

Оценка засухоустойчивости ЦМС-линий сорго на основе различных источников стерильности

DOI: 10.30901/2227-8834-2021-4-9-17
 УДК 633.174:58.032.3[631.527/56+575.133]
 Поступление/Received: 17.11.2020
 Принято/Accepted: 26.05.2021



О. П. КИБАЛЬНИК*, Т. В. ЛАРИНА, О. Б. КАМЕНЕВА,
 Д. С. СЕМИН

Российский научно-исследовательский и проектно-технологический институт сорго и кукурузы, 410050 Россия, г. Саратов, 1-й Институтский пр-д, 4
 *✉ kibalnik79@yandex.ru

Assessment of drought resistance in sorghum CMS lines based on various sterility sources

O. P. KIBALNIK*, T. V. LARINA, O. B. KAMENEVA,
 D. S. SEMIN

Russian Research and Design Technological Institute of Sorghum and Maize, 4 1st Institutsky Drive, Saratov 410050, Russia
 *✉ kibalnik79@yandex.ru

Актуальность. Глобальные изменения климата в последнее время приводят к более частому проявлению неблагоприятных факторов и снижению продуктивности основных сельскохозяйственных культур. Сорго – высокоустойчивая к засухе культура, способная переносить длительные почвенные и воздушные засухи с наименьшей потерей урожая по сравнению с пшеницей и ячменем. В селекции на повышение адаптивности к абиотическим условиям и продуктивность гибридов понимание физиологических механизмов, влияющих на засухоустойчивость, имеет большое значение.

Материалы и методы. Двадцать стерильных линий зернового сорго с восьмью типами ЦМС изучались в 2019 и 2020 г. в засушливых условиях Саратовской области. Оценку показателей водного режима листьев проводили согласно методическим указаниям ВИР. Статистическая обработка результатов исследований выполнена с помощью программы AGROS 2.09.

Результаты. Изучены показатели водного режима листьев, отражающие дифференцированную реакцию растений ЦМС-линий на сложившиеся водные и температурные стрессовые условия в критический для сорго период цветения. По комплексу показателей выделились четыре ЦМС-линии, характеризующиеся 71,13–72,02% общей оводненности, 5,26–9,08% водного дефицита, 57,40–83,17% водоудерживающей способности в среднем за два года исследований. Впервые установлено влияние ЦМС у сорго на проявление показателей водного режима. У изоядерных ЦМС-линий наибольшее влияние на засухоустойчивость показала цитоплазма А3 в сравнении с А4 (с геномом Желтозерное 10), цитоплазма А5 в сравнении с А1 (с геномом Карлик 4в), М35-1А в сравнении с аналогом на цитоплазме 9Е (с геномом Пищевое 614).

Заключение. Показана возможность использования генетически различных типов стерильности в практической селекции на повышение устойчивости к абиотическим факторам компонентов скрещиваний и гибридов F₁.

Ключевые слова: стерильные линии, типы ЦМС, влияние цитоплазмы, стрессоустойчивость, водный режим листьев.

Background. Global climate changes have recently led to a more frequent occurrence of adverse factors and a decrease in the productivity of major crops. Sorghum is a highly drought-resistant crop that can tolerate long-term soil and air droughts with much lower harvest losses than wheat or barley. It is important to understand physiological mechanisms affecting drought tolerance when breeding efforts are aimed at improving the adaptability to abiotic conditions and productivity of sorghum hybrids.

Materials and methods. Twenty sterile lines of grain sorghum with 8 types of CMS were studied in 2019 and 2020 in the arid conditions of Saratov Province. Indicators of the leaf water regime were assessed according to VIR's guidelines. Statistical processing of the research results was performed using the AGROS 2.09 software.

Results. The indicators of the leaf water regime that reflected differentiated responses of the CMS-line plants to the prevailing water and temperature stressors during the critical flowering period for sorghum were analyzed. Four CMS lines were identified according to the chosen set of indicators: they manifested 71.13–72.02% of total water content, 5.26–9.08% of water deficit, and 57.40–83.17% of water retention capacity on average for the two years of research. For the first time, the effect of CMS in sorghum on the manifestation of water regime indicators was registered. In isonuclear CMS lines, the greatest effect on drought resistance was shown by cytoplasm A3 versus A4 (with the Zheltozernoie 10 genome), cytoplasm A5 versus A1 (with the Karlik 4v genome), and M35-1A versus the analog on cytoplasm 9E (with the Pischevoe 614 genome).

Conclusion. It is shown that genetically different types of sterility can be used in breeding practice to increase the resistance to abiotic stressors in components of F₁ crosses and hybrids.

Key words: sterile CMS lines, CMS types, effect of cytoplasm, drought resistance, leaf water regime.

Введение

В селекции сельскохозяйственных культур изучение устойчивости растений к воздействию различных абиотических стрессоров особенно актуально в настоящее время в связи с глобальными изменениями климата. Частая повторяемость засух и засухолюбивых, недостаточное выпадение осадков, изменение температуры воздуха и многие другие показатели препятствуют устойчивому развитию растениеводства. Учитывая изменения климатических условий в мире, необходимо расширять ассортимент засухоустойчивых и пластичных культур, к которым относится сорго. Родиной сорго считаются тропические и субтропические страны Африки, юга Азии, Центральной Америки (Reddy, Patil, 2015). Очевидно, повышенная стрессоустойчивость растений сформировалась еще в результате эволюционного процесса под действием высоких температур и недостаточной увлажненности, характерных для территории происхождения культуры. Адаптация сорго к засухе – результат модификаций на морфологическом, анатомическом, физиологическом и молекулярном уровнях (Badigannavar et al., 2018). При выведении высокопродуктивных, устойчивых к абиотическим условиям конкретной микрозоны сортов и гибридов понимание генетических, физиологических и экологических факторов, влияющих на засухоустойчивость, имеет большое значение (Sanchez et al., 2002; Fargoq et al., 2009). Известно, что реакция разных генотипов сорго на различные стрессоры неодинакова, так как контролируется различными генетическими механизмами (Amelework et al., 2015). Так, адаптированные к засушливым и полузасушливым условиям выращиваемые сорта отличаются большей засухоустойчивостью в сравнении с сортами, возделываемыми в более влажных условиях (Blum, Sullivan, 1986; Abraha et al., 2015).

