,13	ns

Примечание: * $p \leq 0,05$. ns – различия не значимы.

Более высокие значения дисперсий СКС установлены у 9Е Желтозерное 10 по высоте растений при созревании, параметрам соцветия, длине наибольшего листа, содержанию жира в биомассе, а у ЦМС-линии А4 Желтозерное 10 – ширине и площади наибольшего листа, содержанию водорастворимых сахаров, и более низкие – по накоплению протеина в биомассе. Следует отметить, что по урожайности стеблей и всей биомассы дисперсии СКС оказались выше у изоядерных ЦМС-линий на цитоплазмах А4 и 9Е, чем у ЦМС-линии на цитоплазме А3.

Для использования в качестве гибрида первого поколения силосного направления или в зеленом конвейере рекомендуется в дальнейшее испытание включить комбинации, обладающие высокорослостью, облиственностью, формирующие высокую биомассу с хорошим биохимическим составом – 9Е Желтозерное 10/Л-39/12, 9Е Желтозерное 10/Флагман, А3 Желтозерное 10/Л-52/13, А4 Желтозерное 10/Саратовское 90; в производстве сахаристых продуктов целесообразно использовать гибриды с

высокой урожайностью стеблей и содержанием сахаров в соке главного стебля: А4 Желтозерное 10/
Л-60/12, А3 Желтозерное 10/Флагман, А4 Желтозерное 10/Камышинское 8.

В генетическом контроле селекционно-ценных признаков этой схемы скрещиваний отмечено преобладание аддитивных эффектов.

5.1.2 Гибриды с ЦМС-линиями А1, А2, А3, А4, А5 и А6 Карлика 4в.

Установлено ежегодное влияние типа стерильной цитоплазмы А4 на увеличение эффектов ОКС по длине наибольшего листа, общей и продуктивной кустистости в период 2016-2017 гг.; цитоплазмы А5 – длине флагового листа, цитоплазмы А6 – ширине и площади флагового листа. В засушливый сезон 2016 г. наибольший эффект на ОКС по комплексу селекционных признаков оказывала цитоплазма А5 (высота через 30 дней после всходов и при созревании, параметры соцветия, выдвинутость ножки, ширина и площадь наибольшего листа, площадь флагового листа, содержание крахмала в зерне), тогда как цитоплазма А6 – в условиях большей влагообеспеченности (ширина и площадь наибольшего листа, площадь флагового листа, урожайность, содержание крахмала в зерне).

Высокие дисперсии СКС изоядерных ЦМС-линий на цитоплазме А5 установлены в оба сезона возделывания по общей и продуктивной кустистости. На основании оценки эффектов СКС выделены гибриды F1 с восстановленной мужской фертильностью на разных типах стерильных цитоплазм для дальнейшего испытания в конкурсном сортоизучении с целью их пригодности использования на зернофураж или монокорм – А1 Карлик 4в/Кремовое, А2 Карлик 4в/Огонек, А2 Карлик 4в/Гелеофор, А5 Карлик 4в/Аванс, А5 Карлик 4в/Волжское 615, А6 Карлик 4в/Гелеофор. Отмечено преобладание неаддитивных эффектов над аддитивными.

5.2 Анализ эффектов А3, А4, 9Е типов ЦМС на проявление гетерозиса у гибридов. Изучение эффекта гетерозиса у изоядерных гибридов отражает дифференцированное взаимодействие цитоплазмы ЦМС-линий и ядерных генов линий-восстановителей, что способствует выявлению более перспективной комбинации (Bahadure et al., 2014). Очевидно, гетерозис следует рассматривать как сложный механизм взаимодействий, приводящий к модификациям на уровне генетических, эпигенетических, биохимических и регуляторных систем (Шаптуренко, 2016). Наличие коллекции изоядерных ЦМС-линий позволяет оценить вклад цитоплазмы и опылителя в проявление истинного и гипотетического гетерозиса гибридов F1.

5.2.1 Гибриды с образцами зернового сорго. В среднем за период испытаний истинный гетерозис у гибридов составил 27,7-92,0% по высоте растений, 6,9-46,7% длине и 19,1-99,1% площади наибольшего листа, 16,9-163,6% урожайности биомассы. Дисперсионным анализом установлено значимое влияние на гетерозис цитоплазм А3 и 9Е по высоте растений (54,4-55,4%) и длине наибольшего листа (22,6-25,4%) в сравнении с цитоплазмой А4, а также цитоплазмы 9Е по урожайности биомассы в засушливый сезон (123,0%); цитоплазм А4 и 9Е по площади наибольшего листа (45,1-48,6%) в условиях достаточной влагообеспеченности (таблица 6).

Таблица 6 – Влияние типа стерильной цитоплазмы на проявление истинного и гипотетического гетерозиса у гибридов F1 зернового сорго (%) (среднее за 2015-2017 гг.)

Тип ЦМС	Высота растений				Длина наибольшего листа				Площадь наибольшего листа				Урожайность биомассы			
	2015 г.	2016 г.	2017 г.	среднее	2015 г.	2016 г.	2017 г.	среднее	2015 г.	2016 г.	2017 г.	среднее	2015 г.	2016 г.	2017 г.	среднее
Истинный гетерозис																
A3	55,4 b	52,6	38,9	49,0	49,6	25,4 b	21,5	31,1	113,2	32,8	35,1 a	60,3	113,0ab	33,1	66,4	70,8
A4	49,0 a	51,5	38,2	46,2	49,8	17,6 a	22,8	30,0	112,8	28,7	48,6 b	63,3	108,8 a	29,4	59,5	65,9
9E	54,4 b	54,8	40,2	49,8	49,8	22,6 b	23,5	31,9	119,2	33,4	45,1 b	65,9	123,0 b	29,4	63,6	72,0
F _{05(A)}	7,89*	1,83	0,87	1,13	0,01	12,72*	1,27	0,50	0,79	1,09	6,97*	0,34	4,20*	0,11	0,39	0,50
HCP ₀₅	3,42	ns	ns	ns	ns	3,09	ns	ns	ns	ns	7,45	ns	9,95	ns	ns	ns
F _{05(B)}	34,15*	21,56*	19,29*	7,84*	16,03*	6,88*	15,77*	3,50*	18,83*	4,65*	6,78*	2,09*	21,84*	9,14*	2,55*	2,99*
HCP ₀₅	8,38	8,52	7,27	11,99	9,03	7,59	6,11	10,98	27,61	17,00	18,26	32,66	24,38	46,69	38,29	42,39
F _{05(AB)}	6,65*	2,69*	1,56*	0,51	4,06*	2,24*	1,28	0,45	4,16*	1,05	2,03*	0,39	2,18*	0,33	1,16	0,20
HCP ₀₅	14,53	14,77	12,60	ns	15,64	13,14	ns	ns	47,82	ns	31,64	ns	42,24	ns	ns	ns
Гипотетический гетерозис																
A3	67,2 b	61,0	49,6	59,3	61,4	30,9 b	29,3	40,5	141,6	40,4 ab	48,3 a	76,7	139,4 a	73,9 b	113,5	108,9
A4	60,9 a	60,2	49,0	56,7	61,2	22,9 a	30,5	38,2	143,5	38,3 a	63,0 b	81,6	133,5 a	59,2 a	102,5	98,4
9E	66,2 b	63,5	49,0	59,6	62,4	29,2 b	31,5	41,0	148,6	47,8 b	60,4 b	85,6	152,4 b	65,3 a	110,1	109,2
F _{05(A)}	7,19*	1,65	0,11	0,73	0,01	12,12*	1,54	0,64	0,59	3,16*	6,70*	0,90	5,64*	7,77*	0,68	1,70
HCP ₀₅	3,53	ns	ns	ns	ns	3,38	ns	ns	ns	7,88	8,47	ns	11,36	7,41	ns	ns
F _{05(B)}	24,84*	15,21*	15,78*	4,79*	12,25*	6,11*	12,93*	2,65*	12,06*	3,56*	5,18*	1,94*	21,76*	56,96*	2,43*	2,50*
HCP ₀₅	8,66	9,17	7,25	12,58	9,91	8,28	6,11	11,13	32,34	19,30	20,76	32,35	27,82	18,15	46,46	44,93
F _{05(AB)}	7,03*	2,62*	2,03*	0,51	3,49*	3,74*	2,44*	0,66	3,93*	2,10*	2,24*	0,52	3,12*	6,69*	1,26	0,26
HCP ₀₅	15,00	15,89	12,56	ns	17,17	14,34	10,58	ns	56,01	33,43	35,97	ns	48,20	31,44	ns	ns

Примечание: * $p \leq 0,05$; ns – различия не значимы. Данные в столбцах, обозначенные разными буквами, значимо различаются между собой при $p \leq 0,05$ в соответствии с тестом множественных сравнений Дункана.

Гипотетический гетерозис у гибридов по высоте растений проявился в пределах 42,4-94,4%, длине – 19,9-57,3% и площади наибольшего листа – 41,2-121,1%, урожайности биомассы – 43,6-192,2%. Причем, цитоплазмы А3 и 9Е оказали значимое влияние на гипотетический гетерозис по высоте растений (2015 г. – 66,2-67,2%) и длине наибольшего листа (2016 г. – 29,2-30,9%) в сравнении с цитоплазмой А4; цитоплазмы 9Е (2016 г. – 47,8%) и А4, 9Е (2017 г. – 60,4-63,0%) по площади наибольшего листа; 9Е (2015 г. – 152,4%) и А3 (2016 г. – 73,9%) по урожайности биомассы (таблица 6).

