

Влияние типов цитоплазматической мужской стерильности на содержание хлорофилла в листьях гибридов зернового сорго

О.П. Кибальник¹, Л.А. Эльконин²

¹ Федеральное государственное бюджетное научное учреждение Российский научно-исследовательский и проектно-технологический институт сорго и кукурузы «Россорго», Саратов, Россия

² Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Юго-Востока», Саратов, Россия

Эффективное использование новых типов цитоплазматической мужской стерильности в селекции гетерозисных гибридов сорго невозможно без знания их влияния на основные биологические и хозяйственно ценные признаки растений. Воздействие стерильных цитоплазм типов А3, А4, 9Е и М35-1А на содержание хлорофиллов *a* и *b* в разные фазы развития растений сорго исследовали у гибридов F₁, полученных в результате скрещивания двух наборов изоядерных ЦМС-линий (с геномами Пищевого 614 и Желтозерного 10) с двумя опылителями (Пищевое 35 и Меркурий). Обнаружено, что разные типы ЦМС-индуцирующих цитоплазм различаются между собой по содержанию хлорофиллов, при этом генотипы ЦМС-линии и опылителя влияют на проявление цитоплазматических различий. У гибридов, полученных с использованием ЦМС-линий с геномом Пищевого 614, обнаружено, что стерильная цитоплазма М35-1А повышала содержание хлорофилла *a*, по сравнению с цитоплазмой 9Е. У гибридов, полученных с использованием ЦМС-линий с геномом Желтозерного 10 и опылителя Пищевого 35, стерильная цитоплазма А4 повышала сумму хлорофиллов *a* и *b*, по сравнению с цитоплазмами А3 и 9Е, тогда как у гибридов, полученных при использовании опылителя Меркурий, различия между цитоплазмами не наблюдались. Выявлен эффект гетерозиса по содержанию хлорофиллов *a* и *b* в фазу кущения у гибридов F₁ на основе ЦМС-линий с геномом Пищевого 614 на стерильных цитоплазмах типов М35-1А и 9Е. У гибридов на основе цитоплазмы М35-1А наблюдалось сверхдоминирование общего содержания хлорофиллов: истинный гетерозис превышал аналогичные показатели у гибридов на цитоплазме 9Е на 19,0 %, гипотетический – на 20,6 %. Данные показывают, что привлечение новых типов ЦМС-индуцирующих цитоплазм позволяет создавать гибриды с эффектом гетерозиса по содержанию хлорофилла и может быть использовано для повышения их продуктивности.

Ключевые слова: сорго; гибриды F₁; цитоплазматическая мужская стерильность; изоядерные линии; хлорофилл; гетерозис.

Effect of cytoplasmic male sterility type on chlorophyll content in leaves of grain sorghum hybrids

O.P. Kibalnik¹, L.A. Elkonin²

¹ All-Russia Research Institute for Sorghum and Maize "Rossorgo", Saratov, Russia

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

New types of CMS-inducing cytoplasm cannot be applied to hybrid sorghum breeding without knowledge of their effects on major biological and commercial plant traits. In our studies of F₁ hybrids obtained by crossing of two sets of isonuclear CMS lines (with nuclear genomes of cv. Pishchevoye 614 (P614) and Zhelyozyornoye 10 (Zh10)) to two pollen parents (cv. Pishchevoye 35 (P35) and Mercury), we focused our attention on the effects of A3, A4, 9E, and M35-1A cytoplasm on chlorophyll content at different developmental stages of sorghum plants. It was found that hybrids with different types of male-sterile cytoplasm differed in chlorophyll content, and the genotypes of the CMS line and the pollen parent influenced the manifestation of cytoplasmic differences. In the F₁ hybrids obtained with CMS lines possessing the P614 genome, sterile M35-1A cytoplasm increased chlorophyll *a* content, in comparison to 9E cytoplasm. In the F₁ hybrids obtained with CMS lines with the Zh10 genome and the P35 pollen parent, sterile A4 cytoplasm increased the sum of chlorophyll *a* and *b*, in comparison to A3 and 9E cytoplasm, whereas no differences were recorded in the F₁ hybrids obtained with Mercury. The F₁ hybrids obtained with CMS lines with the P614 genome showed heterosis for total chlorophyll content at the tillering stage. Overdominance of this trait was observed in hybrids with M35-1A cytoplasm; true heterosis exceeded analogous indices in 9E cytoplasm by 19.0 %, and the hypothetical heterosis, by 20.6 %. These data demonstrate that the application of new types of CMS-inducing cytoplasm allows raise of F₁ hybrids with heterosis for chlorophyll content. Thus, such types can be used to increase hybrid productivity.