Ограничение использования генетических источников у сорго, обладающих морфологическими и физиологическими признаками, отражающими засухоустойчивость, уменьшает результативность селекционной работы (Emendack et al., 2018). Поэтому важно использовать генетически разнообразный исходный материал. В частности, при создании гибридов F_1 в скрещивании вовлекаются ЦМС-линии с разными типами стерильных цитоплазм (Kibalnik, Elkonin, 2009). Известно, что устойчивость растений к абиотическим факторам во многом зависит от скоординированного взаимодействия ядерных геномов и цитоплазмы (Chaves et al., 2009; Terletskaia et al., 2020). В литературе имеются сведения о том, что тип стерильной цитоплазмы оказывает влияние на стрессоустойчивость изоядерных ЦМС-линий у ряда сельскохозяйственных культур (кукурузы, ржи, африканского проса, подсолнечника) (Frankovskaya et al., 1995; Chandra-Shekara et al., 2007; Torop et al., 2014; Tyagi et al., 2018). Однако сведения по данному направлению фрагментарны и изучены недостаточно полно. При включении исходного материала в практическую селекцию оценка адаптивных свойств материнских форм (особенно изоядерных ЦМС-линий) сорго к засушливым условиям приобретает исключительное значение.

Вместе с тем устойчивость растений к абиотическим стрессорам обусловлена поддержанием водного баланса в клетках и тканях. Наступление засухи в начальный период развития растений приводит к снижению темпов роста и развития сорго, а во время цветения способствует частичной или полной потере урожайности зерна (Phuong et al., 2014; Amelework et al., 2015).

Целью исследований являлась комплексная оценка засухоустойчивости ЦМС-линий и определение влияния типа стерильной цитоплазмы на параметры водного режима листьев растений зернового сорго.

Материалы и методы

Полевые и лабораторные исследования проводились в 2019 и 2020 г. в засушливых условиях Саратовской области. Объектами исследований являлись 20 стерильных линий зернового сорго с разными типами ЦМС (A1, A2, A3, A4, A5, A6, 9E, M35-1A), высевавшихся на опытном поле Российского научно-исследовательского и проектно-технологического института сорго и кукурузы во II-III декадах мая. Площадь делянки – 7,7 м². Повторность опыта трехкратная. Густоту стояния растений (100 тыс. шт./га) устанавливали вручную. Оценку показателей водного режима листьев проводили согласно методическим указаниям ВИР (Udovenko, 1988). У каждой линии брали наибольший лист с 4-5 растений в двух повторениях в фазе «цветение».

Для определения оводненности тканей (ОТ) листья высушивали в термостате при температуре 105°C до постоянной массы. Количество воды в процентах от сырой массы навески определяли по формуле:

$$ОТ = ((a - б) / a) \times 100,$$

где: а – масса сырой навески (г); б – масса сухой навески (г).

Потерю воды (ПВ) листьями в процентах определяли через 0,5; 1,0; 1,5 и 24 часа путем взвешивания листьев в лаборатории на электронных весах, после чего проводился расчет показателя по формуле:

$$ПВ = (B / A) \times 100,$$

где: А – содержание воды в листьях до начала опыта (г); В – потеря воды за определенный промежуток времени (г).

Для определения водного дефицита (ВД) листья помещали в сосуд с водой и накрывали. После 24-часового насыщения листья промокали фильтровальной бумагой и взвешивали. Использовалась формула:

$$ВД = (M_2 - M_1) \times 100 / (M_2 - M_3),$$

где: M_1 – масса листьев до насыщения водой (г); M_2 – масса листьев после 24-часового насыщения (г); M_3 – масса сухой навески (г).

Оценку степени засухоустойчивости линий давали согласно классификации, представленной в таблице 1.

Одним из лимитирующих факторов развития сельскохозяйственных культур в регионе являются температура и влажность воздуха. Для этого проанализированы особенности гидротермического режима выращивания материнских форм за 10 дней до цветения. Известно, что у сорго показатели водного режима изменяются в зависимости от фазы развития растений и от времени суток. Например, максимум оводненности приходится на утренние часы, а минимум – на обеденные. Поэтому в исследованиях определение параметров водного режима проводили в обеденные часы, когда температура воздуха была наиболее высокой.

Годы выращивания материнских форм сорго существенно различались в период цветения по погодным

Таблица 1. Шкала оценки параметров водного режима листьев для определения относительной засухоустойчивости (по: Kochubey, ZaremuK, 2020)**Table 1.** The scale for assessing the leaf water regime parameters to determine relative drought resistance (from Kochubey, ZaremuK, 2020)

| Оценка засухоустойчивости | Оводненность листьев, % | Водный дефицит, % | Потеря воды листьями после увядания, % | Средняя потеря воды за 1 ч увядания, % |
|---------------------------|-------------------------|-------------------|--|--|
| Низкая | 59,5 и менее | 20,1 и более | 50,1 и более | 11,1 и более |
| Средняя | 60,0–69,9 | 10,1–20,0 | 30,1–50,0 | 10,1–11,0 |
| Высокая | 70,0 и более | до 10,0 | до 30,0 | до 10,0 |

условиям. Так, в 2019 г. сумма активных температур воздуха составила 260,5–296,3°C, количество осадков – 5,4–31,9 мм, а дефицит влажности воздуха – 9,9–16,1% (табл. 2). В условиях 2020 г. осадков в критический для сорго период практически не выпадало, сумма активных температур воздуха увеличилась на 18,9–57,2°C, дефицит влажности воздуха – на 5,0–6,5%. Цветение растений проходило в условиях жесточайшей засухи, о чем свидетельствует низкий гидротермический коэффициент (ГТК).

Статистическая обработка результатов исследования выполнена методами статистического анализа выборки и дисперсионного однофакторного анализа с помощью программы AGROS 2.09 (Martynov, 1999).