5.2.2 Гибриды с образцами сахарного сорго. Среднее значение истинного гетерозиса у гибридов варьировало в пределах 10,4-29,2% по высоте растений, 22,5-43,2% длине и 27,1-79,6% площади наибольшего листа, 24,2-134,7% урожайности биомассы. Вместе с тем, у гибридов в среднем за период испытаний тип стерильной цитоплазмы не оказал существенного влияния на значения истинного гетерозиса (таблица 7). В отдельные сезоны отмечен стимулирующий эффект цитоплазмы 9Е на проявление истинного гетерозиса по длине (26,6-31,2%) и площади наибольшего листа (39,5-53,7%), урожайности биомассы (74,3-89,0%). Только в условиях 2018 г. цитоплазма А3 оказала наибольший эффект по сравнению с 9Е на гетерозис по длине наибольшего листа – 49,2 и 44,6%, соответственно.

За период исследований гипотетический гетерозис у гибридов изменялся в интервале 42,6-64,1% по высоте растений, 30,0-50,9% длине и 45,1-106,9% площади наибольшего листа, 67,6-189,3% урожайности биомассы. В таблице 7 отмечен цитоплазматический эффект по проявлению гипотетического гетерозиса в отдельные сезоны возделывания гибридов: наибольшее влияние в 2016 г. на длину и площадь листа оказали цитоплазмы А4 и 9Е (32,0-32,6%); в условиях 2017 г. – цитоплазма 9Е (36,4-72,8%) по сравнению с А3 и А4; в 2018 г. – цитоплазмы А3 и А4 (55,0-109,2%) по сравнению с цитоплазмой 9Е.

5.3 Влияние типов стерильных цитоплазм на наследование количественных признаков у гибридов F1 сорго. В данном разделе представлены новые сведения о влиянии типа ЦМС на генетический контроль признаков у сорго, не встречающиеся в литературе, что подтверждает актуальность этого направления исследований.

5.3.1 Гибриды с изоядерными ЦМС-линиями с геномом Желтозерного 10. Гибриды с образцами зернового сорго. В среднем за период испытаний у гибридов коэффициент фенотипического доминирования (h_p) составил по высоте растений – 3,7-110,7; длине наибольшего листа -0,1-26,1; площади наибольшего листа – 1,8-50,5 и урожайности биомассы 1,4-41,6. Причем, дисперсионным анализом выявлено значимое влияние цитоплазмы 9Е на h_p по высоте растений (в 2017 г. $h_p=17,0$) и урожайности биомассы (в 2016 г. $h_p=3,7$) в сравнении с цитоплазмами А3, А4; цитоплазмы А3 и 9Е по площади наибольшего листа (2016 г. $h_p=10,3-10,9$) и урожайности биомассы (2017 г. $h_p=4,3-5,0$) в сравнении с цитоплазмой А4 (таблица 8).

Таблица 7 – Эффект ЦМС-индуцирующей цитоплазмы на проявление истинного и гипотетического гетерозиса (%) у гибридов F1 сахарного сорго (среднее за 2016-2018 гг.)

Тип ЦМС	Высота растений				Длина наибольшего листа				Площадь наибольшего листа				Урожайность биомассы			
	2016 г.	2017 г.	2018 г.	среднее	2016 г.	2017 г.	2018 г.	среднее	2016 г.	2017 г.	2018 г.	среднее	2016 г.	2017 г.	2018 г.	среднее
Истинный гетерозис																
A3	15,3	14,0	35,8	21,7	23,7 a	27,8 a	49,2 b	33,6	30,8 a	38,5 a	77,5	48,9	65,5 ab	65,4 a	75,6 a	68,8
A4	16,9	13,2	35,8	22,0	26,9 b	28,0 a	46,5 ab	33,8	34,9 a	44,4 a	81,4	54,9	62,1 a	64,2 a	81,8 ab	69,4
9E	16,7	14,4	35,7	22,3	26,6 b	31,2 b	44,6 a	34,1	39,5 b	53,7 b	73,8	57,1	74,3 b	75,2 b	89,0 b	79,5
F _{05(A)}	1,75	0,77	0,01	0,10	4,71*	4,90*	4,96*	0,02	8,45*	8,29*	1,22	1,27	3,70*	3,61*	3,26*	1,10
HCP ₀₅	ns	ns	ns	ns	2,28	2,39	2,90	ns	4,20	7,45	ns	ns	9,26	8,95	10,48	ns
F _{05(B)}	35,96*	15,59*	6,94*	1,10	54,59*	3,13*	13,51*	1,50	61,48*	7,27*	5,49*	2,72*	31,05*	10,84*	25,10*	3,17*
HCP ₀₅	3,90	3,98	7,15	ns	4,74	4,99	6,04	ns	8,75	15,51	19,97	19,39	19,29	18,63	21,83	33,50
F _{05(AB)}	-0,92	1,08	1,22	0,35	2,74*	2,37*	2,07*	0,18	-1,44	1,50	1,48	0,46	-0,67	1,80*	3,07*	0,18
HCP ₀₅	ns	ns	ns	ns	8,22	8,65	10,47	ns	ns	ns	ns	ns	ns	32,28	37,81	ns
Гипотетический гетерозис																
A3	49,0	41,9	74,6	55,2	28,9 a	32,5 a	57,9 b	39,7	49,3 a	52,4 a	109,2 b	70,3	133,8	133,9	116,7	128,1
A4	50,0	41,2	76,8	56,0	32,0 b	32,7 a	55,0 b	39,9	56,9 b	62,5 b	102,1 b	73,8	121,7	138,6	127,9	129,4
9E	50,9	42,1	75,6	56,2	32,6 b	36,4 b	50,4 a	39,8	58,8 b	72,8 c	88,7 a	73,4	132,1	149,2	123,6	135,0
F _{05(A)}	1,57	0,21	0,76	0,13	6,15*	5,64*	11,45*	0,01	15,85*	12,98*	9,88*	0,16	2,74	2,99	1,46	0,27
HCP ₀₅	ns	ns	ns	ns	2,29	2,60	3,15	ns	3,55	7,99	9,33	ns	ns	ns	ns	ns
F _{05(B)}	33,04*	8,24*	7,35*	1,45	44,69*	4,70*	5,44*	1,61	56,26*	8,27*	5,48*	2,01*	36,58*	8,21*	21,40*	3,69*
HCP ₀₅	4,59	5,48	7,40	ns	4,76	5,42	6,56	ns	7,39	16,63	19,43	21,27	23,05	26,55	27,42	40,91
F _{05(AB)}	4,54*	2,02*	1,87*	0,33	5,36*	2,38*	1,50	0,29	11,07*	1,83*	1,99*	0,50	2,76*	2,25*	3,29*	0,26
HCP ₀₅	7,96	9,50	12,82	ns	8,26	9,40	ns	ns	12,81	28,81	33,66	ns	39,93	46,00	47,50	ns

Примечание: * $p \leq 0,05$; ns – различия не значимы. Данные в столбцах, обозначенные разными буквами, значимо различаются между собой при $p \leq 0,05$ в соответствии с тестом множественных сравнений Дункана.

Таблица 8 – Влияние типа стерильной цитоплазмы на проявление коэффициента фенотипического доминирования (h_p) у гибридов F1 зернового сорго (среднее за 2015-2017 гг.)

Тип ЦМС	Высота растений				Длина наибольшего листа				Площадь наибольшего листа				Урожайность биомассы			
	2015 г.	2016 г.	2017 г.	среднее	2015 г.	2016 г.	2017 г.	среднее	2015 г.	2016 г.	2017 г.	среднее	2015 г.	2016 г.	2017 г.	среднее
A3	17,2	24,0	9,1 a	16,7	14,4	12,6	11,1	12,7	17,9	10,3 b	14,4	14,2	18,1	1,9 a	4,3 b	8,1
A4	14,9	25,2	7,6 a	15,9	13,9	8,1	9,8	10,6	17,2	6,8 a	10,8	11,6	19,4	1,6 a	2,8 a	7,9
9E	15,7	25,7	17,0 b	19,5	14,1	11,3	10,9	12,1	21,7	10,9 b	13,0	15,2	17,8	3,7 b	5,0 b	8,8
F _{05(A)}	0,49	0,16	7,80*	0,44	0,05	1,11	0,21	0,64	1,91	5,43*	0,53	0,63	0,19	5,47*	5,92*	0,10
HCP ₀₅	ns	ns	5,05	ns	ns	ns	ns	ns	ns	2,64	ns	ns	ns	1,38	1,32	ns
F _{05(B)}	36,59*	39,06*	14,60*	9,18*	3,63*	2,48*	5,97*	2,41*	12,37*	51,04*	4,33*	3,42*	15,74*	20,33*	5,55*	3,14*
HCP ₀₅	11,16	15,43	12,38	19,45	17,75	15,23	-	9,99	12,14	6,46	17,10	13,35	12,90	3,39	3,23	11,25
F _{05(AB)}	-1,29	0,57	4,72*	0,24	1,12	0,61	1,10	0,44	-0,83	-0,64	0,75	0,47	2,06*	5,48*	1,80*	0,28
HCP ₀₅	ns	ns	21,44	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	22,35	5,87	5,60	ns

Примечание: * $p \leq 0,05$; ns – различия не значимы. Данные в столбцах, обозначенные разными буквами, значимо различаются между собой при $p \leq 0,05$ в соответствии с тестом множественных сравнений Дункана.