Key words: grain sorghum, F₁ hybrids, cytoplasmic male sterility, isonuclear lines, chlorophyll, heterosis.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ?

Кибальник О.П., Эльконин Л.А. Влияние типов цитоплазматической мужской стерильности на содержание хлорофилла в листьях гибридов зернового сорго. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2015;19(5):538-544. DOI 10.18699/VJ15.070

HOW TO CITE THIS ARTICLE?

Kibalnik O.P., Elkonin L.A. Effect of cytoplasmic male sterility type on chlorophyll content in leaves of grain sorghum hybrids. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektii – Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2015;19(5): 538-544. DOI 10.18699/VJ15.070

УДК 633.174+631.522:58.083.5

Поступила в редакцию 02.03.2015 г.

Принята к публикации 08.04.2015 г.

© АВТОРЫ, 2015

Формирование фотосинтетического аппарата – сложный процесс, который контролируется тесно взаимодействующими между собой ядерными и цитоплазматическими генетическими системами растительной клетки (Lopez-Juez, Pyke, 2005; Pogson, Albrecht, 2011). Скоординированная экспрессия генов ядра и цитоплазмы достигается путем их внутриклеточных взаимодействий с помощью разнонаправленных механизмов регуляции – антероградной (от ядра к хлоропластам и митохондриям) и ретроградной (от пластид и митохондрий к ядру), обеспечивающей обратную связь между клеточными органеллами и ядром (Fujii et al., 2007; Chi et al., 2013; Blanco et al., 2014). Очевидно, что посредством ретроградных сигналов хлоропласты и митохондрии могут регулировать экспрессию ядерных генов, которые кодируют компоненты фотосистем I и II, а также различных ферментных систем, локализованных в этих органеллах. Важная роль ретроградных пластидных сигналов отмечена и для биосинтеза хлорофилла (Юрина, Одинцова, 2007), накопление которого контролируется ядерным геномом (Eckhardt et al., 2004; Bollivar, 2006; Masuda, Fujita, 2008). Такая 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 (Адрианова, Тарчевский, 2000). Возможность такого влияния необходимо учитывать и использовать в селекции на гетерозис, в частности, при создании линий с цитоплазматической мужской стерильностью (ЦМС), поскольку как митохондриальные, так и хлоропластные геномы различаются у разных стерильных цитоплазм (Frankel et al., 1979; Delorme et al., 1997; Tang et al., 2005; Tanaka et al., 2012; Heng et al., 2014).

В результате гибридизации образцов, относящихся к разным видам и расам рода *Sorghum*, было выявлено большое число разных типов ЦМС-индуцирующих цитоплазм. Эти типы цитоплазм отличаются от цитоплазмы А1 (*milo*), традиционно используемой в селекции сорго, по реакции на тестеры-восстановители фертильности, морфологии и гистологической структуре пыльников, стадии дегенерации пыльцы, структуре митохондриального и хлоропластного геномов (Pring et al., 1995; Reddy et al., 2005). Было показано, что у гибридов F₁ новые типы цитоплазм влияют на проявление некоторых селекционно ценных признаков (Moran et al., 2003; Aruna et al., 2013), однако этот вопрос изучен недостаточно широко.

Ранее нами было показано, что стерильные цитоплазмы типов А2, А4 и 9Е обуславливают значительно более высокое содержание хлорофилла у гибридов F₁ сорго, в сравнении с цитоплазмой А1 (Кибальник, Эльконин, 2009). В данной статье сообщается о различных эффектах новых типов стерильных цитоплазм на содержание хлорофилла у гибридов F₁, при этом впервые приводятся данные, свидетельствующие о влиянии цитоплазмы М35-1А на проявление у сорго гетерозиса по общему содержанию хлорофиллов *a* и *b*.