Результаты

Сложившиеся погодные условия в годы изучения отразились на показателях водного режима ЦМС-линий. В среднем по коллекции более высокая засухоустойчивость по уровню водного потенциала и оводненности установлена в 2019 г.: их значения составили 8,54 и 71,04% соответственно. Расчеты средней потери воды за 1 ч увядания в сутки в каждый из сезонов выращивания существенно не изменялись – 2,81–2,88%, что свидетельствует об адаптивных свойствах растений к изменяющимся метеорологическим условиям (табл. 3). При этом слабая изменчивость признаков отмечена по показателям оводненности, водоудерживающей способности и потери воды за 1 час увядания в сутки. Коэффициент вариации составил 3,5–9,6%.

Среди изученных материнских форм выделены линии, которые характеризовались высокой оводненностью тканей листьев в течение двух лет – А2 КВВ 181, А2 Кремное, А3 Фетерита 14, ЦМС-линии с геномом Карлик 4в на цитоплазмах А1, А2, А3, А5 (70,32–75,62%). Средняя засухоустойчивость по этому признаку стабильно проявлялась у А1 Ефремовское 2 (68,43–70,36%), А2 Судзерт (66,56–68,72%), 9Е Пищевое 614 (66,71–67,66%), ЦМС-линий с геномом Желтозерное 10 на цитоплазмах А3, А4, 9Е (63,16–69,53%).

Водный дефицит является характеристикой степени недонасыщенности водой растительных клеток, возникающей в результате увеличения расхода на транспирацию над поступлением ее из почвы (Юпова, 2011). Степень водного дефицита в листьях также является одним из показателей засухоустойчивости. В результате исследований выявлены линии с невысоким водным дефицитом, свидетельствующим о высокой засухоустойчивости – А2 Тамара, А2 КВВ 181, А2 Кремное, А3 Желтозерное 10, А2 КВВ 114 (6,69–10,00%). Следует отметить, что некоторые линии (А1 О-Янг 1, А2 Судзерт, А2 Восторг,

А3 Фетерита 14, 9Е Желтозерное 10 и ЦМС-линии с геномом Карлик 4в на цитоплазмах А1, А2, А3, А5) показали значительную чувствительность к метеорологическим условиям в период «цветение»: значения водного дефицита варьировали от 4,13 до 17,87%. В условиях высокой напряженности климатических факторов водный дефицит увеличился в 1,3–3,3 раза. Материнские формы 9Е Пищевое 614, А4 Желтозерное 10 и А1 Ефремовское 2 характеризовались средними значениями водного дефицита (11,18–15,54%).

Листья более устойчивых к засухе растений теряют в процессе завядания воды меньше, чем листья менее устойчивых. Изучение потери воды листьями зернового сорго в динамике показало, что наибольшее испарение наблюдается в первые 1–1,5 часа, а затем снижается (рисунок).

В среднем по ЦМС-линиям водоотдача составила 16,31–19,88% и 9,32–13,47% соответственно. В 2020 г. при значениях гидротермического коэффициента (ГТК) 0,01–0,03 испарение через каждые 30 минут увядания было ниже на 3,57–4,15%, чем в 2019 г., когда ГТК варьировал от 0,18 до 1,21. Выявлены линии с высокой водоудерживающей способностью (через 1,5 часа увядания) – А3 Желтозерное 10, А2 КВВ 114 и А1 Ефремовское 2 (71,01–87,71%).

Анализ изоядерных ЦМС-линий с одним и тем же геномом, но разными типами стерильных цитоплазм выявил различие между ними по особенностям водного режима листьев. У стерильных линий с геномом Желтозерное 10 установлено положительное влияние на засухоустойчивость цитоплазм А3 и 9Е в сравнении с А4. Существенные различия по показателям оводненности тканей и средней водоотдачи за 1 час увядания в сутки отмечены в 2019 г. при условиях достаточной влагообеспеченности для нормального цветения растений. При этом наименьшая средняя потеря воды за 1 час увядания в сутки оказалась у линии с цитоплазмой А4 (2,57%), а наибольшая оводненность – у линий с цитоплазмами А3 и 9Е (69,34–69,53%). Низкие показатели водного дефицита проявлялись у ЦМС-линии А3 Желтозерное 10 независимо от гидротермических условий сезона (7,31–9,99%).

У ЦМС-линий с геномом Карлик 4в на цитоплазмах А1, А2, А3, А5, А6 также наблюдались особенности водного режима в 2019 г. Наибольшая оводненность тканей и средняя потеря воды листьями выявлены у А5 Карлик 4в в сравнении с аналогом на цитоплазме А1. Наименьший водный дефицит отмечен у ЦМС-линий на цитоплазмах А2, А3 и А5 (5,06–5,93%) в отличие от А1 Карлик 4в (9,07%). В условиях недостаточной естественной увлажненности различия между изоядерными ЦМС-линиями оказывались незначительными.

Таблица 2. Показатели погодных условий в период «10 дней до цветения» ЦМС-линий сорго (Саратов, 2019–2020 гг.)
Table 2. Indicators of weather conditions in the period of 10 days before flowering for sorghum CMS lines (Saratov, 2019–2020)