Гибриды с образцами сахарного сорго. За 2016-2018 гг. среднее значение h_r варьировало в интервале 1,5-2,5 по высоте растений; 4,1-29,2 длине наибольшего листа; 2,7-24,1 площади наибольшего листа и 1,6-9,7 урожайности биомассы. В таблице 9 отмечено позитивное влияние цитоплазмы 9E на коэффициент фенотипического доминирования по высоте растений в условиях достаточной влагообеспеченности ($h_r=1,8$), тогда как по урожайности биомассы в засушливых условиях ($h_r=4,1-7,5$) по сравнению с цитоплазмами A3 и A4. В сезоны с недостаточным увлажнением цитоплазма A3 оказывала негативное влияние на величину коэффициента фенотипического доминирования по площади наибольшего листа ($h_r=7,4$) по сравнению с A4 и 9E ($h_r=14,1-17,3$). На наследование длины наибольшего листа ЦМС-индуцирующая цитоплазма существенного влияния не оказывала.

5.3.2 Гибриды с изоядерными ЦМС-линиями с геномом Карлика 4в. У гибридов с сортом Восторг в среднем за 2016-2018 гг. коэффициент фенотипического доминирования варьировал в интервале 0,8-1,2 по высоте растений; 2,4-4,5 длине наибольшего листа; 2,7-5,4 площади наибольшего листа; -0,1-3,2 урожайности биомассы. Цитоплазматический эффект на характер наследования высоты растений, длины и площади наибольшего листа у гибридов зернового сорго на A1, A2, A3, A4, A5 и A6 цитоплазмах проявлялся только в годы, характеризующиеся засушливыми условиями (таблица 10). Так, цитоплазма A5 увеличивала значение коэффициента фенотипического доминирования по высоте растений ($h_r=1,0$) в сравнении с цитоплазмами A1, A2, A3, A4, A6 ($h_r=0,5-0,7$); а цитоплазмы A3 и A6 – длины наибольшего листа ($h_r=1,3-1,4$) по сравнению с цитоплазмами A1, A2 ($h_r=0,5$); цитоплазмы A2 и A6 – площадь наибольшего листа в 2016 г. ($h_r=7,0-9,9$) по сравнению с цитоплазмой A5 ($h_r=3,6$), а также цитоплазмы A3, A4, A5 и A6 в 2018 г. ($h_r=2,8-3,9$) по сравнению с цитоплазмой A2 ($h_r=1,5$).

6. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПОЛИМОРФИЗМА ЦИТОПЛАЗМ В ПРАКТИЧЕСКОЙ СЕЛЕКЦИИ

6.1 Комбинационная способность ЦМС-линий на основе разных типов стерильных цитоплазм в скрещиваниях с образцами зернового сорго. Для получения продуктивных гибридов с улучшенным комплексом селекционно-ценных признаков в качестве материнских форм в программу скрещиваний рекомендуется включать стерильные линии A1 О-Янг 1 с высокими эффектами ОКС по параметрам соцветия (2,77-3,94) и числу зерен с одной метелки (224,16); A3 Фетериту 14 – по высоте растений (24,94) и массе 1000 зерен (3,95); A4 КП 70 – по выдвинутости ножки соцветия (3,48) и массе 1000 зерен (3,76). ЦМС-линия A2 Восторг отличилась высокими эффектами ОКС по урожайности семян (0,63) и средними по комплексу признаков: высота растений, ширина соцветия, выдвинутость ножки соцветия, масса 1000 зерен (0,21-4,25) (таблица 11).

Таблица 9 – Цитоплазматический эффект на проявление коэффициента фенотипического доминирования (hp) у гибридов F1 сахарного сорго (среднее за 2016-2018 гг.)

Тип ЦМС	Высота растений				Длина наибольшего листа				Площадь наибольшего листа				Урожайность биомассы			
	2016 г.	2017 г.	2018 г.	среднее	2016 г.	2017 г.	2018 г.	среднее	2016 г.	2017 г.	2018 г.	среднее	2016 г.	2017 г.	2018 г.	среднее
A3	1,7	1,7 a	2,7	2,0	13,1	19,4	15,9	16,1	5,2	9,4	7,4 a	7,3	3,3 a	0,9	5,2 a	3,1
A4	1,7	1,6 a	2,6	2,0	12,7	17,2	15,3	15,0	6,7	6,3	14,1 b	9,0	3,4 a	1,0	5,2 a	3,2
9E	1,8	1,8 b	2,6	2,1	15,5	14,3	19,0	16,3	8,2	7,5	17,3 b	11,0	4,1 b	1,1	7,5 b	4,2
F _{05(A)}	1,09	4,99*	0,24	0,25	0,27	0,79	0,85	0,96	1,51	1,04	8,79*	1,95	8,42*	1,91	12,18*	2,63
HCP ₀₅	ns	0,10	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	4,80	ns	0,42	ns	1,07	ns
F _{05(B)}	34,90*	27,00*	6,42*	1,84	3,05*	3,94*	2,46*	2,34*	8,40*	4,79*	3,94*	3,41*	33,65*	4,84*	15,93*	3,14*
HCP ₀₅	0,20	0,22	0,40	ns	17,50	17,02	12,53	11,61	7,15	9,10	9,99	7,66	0,88	0,21	2,24	2,17
F _{05(AB)}	2,70*	1,97*	0,82	0,21	0,74	0,58	1,20	0,33	0,60	1,23	1,07	0,46	2,29*	1,95*	3,88	0,48
HCP ₀₅	0,34	0,38	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	1,52	0,38	ns	ns

Примечание: * $p \leq 0,05$; ns – различия не значимы. Данные в столбцах, обозначенные разными буквами, значимо различаются между собой при $p \leq 0,05$ в соответствии с тестом множественных сравнений Дункана.

Таблица 10 – Влияние A1, A2, A3, A4, A5, A6 типов цитоплазм на проявление коэффициента фенотипического доминирования у гибридов F1 с сортом Восторг (среднее за 2016-2018 гг.)

Тип ЦМС	Высота растений				Длина наибольшего листа				Площадь наибольшего листа				Урожайность биомассы			
	2016 г.	2017 г.	2018 г.	среднее	2016 г.	2017 г.	2018 г.	среднее	2016 г.	2017 г.	2018 г.	среднее	2016 г.	2017 г.	2018 г.	среднее
A1	1,4	0,9	0,5 a	0,9	6,6	1,3	0,5 a	2,8	4,7 ab	2,3	2,2 ab	3,1	0,0	2,3	7,2	3,2
A2	1,2	0,9	0,7 a	0,9	8,9	0,4	0,5 a	3,3	7,0 b	1,2	1,5 a	3,2	-0,1	1,2	1,4	0,8
A3	1,3	0,9	0,6 a	0,9	9,0	0,1	1,4 c	3,5	4,3 ab	0,5	3,5 c	2,7	-0,5	3,9	-0,2	1,1
A4	0,9	0,8	0,6 a	0,8	7,5	1,5	1,2 abc	3,4	5,8 ab	3,3	2,8 bc	4,0	-0,8	4,3	-0,3	1,1
A5	1,4	1,1	1,0 b	1,2	5,0	1,0	1,3 bc	2,4	3,6 a	2,0	3,0 bc	2,9	-0,2	3,0	1,1	1,3
A6	1,0	0,8	0,7 a	0,8	11,3	0,9	1,3 c	4,5	9,9 c	2,5	3,9 c	5,4	-0,7	1,1	-0,5	-0,1
F ₀₅	2,93	0,60	3,78*	3,08	0,67	1,92	3,69*	0,82	6,95*	2,64	7,07*	1,55	1,00	3,23	0,24	0,26
HCP ₀₅	ns	ns	0,29	ns	ns	ns	0,69	ns	2,74	ns	1,06	ns	ns	ns	ns	ns

Примечание: * $p \leq 0,05$; ns – различия не значимы. Данные в столбцах, обозначенные разными буквами, значимо различаются между собой при $p \leq 0,05$ в соответствии с тестом множественных сравнений Дункана.

Таблица 11 – Эффекты ОКС стерильных линий по селекционно-ценным признакам (среднее за 2015-2017 гг.)

ЦМС-линия	Высота при созревании	Выдвинутость ножки соцветия	Длина соцветия	Ширина соцветия	Урожайность зерна	Масса 1000 зерен	Число зерен с одной метелки
A1 О-Янг 1	2,71	-5,61	3,94	2,77	-0,20	-2,69	224,16
A2 КВВ 114	1,72	-2,61	-0,03	2,42	0,36	-3,33	56,94
A2 Восторг	4,25	0,89	-0,42	0,47	0,63	0,21	-15,17
A3 Фетерита 14	24,94	0,89	-3,13	-0,29	0,34	3,95	-82,07
A4 КП 70	-4,58	3,48	0,98	-3,68	-0,77	3,76	-127,13
M35 Пищевое 614	-14,50	1,88	-0,91	-1,67	-0,35	-0,40	-75,24
9E Пищевое 614	-14,51	1,09	-0,44	-0,04	-0,01	-1,49	18,51
F ₀₅	41,51*	11,58*	10,31*	11,10*	2,20*	25,76*	3,03*
НСР ₀₅	3,86	1,68	1,23	1,24	0,60	1,06	124,70

Примечание: * $p \leq 0,05$.

Высокой СКС обладали ЦМС-линии A1 О-Янг 1 (ширина соцветия – 8,73 и озерненность – 216698,38), A2 КВВ 114 (высота растений и ширина соцветия – 7,28-126,08), A3 Фетерита 14 (параметры соцветия – 6,78-7,91), M35-1A Пищевое 614 (длина соцветия и выдвинутость ножки метелки – 8,05-17,05). Высокие дисперсии СКС по урожайности зерна установлены у A2 Восторг (1,92), по крупности зерна – A4 КП 70 (19,01).

В дальнейшее испытание целесообразно включить низкорослые и среднерослые фертильные гибриды F₁, характеризующиеся крупным зерном и высокой урожайностью – A2 Восторг/Меркурий, A2 КВВ 114/Аванс, A1 О-Янг 1/Волжское 615; для создания трехлинейных гибридов с целью улучшения морфологических признаков и элементов структуры урожая рекомендуется использовать стерильные комбинации A4 КП 70/Волжское 4, A3 Фетерита 14/Меркурий. В генетическом контроле всех изученных признаков отмечено преобладание аддитивных эффектов.

6.2 Проявление гетерозиса у гибридов F₁ сорго с ЦМС-линиями на основе разных типов стерильных цитоплазм. В данной схеме скрещиваний превосходство над лучшей родительской формой установлено в пределах 1,3-97,2% по изучаемым селекционным признакам. В среднем за 2015-2017 гг. из 49 гибридов положительный гетерозис по высоте растений, длине соцветия отмечен у 37 комбинаций или 75,5% от общего количества гибридов; ширине соцветия – 13 комбинаций (26,5%); выдвинутости ножки соцветия и массе 1000 зерен – 19 комбинаций (38,8%); урожайности зерна – 33 комбинаций (67,3%); числу зерен с одной метелки – 29 комбинаций (59,2%). По проявлению истинного гетерозиса комплекса селекционных признаков выделены A1 О-Янг 1/Аванс, A1 О-Янг 1/Волжское 615, A1 О-Янг 1/Волжское 4, A2 КВВ 114/Аванс, A3 Фетерита 14/Волжское 4.

Частота гипотетического гетерозиса у гибридов по высоте растений и длине соцветия составила 97,9%; ширине соцветия – 75,5%; выдвинутости ножки соцветия 83,6%, массе 1000 зерен – 69,3%; урожайности зерна – 85,7%; числу зерен с одной метелки – 87,7% комбинаций. Величина гетерозиса варьировала от 1,0 до 130,6%. Так, по нескольким признакам наибольший гипотетический гетерозис отмечен у А1 О-Янг 1/Аванс, А3 Фетерита 14/Меркурий, А3 Фетерита 14/Огонек, А1 О-Янг 1/Топаз, А2 КВВ 114/ Топаз; А2 Восторг/Топаз, А1 О-Янг 1/Волжское 615.

О селекционной ценности гибрида перед передачей на районирование в определенной территории РФ можно судить по проявлению конкурсного гетерозиса. В рассматриваемой схеме скрещиваний превосходство над гибридом-стандартом по селекционным признакам установлено в интервале 0,5-130,1%. По высоте растений при созревании гетерозис проявился у 51,0% экспериментальных гибридов, по длине соцветия – 14,2%, ширине соцветия – 93,8%, выдвинутости ножки соцветия – 44,8%, урожайности зерна – 6,1%, массе 1000 зерен – 100,0%, числу зерен с одной метелки – 2,0%. Наибольший конкурсный гетерозис по трем-четырем признакам отмечен в комбинациях с восстановленной фертильностью – А2 КВВ 114/Аванс, А1 О-Янг 1/Топаз, А1 О-Янг 1/Волжское 4, А2 КВВ 114/ Волжское 4.

6.3 Коэффициент фенотипического доминирования у гибридов F1 на основе А1, А2, А3, А4, 9Е, М35-1А стерильных цитоплазм. Наследование по принципу сверхдоминирования по высоте растений происходит в 73,4% комбинаций; по длине соцветия – в 83,6% комбинаций; по урожайности зерна – у 53,0% гибридов; по числу зерен с одной метелки – у 67,3% гибридов. Положительное доминирование всех признаков в среднем за 2015-2017 гг. выявлено у 9 гибридов: А3 Фетерита 14/Меркурий, А3 Фетерита 14/Топаз, А2 КВВ 114/Аванс, А2 КВВ 114/Волжское 4, 9Е Пищевое 614/Топаз, 9Е Пищевое 614/Волжское 615, А1 О-Янг/Топаз, А1 О-Янг/Волжское 615, А4 КП 70/Волжское 615.

6.4 Использование цитоплазмы А2 в практической селекции. В настоящее время для создания продуктивных гибридов F1 зернового сорго, используемых на зернофуражные или пищевые цели, необходимы надежные линии восстановители фертильности. В этой связи как альтернативный источник стерильности можно рекомендовать цитоплазму А2. Испытание перспективных комбинаций скрещиваний зернового сорго в период 2021-2023 гг. позволило выделить среднеспелый гибрид Тамараж, превосходящий сорта-стандарты Пищевое 614 и Волжское 44 по урожайности зерна и вегетативной массы, отличающегося высокой холодостойкостью, повышенной долей зерна в биомассе, характеризующегося большими размерами метёлки и параметрами листьев (у гибрида длина наибольшего листа достигает 77,6 см, ширина – 8,7 см, флагового – 52,5 см и 7,2 см, соответственно). На селекционное достижение подана заявка на выдачу патента (№ 90131/7653655 от 03.11.2023 г.).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленные исследования за период 2009-2023 гг. отражают влияние цитоплазматического окружения на проявление многих признаков растений сорго, в том числе имеющих большое биологическое и хозяйственное значение. В основе такого влияния цитоплазмы могут лежать разные процессы: кооперативное взаимодействие ядерных и цитоплазматических генов в генетическом контроле биогенеза хлоропластов и митохондрий, эффективное функционирование которых необходимо для развития растений; ретроградная регуляция экспрессии ядерных генов, осуществляемая посредством сигналов, продуцируемых цитоплазматическими органеллами под действием факторов внешней среды (Юрина, Одинцова, 2007; Blanco et al., 2014; Chi et al., 2013; Fujii et al., 2007; Eckhardt, 2006). При этом генетически различные пластомы и митохондриомы могут по-разному реагировать на условия внешней среды и влиять на экспрессию ядерных генов. Возможность такого влияния необходимо учитывать и использовать в селекции на гетерозис, в частности, при создании линий с цитоплазматической мужской стерильностью, поскольку как митохондриальные, так и хлоропластные геномы различаются у разных стерильных цитоплазм (Heng et al., 2014, Tanaka et al., 2012).

Экспериментальные результаты в данной работе свидетельствуют, что цитоплазма является важным компонентом в наследовании и проявлении генетической информации у растений. При этом проявление цитоплазматических эффектов в значительной мере зависит от условий внешней среды, в особенности от складывающихся гидротермических факторов сезона выращивания. Таким образом, цитоплазма является буфером между внешней средой и ядерным геномом, «перерабатывая» сигналы от внешней среды и регулируя экспрессию ядерных генов растений.

Результаты исследований подтверждают влияние типа стерильной цитоплазмы на устойчивость растений к абиотическим стрессорам, что целесообразно применять в селекционных программах по созданию засухоустойчивых гибридов F1. Цитоплазма способствует устойчивости к высоким температурам и низкой влагообеспеченности в критические для сорго периоды развития растений. Полученные данные показывают влияние цитоплазмы на интенсивность набухания семян в условиях смоделированной засухи (на примере использования гипертонических растворов сахарозы и нитрата калия); содержание хлорофиллов в листьях в фазы кущение, выметывание и цветение растений; показатели водного режима листьев (оводненность тканей, водный дефицит, потеря влаги) у ЦМС-линий и гибридов сорго в фазы выметывание, цветение и молочно-восковую спелость. Выявленные адаптационные особенности генотипов позволяют вовлекать их в селекционный процесс в качестве источников засухоустойчивости.

Установлена значительная роль цитоплазмы в формировании экологической устойчивости ЦМС-линий, обеспечивающей стабильное семеноводство их и гибридов F1. Примененные в исследовании методы лабораторных и полевых опытов дают объективную оценку устойчивости ЦМС-линий, гибридов F1 к засухе и могут быть использованы в селекционном процессе, а выявленные корреляции свидетельствуют о высокой приспособленности исходного материала к произрастанию в регионах с недостаточным увлажнением.

Учет цитоплазматических эффектов на комбинационную способность ЦМС-линий, превосходство гибридов над компонентами скрещиваний является важным методологическим подходом и в селекции на повышение гетерозиса гибридов F1 сорго по основным селекционным признакам, и как следствие – увеличение продуктивности. В среднем за период исследований установлено, что ЦМС-линии с генетически различными типами стерильных цитоплазм отличаются эффектами ОКС. Отмечено влияние цитоплазмы на общую комбинационную способность в скрещиваниях с опылителями зернового и сахарного сорго по высоте растений через 30 дней после всходов, длине соцветия, площади и длине наибольшего листа, параметрам флагового листа, кустистости, урожайности биомассы. В отдельные сезоны проявление цитоплазматического эффекта положительно отразилось на накоплении протеина в биомассе сахарного сорго.

Полиморфизм типов ЦМС-индуцирующих цитоплазм позволяет расширить генетическое разнообразие исходного материала, что создает основу для выявления материнских форм с высокими эффектами ОКС и рекомендовать их для получения высокопродуктивных гибридов с улучшенным комплексом селекционно-ценных признаков с последующим применением в различных отраслях Агропромышленного комплекса.