| ЦМС-линии | Дата цветения | | Сумма температур воздуха, °С | | Сумма осадков, мм | | Гидротермический коэффициент | | Дефицит влажности воздуха, % | | Относительная влажность воздуха, % | |
|--------------------|---------------|-------|------------------------------|-------|-------------------|------|------------------------------|------|------------------------------|------|------------------------------------|------|
| | 2019 | 2020 | 2019 | 2020 | 2019 | 2020 | 2019 | 2020 | 2019 | 2020 | 2019 | 2020 |
| A2 Тамара | 12.07 | 20.07 | 263,8 | 316,6 | 18,3 | 0,0 | 0,69 | 0,00 | 14,3 | 17,5 | 48,1 | 49,3 |
| A2 КВВ 181 | 13.07 | 16.07 | 260,5 | 343,7 | 18,3 | 0,9 | 0,70 | 0,02 | 13,1 | 21,4 | 50,7 | 46,2 |
| A1 О-Янг 1 | 12.07 | 16.07 | 263,8 | 343,7 | 18,3 | 0,9 | 0,69 | 0,02 | 14,3 | 21,4 | 48,1 | 46,2 |
| A2 Судзерн | 10.07 | 16.07 | 274,7 | 343,7 | 10,4 | 0,9 | 0,38 | 0,02 | 14,9 | 21,4 | 46,9 | 46,2 |
| A2 Кремовое | 10.07 | 16.07 | 274,7 | 343,7 | 10,4 | 0,9 | 0,38 | 0,02 | 14,9 | 21,4 | 46,9 | 46,2 |
| 9Е Пищевое 614 | 12.07 | 15.07 | 263,8 | 353,5 | 18,3 | 0,9 | 0,69 | 0,03 | 14,3 | 22,6 | 48,1 | 46,1 |
| M35-1А Пищевое 614 | 11.07 | - | 274,3 | - | 10,1 | - | 0,37 | - | 15,0 | - | 42,5 | - |
| A3 Фегерита 14 | 13.07 | 20.07 | 260,5 | 316,6 | 18,3 | 0,0 | 0,70 | 0,00 | 13,1 | 17,5 | 50,7 | 49,3 |
| A4 КП 70 | 12.07 | - | 263,8 | - | 18,3 | - | 0,69 | - | 14,3 | - | 48,1 | - |
| A2 Восторг | 15.07 | 15.07 | 261,4 | 353,5 | 19,0 | 0,9 | 0,73 | 0,03 | 12,1 | 22,6 | 55,7 | 46,1 |
| A1 Карлик 4в | 11.07 | 23.07 | 274,3 | 300,5 | 10,1 | 0,3 | 0,37 | 0,01 | 15,0 | 16,7 | 42,5 | 48,9 |
| A2 Карлик 4в | 11.07 | 23.07 | 274,3 | 300,5 | 10,1 | 0,3 | 0,37 | 0,01 | 15,0 | 16,7 | 42,5 | 48,9 |
| A3 Карлик 4в | 11.07 | 23.07 | 274,3 | 300,5 | 10,1 | 0,3 | 0,37 | 0,01 | 15,0 | 16,7 | 42,5 | 48,9 |
| A5 Карлик 4в | 11.07 | 23.07 | 274,3 | 300,5 | 10,1 | 0,3 | 0,37 | 0,01 | 15,0 | 16,7 | 42,5 | 48,9 |
| A6 Карлик 4в | 11.07 | - | 274,3 | - | 10,1 | - | 0,37 | - | 15,0 | - | 42,5 | - |
| A3 Желтозерное 10 | 18.07 | 20.07 | 262,9 | 316,6 | 31,9 | 0,0 | 1,21 | 0,00 | 9,9 | 17,5 | 64,1 | 49,3 |
| A4 Желтозерное 10 | 17.07 | 20.07 | 263,3 | 316,6 | 31,9 | 0,0 | 1,21 | 0,00 | 10,8 | 17,5 | 60,8 | 49,3 |
| 9Е Желтозерное 10 | 18.07 | 18.07 | 262,9 | 324,5 | 31,9 | 0,9 | 1,21 | 0,03 | 9,9 | 18,2 | 64,1 | 49,1 |
| A2 КВВ 114 | 25.07 | 22.07 | 296,3 | 311,4 | 14,0 | 0,3 | 0,47 | 0,01 | 14,9 | 17,6 | 54,2 | 48,5 |
| A1 Ефремовское 2 | 29.07 | 27.07 | 292,3 | 279,4 | 5,4 | 0,3 | 0,18 | 0,01 | 16,1 | 14,9 | 49,2 | 48,6 |

Таблица 3. Оценка засухоустойчивости ЦМС-линий сорго (Саратов, 2019–2020 гг.)
Table 3. Assessment of drought resistance in sorghum CMS lines (Saratov, 2019–2020)

| ЦМС-линии | Оводненность листьев, % | | Водный дефицит, % | | Средняя потеря воды за 1 ч увядания в сутки, % | | Водоудерживающая способность, % | |
|------------------------------|-------------------------|--------------|-------------------|--------------|--|-------------|---------------------------------|---------------|
| | 2019 | 2020 | 2019 | 2020 | 2019 | 2020 | 2019 | 2020 |
| A2 Тамара | 74,01 m** | 69,04bcd | 9,70 g-j | 8,02 abc | 3,00 n | 2,81 c-f | 69,63 ghi | 75,43 efg |
| A2 КВВ 181 | 73,25 i-m | 70,50c-h | 9,16 f-j | 9,00 a-e | 2,99 mn | 2,90 f-i | 74,72 jk | 62,88 a |
| A1 О-Янг1 | 71,46 fgh | 68,19bcd | 10,50 ij | 8,14 a-d | 2,91 g-j | 2,83 def | 64,50 ef | 67,61 abc |
| A2 Сулзерн | 66,56 ab | 68,72bcd | 11,15 jk | 8,59 a-d | 2,70 b | 2,82 def | 64,11 def | 68,72 abc |
| A2 Восторг | 71,41 fgh | 67,10abc | 7,13 b-g | 10,45 a-f | 2,88 gh | 2,67 b-f | 64,11 def | 69,33 b-e |
| A2 Кремовое | 70,46 def | 71,79d-i | 10,00 hij | 6,69 a | 2,86 fg | 2,89 e-i | 59,19 bc | 72,67 cde |
| 9Е Пищевое 614 | 67,66 b | 66,71abc | 11,18 jk | 13,54 f-i | 2,74 c | 2,70 a-d | 54,85 a | 81,82 hij |
| M35 Пищевое 614 | 70,33 def | - | 8,55 c-j | - | 2,88 g | - | 60,86 cd | - |
| A3 Фетерита 14 | 73,35 j-m | 74,56hi | 4,13 a | 12,56 e-h | 3,00 n | 3,01 ij | 72,93 ij | 64,96 ab |
| A4 КП 70 | 71,85 f-j | - | 5,26 ab | - | 2,93 ijk | - | 57,40 ab | - |
| A3 Желтозерное 10 | 69,34 cd | 66,99abc | 7,31 b-g | 9,99 a-f | 2,80 de | 2,72 a-d | 71,01 hi | 73,01 cde |
| A4 Желтозерное 10 | 65,08 a | 63,16a | 13,09 k | 15,66 hij | 2,57 a | 2,57 a | 67,76 fgh | 72,76 cde |
| 9Е Желтозерное 10 | 69,53 de | 65,79ab | 9,05 d-j | 17,87 j | 2,81 e | 2,64 ab | 67,42 fg | 73,82 c-f |
| A1 Карлик 4в | 71,19 e-h | 75,62i | 9,07 e-j | 14,53 g-j | 2,89 ghi | 3,09 j | 63,37 de | 80,99 gh |
| A2 Карлик 4в | 71,99 f-j | 73,34e-i | 5,93 abc | 11,87 d-g | 2,93 hij | 2,99 hij | 67,09 efg | 75,28 d-g |
| A3 Карлик 4в | 72,53 g-m | 73,35f-i | 5,06 ab | 11,61 b-g | 2,97 k-n | 2,86 d-i | 64,80 ef | 70,53 b-e |
| A5 Карлик 4в | 74,00 lm | 73,53ghi | 5,26 ab | 17,13 ij | 3,01 n | 2,99 g-j | 66,28 efg | 79,32 fgh |
| A6 Карлик 4в | 72,64 h-m | - | 6,89 b-f | - | 2,95 j-n | - | 66,96 efg | - |
| A2 КВВ 114 | 73,72 klm | 70,32c-g | 6,82 b-f | 7,21 a | 2,99mn | 2,71 a-d | 78,63 l | 87,71 j |
| A1 Ефремовское 2 | 70,36 def | 68,43bcd | 15,54 l | 11,73c-g | 2,72 bc | 2,61 ab | 77,42 kl | 87,31 ij |
| Среднее и стандартная ошибка | 71,04 ± 0,55 | 69,83 ± 0,84 | 8,54 ± 0,65 | 11,45 ± 0,83 | 2,88 ± 0,03 | 2,81 ± 0,04 | 66,65 ± 1,39 | 74,3 6 ± 1,73 |
| Коэффициент вариации, % | 3,47 | 4,95 | 34,07 | 29,89 | 4,18 | 5,46 | 9,36 | 9,61 |
| F _{факт.} | 22,36* | 7,95* | 13,36* | 9,42* | 59,88* | 9,98* | 31,94* | 14,35* |
| НСР ₀₅ | 1,53 | 3,67 | 2,35 | 3,34 | 0,05 | 0,14 | 3,26 | 5,65 |

*P > 0,95; **Данные, отмеченные разными буквами, значимо различаются между собой в соответствии с тестом множественных сравнений Дункана
*P > 0,95; **Data followed by the same letter did not differ significantly according to Duncan Multiple Range Test

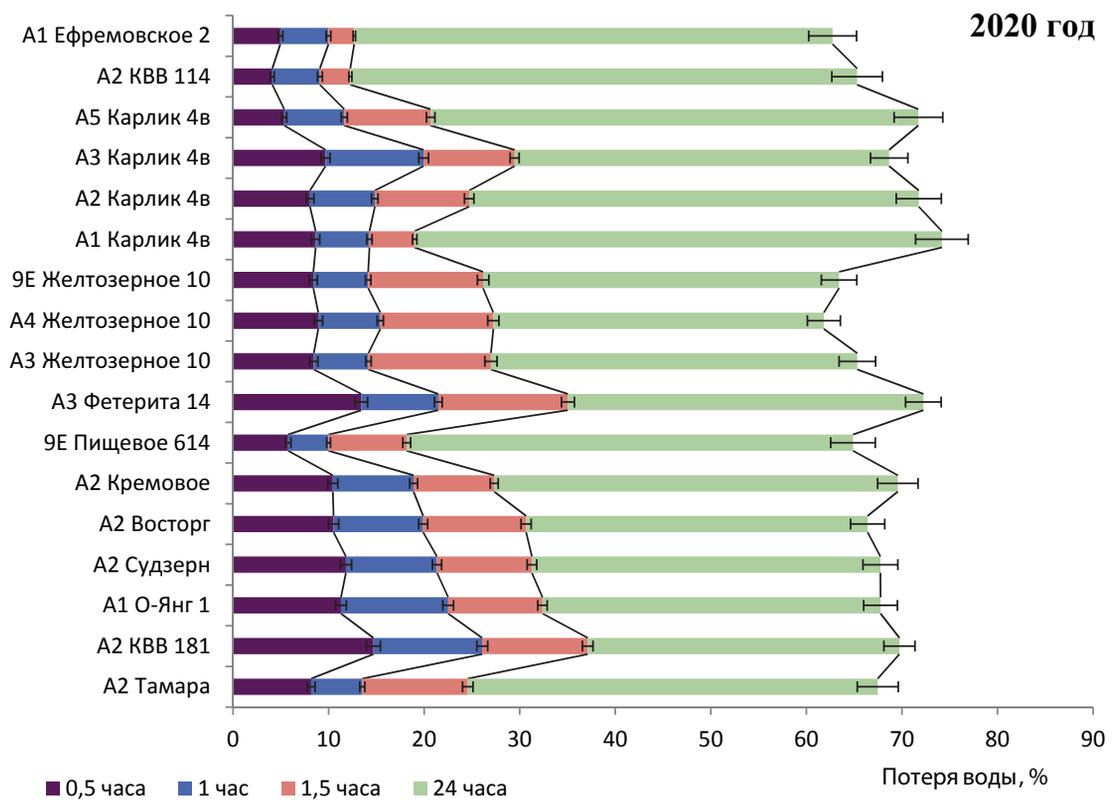
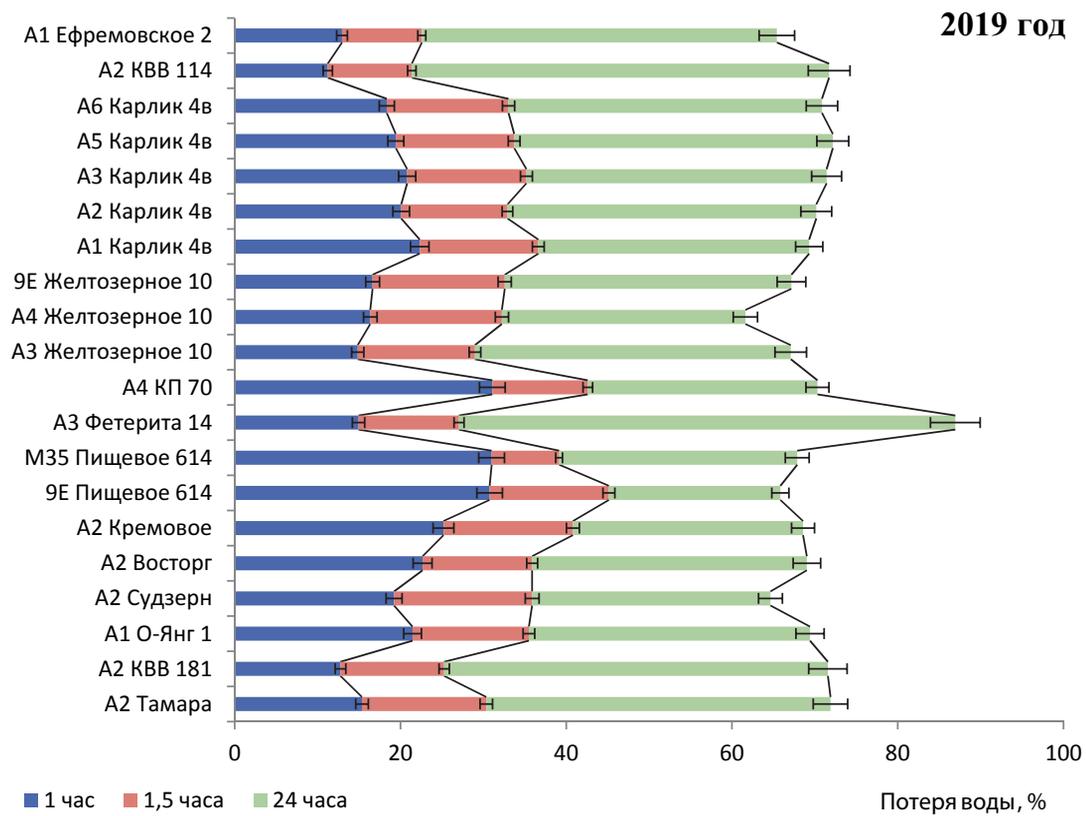