ВЫВОДЫ

1. Установлен эффект цитоплазмы на засухоустойчивость растений ЦМС-линий и гибридов сорго в начальный период развития и критические фазы вегетации растений за счет влияния типа ЦМС на набухание семян, водный режим листьев и синтез зеленых пигментов, что свидетельствует об участии цитоплазматических генов в генетическом контроле данных признаков:

– цитоплазмы А4 и 9Е снижают водопотребление семян ЦМС-линий по сравнению с цитоплазмой А3;

– цитоплазмы А3, А5 и 9Е увеличивают оводненность тканей листьев ЦМС-линий в фазу цветения; цитоплазмы А2 и А3 снижают водный дефицит; цитоплазма А3 снижает потерю влаги в первые 30-90 минут увядания листьев, а А2 и А4 – за 24 ч увядания и в среднем за 1 час в сутки. По комплексу показателей водного режима высокой устойчивостью к засухе характеризовались линии А2 КВВ 114, А2 Восторг, А3 Фетерита 14;

– цитоплазмы А2 и А1 способствуют более высокому накоплению хлорофилла *a* в начальные фазы развития у гибридов F1, а цитоплазма А5 в

конце вегетации; хлорофилла *b* и суммы пигментов – цитоплазмы А1, А4 и А5. Синтез пластидных пигментов зависит от фазы развития растений и в процессе вегетации снижается.

2. Выделены ЦМС-линии сорго, сочетающие высокую урожайность и адаптивную способность к факторам внешней среды:

– экологической пластичностью по продуктивности ($bi=1,13-1,80$) характеризуются А2 КВВ 114, А2 Восторг, А3 Фетерита 14, А1 О-Янг 1, А2 Судзерн; фенотипической стабильностью ($bi=0,91-1,07$) – М35-1А и 9Е Пищевое 614, А2 КВВ 181, А1 Ефремовское 2, А1-А5 Карлик 4в;

– высокие индексы стабильности по комплексу селекционных признаков отмечены у А1 Ефремовское 2, А1 О-Янг 1, А4 КП 70. В коллекции изоядерных ЦМС-линий более высокие показатели по периоду «всходы-цветение» установлены на цитоплазме 9Е; урожайности семян – цитоплазме А4; ширине соцветия – цитоплазмах 9Е, А1 и А5; выдвинутости ножки – цитоплазме А3.

3. Наибольший вклад в общую изменчивость селекционных признаков оказывают: генотипический фактор (46,8-85,6%) по высоте растений и выдвинутости ножки соцветия; доля фактора внешней среды (54,1-79,7%) по интенсивности начального роста и урожайности семян, что отразилось на сильной вариабельности этих признаков ($V=20,5-44,4\%$).

4. Генетическая коллекция ЦМС-линий и опылителей, использованная для создания гибридов F1, характеризуется генетическим разнообразием по скороспелости, морфологическим признакам, урожайности и элементам ее структуры, биохимическим показателям качества продукции, подтвержденным кластерным анализом.

5. Среди включенных в скрещивания образцов зернового и сахарного сорго выявлены закрепители стерильности и восстановители фертильности разных типов ЦМС у сорго:

– фертильность цитоплазмы А1 и А5 восстанавливали 7 образцов; цитоплазмы А2 – 6 образцов; цитоплазмы А4 – 4 образца; цитоплазмы А6 – 5 образцов; цитоплазмы 9Е – 2 образца. На основе линий-восстановителей фертильности разных типов ЦМС созданы сорта зернового сорго: ЦМС А1 и А5 – Гранат (патент № 9245); ЦМС А1, А2, А4, А5 и А6 – Гелеофор (патент № 9562); ЦМС А4 и 9Е – Магистр (патент № 11169);

– выделен один закрепитель цитоплазмы А2; цитоплазмы А3 – 20 образцов зернового и 13 образцов сахарного сорго; цитоплазмы А4 – по 13 образцов зернового и сахарного сорго; цитоплазмы А6 – 2 образца зернового сорго; цитоплазмы 9Е – 15 образцов зернового и 13 образцов сахарного сорго; цитоплазмы М35-1А – 7 образцов зернового сорго. На основе линии-закрепителя стерильности цитоплазм А3, А4, 9Е выведен сорт сахарного сорго Изольда (патент № 13547).

6. Установлена эффективность использования SSR-маркера sam26858a для выявления образцов с генами-восстановителями ЦМС типа 9Е (*Rf-9E*).

7. Условия внешней среды модифицируют стерилизующую способность цитоплазм А3, А4, А5, А6 и 9Е: выпадение осадков перед цветением способствует образованию нормальных (окрашенных) пыльцевых зерен у ЦМС-линий. В наибольшей мере этот эффект характерен для цитоплазм А4 и 9Е (15,4-17,5%). Однако, появление фертильных пыльцевых зерен не ведет к завязыванию семян.

8. Выявлен эффект цитоплазмы на комбинационную способность изоядерных ЦМС-линий с геномами Желтозерного 10 на основе цитоплазм А3, А4, 9Е и Карлика 4в на основе цитоплазм А1, А2, А3, А4, А5, А6:

– установлено влияние цитоплазмы 9Е на увеличение эффектов ОКС по высоте растений через 30 дней после всходов, длине соцветия и урожайности биомассы в скрещиваниях с образцами зернового сорго, а с образцами сахарного сорго – по длине соцветия и площади наибольшего листа, протеина в биомассе (каждый сезон) и жира (в засушливый сезон). Высокие дисперсии СКС установлены у ЦМС-линий на цитоплазме 9Е по высоте растений при созревании и параметрам соцветия;

– в засушливый сезон цитоплазма А5 оказывала позитивный эффект на ОКС стерильных линий по комплексу селекционных признаков (высота через 30 дней после всходов и при созревании, параметры соцветия, выдвинутость ножки соцветия, ширина и площадь наибольшего листа, площадь флагового листа, содержание крахмала в зерне), тогда как в условиях большей влагообеспеченности – цитоплазма А6 (ширина и площадь наибольшего листа, площадь флагового листа, урожайность зерна и биомассы). Высокие дисперсии СКС стерильной линии на цитоплазме А5 по общей и продуктивной кустистости установлены в оба сезона возделывания.

9. Установлена закономерность проявления положительного эффекта цитоплазмы на истинный и гипотетический гетерозис у гибридов F1 сорго на основе цитоплазм А3, А4, 9Е: в засушливые сезоны цитоплазмы А3 и 9Е оказывали влияние на высоту растений, длину наибольшего листа, урожайность биомассы, а в условиях достаточной влагообеспеченности – цитоплазмы А4 и 9Е на площадь наибольшего листа гибридов зернового сорго; у гибридов сахарного сорго цитоплазма 9Е на длину и площадь наибольшего листа в отдельные сезоны. При этом, истинный (6,9-163,6%) и гипотетический (19,1-192,2%) гетерозис по разным признакам проявился у 100% комбинаций.

10. Цитоплазма оказывает влияние на наследование ряда селекционно-ценных признаков у гибридов F1:

– у гибридов зернового сорго, полученных на основе изоядерных ЦМС-линий с геномом Желтозерного 10, цитоплазма 9Е оказала значимое влияние на величину коэффициента фенотипического доминирования по высоте растений, а по площади наибольшего листа и урожайности биомассы – цитоплазмы А3 и 9Е; у гибридов сахарного сорго цитоплазма 9Е по высоте растений, урожайности биомассы, а по площади наибольшего листа – А4 и 9Е;

– у гибридов, полученных на основе изоядерных ЦМС-линий с геномом Карлик 4в и образцами зернового сорго, в засушливые сезоны вегетации цитоплазма А5 увеличивала значение коэффициента фенотипического доминирования по высоте растений; цитоплазмы А3, А5 и А6 – длине наибольшего листа и цитоплазма А6 – площади листа.

11. Использование полиморфизма цитоплазм (А1, А2, А3, А4, 9Е и М35-1А) позволило рекомендовать ЦМС-линии с высокой комбинационной способностью для селекционной работы по повышению продуктивности гибридов – А1 О-Янг 1, А2 КВВ 114, А2 Восторг, А3 Фетерита 14, А4 КП 70. Частота проявления истинного гетерозиса оказалась у 67,3-75,5% комбинаций по высоте растений, длине соцветия, урожайности зерна и составила от 1,3 до 50,9%; гипотетического гетерозиса у 75,5-97,9% комбинаций по высоте растений, длине и ширине соцветия, выдвинутости ножки соцветия, урожайности зерна, числу зерен с одной метелки (1,0-130,6%); конкурсного гетерозиса у 93,8-100,0% гибридов по ширине соцветия и массе 1000 зерен (4,4-130,1%). Наследование по принципу сверхдоминирования у гибридов F1 происходит по высоте растений, длине соцветия, урожайности зерна и числу зерен с одной метелки у 53,0-83,6% комбинаций. Положительное доминирование комплекса признаков выявлено у 9 гибридных комбинаций.

12. Установлена тесная взаимосвязь урожайности семян материнских форм с индексом стабильности, общей оводненностью листьев; оводненности тканей с потерей влаги листьев за 24 ч и в среднем за 1 ч/сут; коэффициентами вариации и линейной регрессии, индексом засухоустойчивости ($r=0,73-0,99$). Средняя сопряженность признаков проявилась по урожайности семян и отклонению от линии регрессии, индексу засухоустойчивости, средней потере влаги листьями за 1 ч в сутки и через 24 ч увядания, длине соцветия, ширине листа и урожайности биомассы; отклонению от линии регрессии и индексами стабильности, засухоустойчивости; оводненности листьев и длине соцветия, ширине листа ($r=0,46-0,69$).