Рисунок. Потеря воды листьями после увядания в динамике (Саратов, 2019–2020 гг.)

Figure. Water loss by leaves after wilting in dynamics (Saratov, 2019–2020)

Сравнительный анализ между линиями с геномом Пищевое 614 на цитоплазмах 9Е и М35-1А, проведенный в 2019 г., выявил положительное влияние последней на засухоустойчивость: показатели оводненности выше на 2,7%, водоудерживающей способности – на 6,0%, а водного дефицита ниже на 2,6%.

Обсуждение

Абиотические стрессоры, в частности засуха, влияют на водные отношения растений на клеточном, тканевом и организменном уровнях, вызывая специфические и неспецифические реакции, повреждения и адаптационные проявления (Beck et al., 2007). Следует отметить, что у сорго засухоустойчивость специфична: есть генотипы с хорошей переносимостью стресса на одной из стадий развития, тогда как в другой фенологический период этот образец может быть восприимчив к засухе (Epen-dack et al., 2018). В наших исследованиях изучение реакции ЦМС-линий на сложившиеся метеорологические условия проводилось в критический период у сорго (фаза «цветение»). Установлена вариабельность стерильных линий по засухоустойчивости. Выявлены ЦМС-линии, у которых высокая степень засухоустойчивости по комплексу параметров проявлялась каждый сезон – А2 КВВ 181, А2 Кремовое, А4 КП 70, А2 КВВ 114. Выделены линии, у которых степень засухоустойчивости значительно различалась в годы с разной влагообеспеченностью во время цветения – А2 Тамара, А1 О-Янг 1, А2 Восторг, А1 Карлик 4в, А2 Карлик 4в, А3 Карлик 4в, А5 Карлик 4в, А6 Карлик 4в. К среднеустойчивым к засухе следует отнести А1 Ефремовское 2, А3 Желтозерное 10, А4 Желтозерное 10, 9Е Желтозерное 10, 9Е Пищевое 614, М35-1А Пищевое 614.

Кроме того, впервые у сорго установлено влияние типа стерильной цитоплазмы сорго на параметры водного режима у изоядерных ЦМС-линий. В изучение включены три набора стерильных линий: с геномами Желтозерное 10, Карлик 4в и Пищевое 614. Наличие изоядерных ЦМС-линий, различающихся только типом стерильности, позволило определить цитоплазматический эффект на физиологические признаки. У линий с геномом Желтозерное 10 наибольший цитоплазматический эффект на засухоустойчивость показала цитоплазма А3 в сравнении с цитоплазмой А4. В подтверждение наибольшего положительного эффекта цитоплазмы А3 на повышение засухоустойчивости можно представить и тот факт, что отношение хлорофиллов к каротиноидам у гибридов на этом типе ЦМС выше, чем у гибридов на цитоплазмах А4 и 9Е (Kibalnik, Elkonin, 2009). Цитоплазма А3 также отличается устойчивым функционированием системы восстановления фертильности в условиях дефицита влажности воздуха (Elkonin et al., 2018). Ранее проведенные исследования по влиянию типа стерильной цитоплазмы на комбинационную способность по хозяйственно ценным признакам установили различия между ЦМС-линиями при выращивании в засушливых условиях: ЦМС-ли-

ния А4 Желтозерное 10 отличалась более низкими эффектами общей комбинационной способности (Elkonin et al., 2018).

Анализ изоядерных ЦМС-линий с геномом Карлик 4в на основе цитоплазм А1, А2, А3, А5, А6 показал различия между ними. Примечательно, что у линии с типом ЦМС А5 в фазу цветения установлена высокая оводненность тканей (74,00%) и среднее испарение воды за 1 час в сутки (3,01%), а также наименьший водный дефицит (5,26%) в сравнении с линией на цитоплазме А1, традиционно используемой в селекции. При изучении пигментного состава в фазу цветения у гибридов F₁, полученных на основе данных ЦМС-линий, отмечено увеличение содержания хлорофиллов на цитоплазме А5 (Kibalnik, Kameneva, 2019). В проведенных ранее исследованиях по накоплению пигментов в листьях у гибридов на основе изоядерных ЦМС-линий с геномом Раннее 7 на цитоплазмах А1, А2, А4, 9Е наименьшее соотношение хлорофиллов к каротиноидам выявлено на цитоплазме А4, что свидетельствует о меньшей засухоустойчивости (Kibalnik, Elkonin, 2009).

Полученные экспериментальные данные свидетельствуют, что стерильная цитоплазма у сорго играет значимую роль в проявлении не только селекционно ценных признаков, но и физиологических параметров водного режима: цитоплазмы А3 и А5 повышают устойчивость растений к температурному и водному стрессам, а цитоплазма А4 ее снижает. Аналогичные результаты цитоплазматических эффектов ЦМС-линий, различающихся только цитоплазмой, на признаки, характеризующие устойчивость к засухе, отмечены у подсолнечника (Tyagi et al., 2018) и аллоплазматических линий пшеницы (Terletskaia et al., 2020). Эти сведения необходимо учитывать в селекции новых гибридов, адаптированных к засушливым условиям региона.

Заключение

В данной работе представлены результаты использования метода диагностики водного режима листьев при оценке сорго на устойчивость к неблагоприятным факторам среды в период цветения растений, достаточно полно отражающей засухоустойчивость культуры. Установлена дифференцированная реакция стерильных линий на температурный и водный стресс. Выделены ЦМС-линии с высокой засухоустойчивостью – А2 КВВ 181, А2 Кремовое, А4 КП 70, А2 КВВ 114. У изоядерных ЦМС-линий выявлено влияние цитоплазмы на следующие параметры водного режима листа: общую оводненность, водный дефицит, среднюю потерю воды через 1 час увядания в сутки, водоудерживающую способность. Цитоплазмы типа А3 и А5 повышают устойчивость растений, а цитоплазма А4 ее снижает. В целом исследование особенностей водного режима стерильных линий сорго показало достаточно высокий уровень их засухоустойчивости при выращивании в засушливых условиях Саратовской области.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства сельского хозяйства РФ и тематического плана ФГБНУ Российского научно-исследовательского и проектно-технологического института сорго и кукурузы (№ 082-00219-21-00).

The work was carried out within the framework of the state task of the Ministry of Agriculture of the Russian Federation and the thematic plan of the Russian Research and Design Technological Institute of Sorghum and Maize (No. 082-00219-21-00).