13. Выделены перспективные комбинации скрещиваний для дальнейшего сортоиспытания, а также создания трехлинейных гибридов. Подана заявка на выдачу патента гибрида Тамараж, характеризующегося наибольшей продуктивностью, фотосинтетической поверхностью листьев и соцветием.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

1. Для выявления восстановителей фертильности в цитоплазме 9Е целесообразно проводить ПЦР-анализ с праймерами, амплифицирующих SSR-маркер sam26858a, ассоциированного с генами-восстановителями ЦМС типа 9Е (*Rf-9E*) и расположенного в прицентромерном районе второй хромосомы генома сорго.

2. Рекомендуется в программу скрещиваний вовлекать в качестве материнских форм А1 О-Янг 1, А2 КВВ 114, А2 Восторг, А4 КП 70 для получения высокопродуктивных гибридов F1 с улучшенным комплексом селекционно-ценных признаков.

3. Перспективные гибриды F1 включить в экологическое конкурсное сортоиспытание:

– целесообразные для использования на зернофураж и монокорм А2 Восторг/Меркурий, А2 КВВ 114/Аванс, А1 О-Янг 1/Волжское 615, 9Е Желтозерное 10/Л-КСИ 28/13, А4 Желтозерное 10/Перспективный 1, А2 Карлик 4в/Огонек, А5 Карлик 4в/Аванс, А5 Карлик 4в/Волжское 615, А6 Карлик 4в/Гелеофор;

– на зеленый корм и силос 9Е Желтозерное 10/Л-39/12, 9Е Желтозерное 10/Флагман, А3 Желтозерное 10/Л-52/13, А4 Желтозерное 10/Саратовское 90;

– в производстве сахаристых продуктов А4 Желтозерное 10/Л-60/12, А3 Желтозерное 10/Флагман, А4 Желтозерное 10/Камышинское 8.

4. При создании трехлинейных высокопродуктивных гибридов или сортов-синтетиков в качестве исходного материала рекомендуются стерильные гибриды F1 (всего 5) – А4 Желтозерное 10/Огонек, 9Е Желтозерное 10/Камелик, А3 Желтозерное 10/Перспективный 1, А4 КП 70/Волжское 4, А3 Фетерита 14/Меркурий.

5. В сельскохозяйственном производстве рекомендуется использовать сорта зернового сорго Гранат, Магистр и сахарного сорго сорт Изольда, допущенные к использованию на территории РФ.

СПИСОК РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в изданиях, рекомендуемых ВАК РФ:

1. **Кибальник, О.П.** Комбинационная способность ЦМС-линий сорго по урожайности зеленой массы/ **О.П. Кибальник**, Л.А. Эльконин, В.В. Бычкова // Зерновое хозяйство России. – 2014. – №6. – С. 5-8. (К2, РИНЦ)
2. Семин, Д.С. Селекция зернового сорго на пищевые цели в условиях Нижневолжского региона РФ / Д.С. Семин, **О.П. Кибальник**, В.И. Старчак, С.С. Куколева // Таврический вестник аграрной науки. – 2017. – №1(19). – С. 72-79. (К2, РИНЦ)
3. **Кибальник, О.П.** Адаптивная способность ЦМС-линий сорго в условиях возделывания Нижнего Поволжья / **О.П. Кибальник** // Аграрная наука. – 2019. – №1. – С. 45-47. (К2, РИНЦ)
4. **Кибальник, О.П.** Использование эффекта гетерозиса в селекции сорго / **О.П. Кибальник** // Вестник НГАУ. – 2019. – № 2(51). – С. 15-24. (К1, РИНЦ)
5. **Кибальник, О.П.** Оценка качества зерна и биомассы сорго с целью использования в кормопроизводстве / **О.П. Кибальник**, И.Г. Ефремова, Д.С. Семин, В.С. Горбунов, О.Б. Каменева, В.И. Старчак, С.С. Куколева // Зерновое хозяйство России. – 2019. – № 4(64). – С. 3-7. (К2, РИНЦ)
6. **Кибальник, О.П.** Перспективы использования ЦМС-линий с разными источниками стерильности в селекции сорго/ **О.П. Кибальник** // Вестник

НГАУ. – 2020. – № 1(54). – С. 16-23. (К1, РИНЦ)

7. **Кибальник, О.П.** Эффекты гетерозиса у гибридов F1 сорго на основе цитоплазматической мужской стерильности / **О.П. Кибальник**, О.Б. Каменева, Е.А. Жук, Т.В. Ларина, Л.А. Орехова, Ю.А. Калинин // *Зерновое хозяйство России*. – 2020. – № 2. – С. 49-53. (К2, РИНЦ)

8. **Кибальник, О.П.** Изучение адаптивной способности ЦМС-линий зернового сорго в условиях Нижневолжского региона / **О.П. Кибальник**, Д.С. Семин, И.Г. Ефремова, О.Б. Каменева, В.И. Старчак // *Аграрная наука*. – 2020. – №11-12. – С. 65-67. (К2, РИНЦ)

9. **Кибальник, О.П.** Особенности потери воды листьями ЦМС-линий зернового сорго в засушливых регионах России / **О.П. Кибальник**, Т.В. Ларина, О.Б. Каменева // *Journal of Agriculture and Environment*. – 2021. – № 4(20). <https://doi.org/10.23649/jae.2021.4.20.2> (К1, РИНЦ)

10. Каменева, О.Б. Сахарное сорго как сахаронос и альтернативный источник биоэнергии (обзор) / О.Б. Каменева, **О.П. Кибальник**, И.Г. Ефремова, Д.С. Семин, Ю.А. Калинин // *АгроЭкоИнфо*. – 2021. – № 6(48). http://agroecoinfo.ru/СТАТУИ/2021/6/st_602.pdf. (К3, РИНЦ)

11. **Кибальник, О.П.** Продуктивность сорговых культур в зависимости от агротехнических приемов технологии возделывания (обзор) / **О.П. Кибальник**, И.Г. Ефремова, Ю.В. Бочкарева, А.В. Прахов, Д.С. Семин // *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. – 2021. – № 22(2). – С. 155-166. (К2, РИНЦ)

12. **Кибальник, О.П.** Адаптивная способность сортов сахарного сорго / **О.П. Кибальник**, И.Г. Ефремова, Д.С. Семин // *Орошаемое земледелие*. – 2021.–№ 2(33). – С. 40-43. (РИНЦ)

13. Старчак В.И. Метод «главных компонент» в селекции зернового сорго для засушливых условий Нижнего Поволжья / В.И. Старчак, **О.П. Кибальник**, Т.В. Ларина, Д.С. Семин // *Зерновое хозяйство*. – 2021. – №3(75). – С.22-26. (К2, РИНЦ)

14.**Кибальник, О.П.** Кластерный анализ ЦМС-линий сорго в селекции на повышение засухоустойчивости / **О.П. Кибальник**, Т.В. Ларина, О.Б. Каменева // *Известия сельскохозяйственной науки Тавриды*. – 2022. – № 30(193). – С. 28-39. (К3, РИНЦ)

15.**Кибальник, О.П.** Сахарное сорго для возделывания в засушливых регионах РФ / **О.П. Кибальник**, И.Г. Ефремова, Д.С. Семин, С.С. Куколева // *Известия сельскохозяйственной науки Тавриды*. – 2022. – № 29(192). – С. 66-75. (К3, РИНЦ)

16.Старчак, В.И. Использование кластерного анализа в селекции зернового сорго в России / В.И. Старчак, **О.П. Кибальник**, Д.А. Степанченко, И.Г. Ефремова, Д.С. Семин // *Journal of Agriculture and Environment*. – 2022. – V.2 (22). <https://doi.org/10.23649/jae.2022.2.22.10> (К1, РИНЦ)

17.**Кибальник, О.П.** Изменчивость основных селекционных признаков ЦМС-линий сорго в зависимости от метеоусловий Саратовской области / **О.П. Кибальник** // *Вестник НГАУ*. – 2023. – № 2(67). – С. 35-43. (К1, РИНЦ)

18.**Кибальник, О.П.** Селекционная ценность засухоустойчивых стерильных линий сорго / **О.П. Кибальник**, Т.В. Ларина, О.Б. Каменева // *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. – 2023. – № 24(2). – С. 187-193. (К2, РИНЦ)

19. **Кибальник, О.П.** Кластерный анализ компонентов скрещиваний для создания новых засухоустойчивых гибридов зернового сорго / **О.П. Кибальник, Т.В. Ларина** // Сельскохозяйственный журнал. – 2023. – № 1(16). – С. 25-33. (РИНЦ)
20. **Кибальник, О.П.** Комбинационная способность компонентов скрещиваний гибридов F1 сахарного сорго по урожайности биомассы / **О.П. Кибальник** // Известия Самарской ГСХА. – 2023. – № 3. – С. 11-18 (К2, РИНЦ)
21. **Kibalnik, O.P.** The influence of meteorological conditions on the parameters of the water regime of CMS-lines sorghum leaves / **O.P. Kibalnik** // Polythematic Online Scientific Journal of Kuban State Agrarian University. – 2023. – № 190(06). – С. 21-27. (К2, РИНЦ)
22. **Кибальник, О.П.** Влияние типа стерильной цитоплазмы на селекционно-ценные признаки гибридов F1 сорго в различных по влагообеспеченности условиях/ **О.П. Кибальник** // Известия ТСХА. – 2023. – № 3. – С. 62-72. (К1, РИНЦ)
23. **Кибальник, О.П.** Влияние типа стерильной цитоплазмы на проявление истинного гетерозиса у гибридов F1 сахарного сорго / **О.П. Кибальник** // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2023. – № 5(103). – С. 63-69. (К2, РИНЦ)
24. **Кибальник, О.П.** Комплексная оценка засухоустойчивости зернового сорго в условиях Нижневолжского региона РФ / **О.П. Кибальник, Д.С. Семин, И.Г. Ефремова** // Политематический научный электронный журнал КубГАУ. – 2023. – №191(07). – С. 11-20. (К2, РИНЦ)
25. **Кибальник, О.П.** Оценка относительной засухоустойчивости образцов зернового сорго методом проращивания семян в растворе сахарозы / **О.П. Кибальник, И.Г. Ефремова** // Известия сельскохозяйственной науки Тавриды. – 2024. – № 37(200). – С. 76-84. (К3, РИНЦ)
26. **Кибальник, О.П.** Механизмы адаптации ЦМС-линий сорго на основе разных стерильных цитоплазм к засушливым условиям / **О.П. Кибальник** // Политематический научный электронный журнал КубГАУ. – 2024. – № 200(06). – С. 38-46. (К2, РИНЦ)
27. **Кибальник, О.П.** Оценка засухоустойчивости образцов зернового сорго кондуктометрическим методом / **О.П. Кибальник, С.С. Куколева, И.Г. Ефремова, Т.В. Ларина** // АгроЭкоИнфо: Электронный научно-производственный журнал. – 2024. – №3.
http://agroecoinfo.ru/STATYI/2024/3/st_322.pdf (К3, РИНЦ)
28. **Кибальник, О.П.** Использование корреляционного анализа в селекции зернового сорго для засушливых регионов / **О.П. Кибальник, В.В. Бычкова, А.В. Ерохина** // Известия Санкт-Петербургского государственного аграрного университета (К1, РИНЦ). – № 3(77). – С. 36-44.
29. **Каменева, О.Б.** Производство крахмала из сорго (обзор) / **О.Б. Каменева, О.П. Кибальник** // Известия сельскохозяйственной науки Тавриды. – 2024. – №39(202). – С. 17-30. (К3, РИНЦ)

**Публикации в российских и международных изданиях, индексируемых в
Международных цитатно-аналитических базах данных**

30. **Кибальник, О.П.** Влияние типов ЦМС на содержание хлорофилла в листьях гибридов зернового сорго / **О.П. Кибальник**, Л.А. Эльконин // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2015. – № 5. – С. 538-544. (К2, РИНЦ, Scopus)
31. **Кибальник, О.П.** Комбинационная способность ЦМС-линий зернового сорго на основе А1, А2, А3, А4, 9Е и М35-1А типов цитоплазматической мужской стерильности / **О.П. Кибальник** // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2017. – № 21(6). – С. 651-656. (К2, РИНЦ, Scopus)
32. **Кибальник, О.П.** Использование А3, А4 и 9Е типов ЦМС в селекции гибридов зернового сорго / **О.П. Кибальник**, Д.С. Семин // Российская сельскохозяйственная наука. – 2018. – № 5. – С. 22-25. (РИНЦ, Springer)
33. **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. – № 24(6). – С. 549-556. (К2, РИНЦ, Scopus, Web of Science)
34. **Кибальник, О.П.** Оценка засухоустойчивости ЦМС-линий сорго на основе различных источников стерильности / **О.П. Кибальник**, Т.В. Ларина, О.Б. Каменева, Д.С. Семин // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2021. – № 182(4). – С. 9-17. (К2, РИНЦ, Scopus)
35. **Kibalnik, O.** Evaluation of the combining ability of CMS lines in crosses with samples of grain sorghum and Sudan grass / **O. Kibalnik**, S. Kukoleva, D. Semin, I. Efremova, V. Starchak // Agronomy Research. – 2021. – V. 19(4). – P. 1781-1790. (Scopus)
36. **Kibalnik, O.** Combinational ability of crossing components and heterosis of F1 hybrids of sugar sorghum by biomass yield / **O. Kibalnik**, D. Semin, I. Efremova, T. Larina // BIO Web of Conferences. – 2021. – V.36. – e.01027. (Scopus)
37. **Kibalnik, O.P.** Influence of Abiotic Stresses on Morphophysiological Characteristics and Biological Value of Grain *Sorghum bicolor* (L.) Moench / **O.P. Kibalnik**, I.A. Sazonova, Yu.V. Bochkareva, V.V. Bychkova, D.S. Semin // International Journal of Plant Biology. – 2023. – V. 14. – P.150-161. (Scopus)

Патенты на селекционные достижения

38. Патент на селекционное достижение № 9245. РФ. Сорт сорго зерновое Гранат. Патентообладатель ФГБНУ Российский НИПТИ сорго и кукурузы. Авторы сорта: А.Ю. Гаршин, В.С. Горбунов, И.Г. Ефремова, В.И. Жужукин, **О.П. Кибальник**, Г.И. Костина, С.С. Куколева, С.В. Лящева, Д.С. Семин. Зарегистрировано в Государственном реестре охраняемых селекционных достижений 30.08.2017 г.
39. Патент на селекционное достижение № 9562. РФ. Сорт сорго зерновое Гелеофор. Патентообладатель ФГБНУ Российский НИПТИ сорго и кукурузы. Авторы сорта: А.Ю. Гаршин, В.С. Горбунов, И.Г. Ефремова, В.И. Жужукин, **О.П. Кибальник**, Г.И. Костина, С.С. Куколева, С.В. Лящева, Д.С. Семин. Зарегистрировано в Государственном реестре охраняемых селекционных достижений 12.03.2018 г.
40. Патент на селекционное достижение № 11169. РФ. Сорт сорго зерновое Магистр. Патентообладатель ФГБНУ Российский НИПТИ сорго и кукурузы. Авторы сорта: В.С. Горбунов, В.И. Жужукин, **О.П. Кибальник**, С.С. Куколева,

Д.С. Семин, В.И. Старчак. Зарегистрировано в Государственном реестре охраняемых селекционных достижений 03.07.2020 г.

41. Патент на селекционное достижение № 13547. РФ. Сорт сорго сахарное Изольда. Авторы: Д.С. Семин, **О.П. Кибальник**, И.Г. Ефремова, К.С. Кондаков, Ю.В. Бочкарева, С.С. Куколева, В.И. Старчак, Д.А. Степанченко. Зарегистрировано в Государственном реестре охраняемых селекционных достижений 19.04.2024 г.

42. Заявка на выдачу патента № 90131/7653655. РФ. Гибрид сорго зерновое Тамараж. Авторы: **О.П. Кибальник**, Л.А. Эльконин, Д.С. Семин, И.Г. Ефремова, К.С. Кондаков, Ю.В. Бочкарева, С.С. Куколева, В.И. Степанченко, Д.А. Степанченко, С.В. Кибальник. Приоритет 03.11.2023 г.

Монографии, Атлас

43. Elkonin, L. Genetic Function of Cytoplasm in Plants with Special Emphasis on Sorghum / L. Elkonin, **О. Kibalnik**, A. Zavalishina, G. Gerashchenkov / In Chloroplasts and Cytoplasm. Structure and Function (editors C. Dejesus, L. Trask). – New York: Nova Sci. Publ., 2018. – P. 97-154.

44. Кондаков, К.С. Биоресурсная коллекция сорговых культур ФГБНУ РосНИИСК «Россорго». АТЛАС / К.С. Кондаков, **О.П. Кибальник**, И.Г. Ефремова, В.Н. Титов, Ю.В. Бочкарева, Д.С. Семин, В.И. Старчак, Д.А. Степанченко, С.С. Куколева. – Саратов: Техно-Декор, 2022. – 188с.

45. Сазонова, И.А. Зерновое сорго – сельскохозяйственная культура с большими возможностями: биологический потенциал, использование в пищевой промышленности и кормопроизводстве / И.А. Сазонова, К.С. Кондаков, О.Б. Каменева, **О.П. Кибальник**, А.В. Ерохина, В.В. Бычкова, В.И. Степанченко. – Саратов: ИЦ «Наука», 2023. – 127 с.

Статьи в прочих изданиях

46. **Кибальник, О.П.** Питательная ценность зерна гибридов F1 и родительских форм сорго / **О.П. Кибальник**, В.В. Бычкова, В.О. Пешкова, Л.А. Эльконин // «Актуальные проблемы животноводства, ветеринарной медицины, переработки с/х продукции и товароведение»: Международная научно-практическая конференция. – Воронеж, 2010. – С. 213-216.

47. **Кибальник, О.П.** Характеристика новых ЦМС-линий сорго по хозяйственно-ценным признакам / **О.П. Кибальник**, Л.А. Эльконин, В.В. Кожемякин // «Молодые ученые – агропромышленному комплексу Поволжья»: Всероссийская научно-практическая конференция молодых ученых и специалистов. – Саратов, 2010. – С. 68-71.

48. **Кибальник, О.П.** Комбинационная способность новых ЦМС-линий и сортов зернового сорго / **О.П. Кибальник**, Л.А. Эльконин // Кукуруза и сорго. – 2014.–№ 2. – С. 25-28.

49. **Кибальник, О.П.** Оценка адаптивности стерильных линий сорго с новыми типами ЦМС на основе коэффициента линейной регрессии в условиях Саратовской области / **О.П. Кибальник**, Д.С. Семин, Г.И. Костина, В.В. Бычкова, Л.А. Эльконин // Кукуруза и сорго. – 2014. – № 4. – С. 8-12.