References / Литература

- Abraha T., Githiri S., Kasili R., Araia W., Nyende A.B. Genetic variation among sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) landraces from Eritrea under post-flowering drought stress conditions. *American Journal of Plant Sciences*. 2015;6(9):1410-1424. DOI: 10.4236/ajps.2015.69141
- Amelework B., Shimelis H., Tongoona P., Laing M. Physiological mechanisms of drought tolerance in sorghum, genetic basis and breeding methods: A review. *African Journal of Agricultural Research*. 2015;10(31):3029-3040. DOI: 10.5897/AJAR2015.9595
- Badigannavar A., Teme N., de Olivera A.C., Li G., Vaksman M., Viana V.E. et al. Physiological, genetic and molecular basis of drought resilience in sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench]. *Indian Journal of Plant Physiology*. 2018;23(4):670-688. DOI: 10.1007/s40502-018-0416-2
- Beck E.H., Fettig S., Knake C., Hartig K., Bhattarai T. Specific and unspecific responses of plants to cold and drought stress. *Journal of Biosciences*. 2007;32(3):501-510. DOI: 10.1007/s12038-007-0049-5
- Blum A., Sullivan C.Y. The comparative drought resistance of landraces of sorghum and millet from dry and humid regions. *Annals of Botany*. 1986;57(6):835-846. DOI: 10.1093/oxfordjournals.aob.a087168
- Chandra-Shekar A.C., Prasanna B.M., Singh B.B., Unnikrishnan K.V., Seetharam A. Effect of cytoplasm and cytoplasm-nuclear interaction on combining ability and heterosis for agronomic traits in pearl millet [*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.]. *Euphytica*. 2007;153(1):15-26. DOI: 10.1007/s10681-006-9194-4
- Chaves M.M., Flexas J., Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*. 2009;103(4):551-560. DOI: 10.1093/aob/mcn125
- Elkonin L., Kibalnik O., Zavalishina A., Gerashchenkov G. Genetic function of cytoplasm in plants with special emphasis on sorghum. In: C. DeJesus, L. Trask (eds). *Chloroplasts and Cytoplasm. Structure and Function*. New York: Nova Science Publishers; 2018. p.97-155.
- Emendack Y., Burke J., Sanchez J., Laza H.E., Hayes C. Agromorphological characterization of diverse sorghum lines for pre- and post-flowering drought tolerance. *Australian Journal of Crop Science*. 2018;12(01):135-150. DOI: 10.21475/ajcs.18.12.01.pne790
- Farooq M., Wahid A., Kobayashi N., Fujita D., Basra S.M.A. Plant drought stress: Effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development*. 2009;29(1):185-212. DOI: 10.1051/agro:2008021
- Frankovskaya M.T., Papazov D.Yu., Ognyahik L.G. The influence of different types of CMS on the productivity of hybrids (Vliyaniye raznykh tipov TsMS na produktivnost gibridov). *Kukuruzna i sorgo = Maize and Sorghum*. 1995;(3):4-5. [in Russian] (Франковская М.Т., Папазов Д.Ю., Огняник Л.Г. Влияние разных типов ЦМС на продуктивность гибридов. *Кукуруза и сорго*. 1995;(3):4-5).
- Ionova E.V. Drought and resistance to drought tolerance of spiked grain (review). *Grain Economy of Russia*. 2011;2(14):37-41. [in Russian] (Ионова Е.В. Засуха и засухоустойчивость зерновых колосовых (обзор). *Зерновое хозяйство России*. 2011;2(14):37-41).
- Kibalnik O.P., Elkonin L.A. Influence of male sterility-inducing cytoplasm types on pigment content in leaves of the F₁ grain sorghum hybrids. *Russian Agricultural Sciences*. 2009;(1):18-21. [in Russian] (Влияние типов стерильных цитоплазм на содержание пигментов в листьях гибридов F₁ зернового сорго. *Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук*. 2009;(1):18-21).
- Kibalnik O.P., Kameneva O.B. Accumulation of chlorophyll in the leaves of sorghum hybrids based on sterility sources A1, A2, A3, A4, A5, A6 (Nakopleniye khlorofilla v listyakh gibridov sorgo na osnove istochnikov sterilnosti A1, A2, A3, A4, A5, A6). In: M.S. Gins (ed.). *Role of physiology and biochemistry in crop introduction and breeding (Rol fiziologii i biokhimii v introduksii i seleksii selskokhozyaystvennykh rasteniy)*. *Proceedings of the V International Scientific and Methodological Conference in 2 vol. Moscow, April 15-19, 2019. Vol. 1. Moscow: RUDN; 2019. p.324-327*. [in Russian] (Кибальник О.П., Каменева О.Б. Накопление хлорофилла в листьях гибридов сорго на основе источников стерильности A1, A2, A3, A4, A5, A6. В кн.: *Роль физиологии и биохимии в интродукции и селекции сельскохозяйственных растений: сборник материалов V Международной научно-методологической конференции в 2 т. Москва, 15-19 апреля 2019 г. Т. 1 / под ред. М.С. Гинса. Москва: РУДН; 2019). С.324-327). DOI: 10.22363/09358-2019-324-327*
- Kochubey A.A., Zaremuk R.S. Study of drought tolerance of hybrid material of home plum in southern Russia. *Agrarian Science*. 2020;(6):94-98. [in Russian] (Кочубей А.А., Заремук Р.Ш. Исследование засухоустойчивости гибридного материала сливы домашней в условиях юга России. *Аграрная наука*. 2020;(6):94-98). DOI: 10.32634/0869-8155-2020-339-6-94-98
- Martynov S.P. Statistical and biometrical genetic analysis in crop production and breeding. AGROS 2.09 software package (Statisticheskiy i biometriko-geneticheskiy analiz v rasteniyevodstve i seleksii. Paket program "AGROS 2.09"). Tver; 1999. [in Russian] (Мартынов С.П. Статистический и биометрико-генетический анализ в растениеводстве и селекции. Пакет программ «AGROS 2.09». Тверь; 1999).
- Puong N., Afolayan G., El Soda M., Stützel H., Wenzel W., Uptmoor R. Genetic dissection of pre-flowering growth and development in *Sorghum bicolor* (L.) Moench under well-watered and drought stress conditions. *Agricultural Sciences*. 2014;5(11):923-934. DOI: 10.4236/as.2014.511100
- Reddy R.S., Patil J.V. Genetic enhancement of rabi sorghum: adapting the Indian Durras. Chennai: Academic Press; 2015.
- Sanchez A.C., Subudhi P.K., Rosenow D.T., Nguyen H.T. Mapping QTLs associated with drought resistance in sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench). *Plant Molecular Biology*. 2002;48(5-6):713-726. DOI: 10.1023/a:1014894130270
- Terletskaia N.V., Shcherban A.B., Nesterov M.A., Perfil'ev R.N., Salina E.A., Altayeva N.A. et al. Drought stress tolerance and photosynthetic activity of alloplasmic lines *T. dicoccum* × *T. aestivum*. *International Journal of Molecular Sciences*. 2020;21(9):3356. DOI: 10.3390/ijms21093356
- Torop A.A., Chaikin V.V., Mamedov R.Z., Filatova I.A. Influence the types of cytoplasmic masculine sterility on winter rye qualities. *Agrarian Science*. 2014;(3):17-18. [in Russian] (Тороп А.А., Чайкин В.В., Мамедов Р.З., Филатова И.А. Влияние типов цитоплазматической мужской стерильности на свойства озимой ржи. *Аграрная наука*. 2014;(3):17-18).
- Tyagi V., Dhillon S.K., Kaushik P., Kaur G., Characterization for drought tolerance and physiological efficiency in novel cytoplasmic male sterile sources of sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Agronomy*. 2018;8(10):232. DOI: 10.3390/agronomy8100232

Udovenko G.V. (ed.) Diagnostics of plant resistance to stress: a methodological guide (Diagnostika ustoychivosti rasteniy k stressovym vozdeystviyam: metodicheskoye rukovodstvo). Leningrad: VIR; 1988. [in Russian] (Диа-

гностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям: методическое руководство / под ред. Г.В. Удовенко. Ленинград: ВИР; 1988).

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Кибальник О.П., Ларина Т.В., Каменева О.Б., Семин Д.С. Оценка засухоустойчивости ЦМС-линий сорго на основе различных источников стерильности. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2021;182(4):9-17. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-4-9-17

Kibalnik O.P., Larina T.V., Kameneva O.B., Semin D.S. Assessment of drought resistance in sorghum CMS lines based on various sterility sources. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2021;182(4):9-17. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-4-9-17

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-4-9-17>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Kibalnik O.P. <https://orcid.org/0000-0002-1808-8974>

Larina T.V. <https://orcid.org/0000-0002-3845-6578>

Kameneva O.B. <https://orcid.org/0000-0003-1583-7711>

Semin D.S. <https://orcid.org/0000-0003-0442-6933>