50. **Кибальник, О.П.** Восстановление фертильности у гибридов зернового сорго на основе ЦМС типа А2 / **О.П. Кибальник**, Л.А. Эльконин // «Достижения и инновации – сельскохозяйственному производству»: Международная научно-

практическая конференция. – Саратов, 2015. – С. 68-74.

51. **Кибальник, О.П.** Комбинационная способность ЦМС-линий зернового сорго по элементам урожайности / **О.П. Кибальник** // Кукуруза и сорго. – 2016. – № 3. – С. 23-27.

52. Старчак, В.И. Изучение исходного материала зернового сорго по биохимическому составу / В.И. Старчак, **О.П. Кибальник**, Д.С. Семин, О.Б. Каменева // Кукуруза и сорго. – 2016. – № 3. – С. 33-35.

53. **Кибальник, О.П.** Оценка гибридов F1 сахарного сорго, полученных на основе разных типов стерильности, по урожайности биомассы / **О.П. Кибальник** // «Современные тенденции развития аграрного комплекса»: Международная научно-практическая конференция. – п. Соленое Займище, 2016. – С. 896-898.

54. **Кибальник, О.П.** Комбинационная способность новых ЦМС-линий зернового сорго в тестерных скрещиваниях / **О.П. Кибальник** // «Современное экологическое состояние природной среды и научно-практические аспекты рационального природопользования»: I Международная научно-практическая интернет-конференция. – п. Соленое Займище, 2016. – С. 2970-2973.

55. **Кибальник, О.П.** Анализ гибридов F1 сахарного сорго по хозяйственным признакам, полученных на основе А3, А4 и 9Е типов стерильности / **О.П. Кибальник** // «Современные технологии в сельскохозяйственной науке и производстве»: Международная научно-практическая конференция молодых ученых и специалистов. – Саратов, 2016. – С. 49-51.

56. **Кибальник, О.П.** Комбинационная способность сортов сорго и ЦМС-линий на основе разных типов стерильности / **О.П. Кибальник** // «Современное экологическое состояние природной среды и научно-практические аспекты рационального природопользования»: II Международная научно-практическая интернет-конференция. – п. Соленое Займище, 2017. – С. 1368-1371.

57. **Кибальник, О.П.** Комбинационная способность ЦМС-линий и сортов сорго по урожайности биомассы / **О.П. Кибальник** // «Основные, малораспространенные и нетрадиционные виды растений – от изучения к внедрению (сельскохозяйственные и биологические науки)»: Международная научно-практическая конференция. – с. Круты, 2017. – Т.2. – С. 67-73.

58. **Kibalnik, O.** Directions of breeding of grain sorghum in the Lowel Volga region of Russia / **O. Kibalnik**, D. Semin, V. Gorbunov, V. Zhuzhukin, I. Efremova, S. Kukoleva, V. Starchak, A. Arhipov, O. Kameneva // Agrobiodiversity for Improving Nutrition, Health and Life Quality. – 2017. – N1. – P. 226-229.

59. **Кибальник, О.П.** Новые сорта зернового сорго селекции ФГБНУ РосНИИСК «РОССОРГО» для использования в засушливом Заволжье / **О.П. Кибальник**, Д.С. Семин, И.Г. Ефремова, С.С. Куколева, В.И. Старчак // «Вклад ученых и повышение эффективности агропромышленного комплекса России»: Всероссийская научно-практическая конференция. – Саратов, 2018. – С. 36-39.

60. Семин, Д.С. Возделывание новых сортов зернового сорго Азарт и Гарант в засушливых условиях Юго-Востока Европейской части РФ / Д.С. Семин, **О.П. Кибальник**, Е.А. Жук, И.Г. Ефремова, С.С. Куколева, В.И. Старчак // «Инновационное обеспечение развития приоритетных отраслей сельского хозяйства в засушливых регионах России»: Международная научно-

практическая конференция. – Саратов, 2018. – С. 174-176.

61. **Кибальник, О.П.** Валовая энергия биомассы гибридов F1 сахарного сорго, полученных на основе разных типов ЦМС / **О.П. Кибальник, О.Б. Каменева** // «Инновационное обеспечение развития приоритетных отраслей сельского хозяйства в засушливых регионах России»: Международная научно-практическая конференция. – Саратов, 2018. – С. 75-79.

62. **Кибальник, О.П.** Комбинационная способность ЦМС-линий зернового сорго, полученных с использованием новых источников стерильности / **О.П. Кибальник** // «Современное экологическое состояние природной среды и научно-практические аспекты рационального природопользования»: III Международная научно-практическая интернет-конференция. – с. Соленое Займище, 2018. – С. 816-820.

63. Семин, Д.С. Создание объектов интеллектуальной деятельности для реализации инновационного развития сельского хозяйства в Поволжье / Д.С. Семин, Е.А. Жук, **О.П. Кибальник, И.Г. Ефремова** // «Организационно-экономический механизм развития мелиоративного комплекса региона»: Международная научно-практическая конференция. – Саратов, 2018. – С. 58-61.

64. **Кибальник, О.П.** Параметры адаптивности гибридов F1 зернового сорго на основе А3, А4 и 9Е типов стерильности / **О.П. Кибальник** // Аграрный вестник Юго-Востока. – 2019. – № 3(26). – С. 13-16.

65. **Кибальник, О.П.** Накопление хлорофилла в листьях гибридов сорго на основе источников стерильности А1, А2, А3, А4, А5, А6 / **О.П. Кибальник, О.Б. Каменева** // Роль физиологии и биохимии в интродукции и селекции сельскохозяйственных растений: V Международная научно-методологическая конференция. – М., 2019. – С. 324-328.

66. **Кибальник, О.П.** Характер наследования содержания питательных компонентов зерна гибридов F1 сорго / **О.П. Кибальник, О.Б. Каменева, Т.В. Ларина** // «Современное экологическое состояние природной среды и научно-практические аспекты рационального природопользования»: IV Международная научно-практическая конференция. – с. Соленое Займище, 2019. – С. 577-581.

67. **Кибальник, О.П.** Оценка комбинационной способности исходного материала в тестерных скрещиваниях сорго (*S. Durra* (Forsk.) x *S. Saccharatum* (L.)) / **О.П. Кибальник, О.Б. Каменева, А.Н. Асташов** // «Инновационные агротехнологии в растениеводстве засушливых регионов России»: Международная научно-практическая конференция. – Саратов, 2019. – С. 44-52.

68. **Кибальник, О.П.** Комбинационная способность ЦМС-линий зернового сорго в тестерных скрещиваниях / **О.П. Кибальник, Т.В. Ларина** // «Итоги и перспективы развития агропромышленного комплекса»: Международная научно-практическая конференция. – с. Соленое Займище, 2019. – С. 236-240.

69. Ефремова, И.Г. Результаты селекции сорговых культур в ФГБНУ РосНИИСК «Россорго» / И.Г. Ефремова, **О.П. Кибальник, Д.С. Семин** // «Научное обеспечение устойчивого развития агропромышленного комплекса в условиях аридизации климата»: Международная научно-практическая конференция. – Саратов, 2021. – С. 9-18.

70. **Кибальник, О.П.** Сахарное сорго – культура больших возможностей для реализации разнопланового использования / **О.П. Кибальник, Д.С. Семин, И.Г.**

Ефремова // «Научное обеспечение устойчивого развития агропромышленного комплекса в условиях аридизации климата»: Международная научно-практическая конференция. – Саратов, 2021. – С. 159-170.

71. **Кибальник, О.П.** Особенности наследования хозяйственно-ценных признаков гибридов F1 зернового сорго / **О.П. Кибальник**, С.В. Кибальник // «Научное обеспечение устойчивого развития агропромышленного комплекса в условиях аридизации климата»: II Международная научно-практическая конференция. – Саратов, 2022. – С. 97-101.

72. Кондаков, К.С. Методологические аспекты в определении засухоустойчивости сорговых культур / К.С. Кондаков, **О.П. Кибальник**, И.Г. Ефремова, Д.С. Семин, Д.А. Степанченко, Ю.Н. Панченко, Т.Х. Аюпов // «Научное обеспечение устойчивого развития агропромышленного комплекса в условиях аридизации климата»: II Международная научно-практическая конференция. – Саратов, 2022. – С. 92-96.

73. Старчак, В.И. Характеристика нового сорта сахарного сорго Изольда / В.И. Старчак, Д.С. Семин, **О.П. Кибальник**, И.Г. Ефремова, Д.А. Степанченко, С.С. Куколева // «Научное обеспечение устойчивого развития агропромышленного комплекса в условиях аридизации климата»: II Международная научно-практическая конференция. – Саратов, 2022. – С. 165-169.

74. Степанченко, В.И. Использование критериев оценки засухоустойчивости в селекции *Sorghum bicolor* L. Moench / В.И. Степанченко, **О.П. Кибальник** // Сурский вестник. – 2023. – № 1(21). – С. 33-37.

75. **Кибальник, О.П.** Особенности накопления сахаров гибридами F1 сорго на основе А3, А4 и 9Е типов стерильных цитоплазм / **О.П. Кибальник** // «Актуальные вопросы научно-технологического развития агропромышленного комплекса»: Международная научно-практическая конференция. – Махачкала, 2023. – С. 149-154.

76. **Кибальник, О.П.** Влияние метеорологических условий на оводненность тканей листьев ЦМС-линий сорго / **О.П. Кибальник** // Наука и инновация. – 2023. – № 3. – С. 161-165.