Материалы и методы

В работе исследовали гибриды F₁, полученные на основе двух наборов аллоплазматических ЦМС-линий зернового сорго (*Sorghum bicolor* (L.) Moench): 1) с ядерным геномом линии Желтозерное 10 на цитоплазмах А3, А4 и 9Е; и 2) с ядерным геномом линии Пищевое 614 на цитоплазмах М35-1А и 9Е. Эти изоядерные линии, имеющие одинаковый ядерный геном, но различающиеся друг от друга типом цитоплазмы, были созданы ранее путем серий беккроссов Желтозерного 10 и Пищевого 614 с ЦМС-линиями А3 Т×398, А4 Т×398, 9Е Т×398, М35-1А, любезно предоставленными доктором К. Шертцем (Texas Agricultural Experimental Station, США), несущими цитоплазмы следующих источников стерильности: А3 (IS1112С), А4 (IS7920С), 9Е (IS17218), М35-1А (Maldandi) (Эльконин и др., 1997; Elkonin et al., 1995, 1997). В данном исследовании использовали растения из семей ВС9 (ЦМС-линии с геномом Пищевого 614) и ВС15 (ЦМС-линии с геномом Желтозерного 10). Опылителями являлись сорта зернового сорго Меркурий и Пищевое 35. Все использованные в опытах опылители и рекуррентные родительские линии поддерживались до начала исследований в условиях строгой изоляции, при которой растения в каждый вегетационный период до начала цветения изолировали пергаментными изоляторами. Родительские формы и гибриды F₁ выращивали на опытном поле ФГБНУ РосНИИСК «Россорго» в трехкратной повторности в 2010 г. Площадь делянки – 7,7 м². Размещение делянок рендомизированное.

Содержание хлорофиллов *a* и *b* определяли спектрофотометрическим методом (Ермаков, 1987) у четвертого снизу листа у трех растений с рядка в фазы кушения и выметывания в трехкратной повторности (с трех рядков, размещенных рендомизированно; всего у каждой линии или гибрида было изучено по 9 растений в каждой фазе онтогенеза). Навеску массой 5 г из свежих листьев растирали в ступке с небольшим количеством ацетона (ОКП263321005404 ТУ6-09-3513-86 ОП-2 ОСЧ 9-5) и песка в присутствии углекислого кальция (ОКП 262112083209 ЧДА ГОСТ 4166-76). Извлечение пигментов проводили небольшими порциями ацетона до обесцвечивания фильтрата. Измеряли объем профильтрованного экстракта. Затем 1 мл профильтрованного экстракта разбавляли ацетоном до 25 мл и у полученного раствора измеряли оптическую плотность на спектрофотометре ПЭ-5300В. Концентрацию (С) пигментов рассчитывали по уравнениям Хольма–Ветшттейна (1–2):

$$C_{\text{хл. } a} = 9,784 \cdot D_{662} - 0,990 \cdot D_{664}, \quad (1)$$

$$C_{\text{хл. } b} = 21,426 \cdot D_{664} - 4,650 \cdot D_{662}, \quad (2)$$

где D_{662} и D_{664} – показания оптической плотности на приборе хлорофилла *a* и *b*.

Содержание пигментов в исследуемом материале с учетом объема вытяжки и навески определяли по формуле (3):

$$A = C \cdot V / (P \cdot 1000), \quad (3)$$

где A – содержание пигмента, мг/г сухого (или сырого) веса; C – концентрация пигмента, мг/л; V – объем вытяжки, мл; P – навеска сухого (или сырого) веса.

Коэффициент фенотипического доминирования (H_p), гипотетический ($G_{гип.}$) и истинный гетерозис ($G_{ист.}$) определяли по формулам (4–6) (Гужов и др., 1999):

$$H_p = (F_1 - P_{ср}) / (P_{л} - P_{ср}), \quad (4)$$

$$G_{ист.} = ((F_1 - P_{л}) / P_{л}) \cdot 100 \%, \quad (5)$$

$$G_{гип.} = ((F_1 - P_{ср}) / P_{ср}) \cdot 100 \%, \quad (6)$$

где F_1 – значение изучаемого признака у гибридов F_1 ; $P_{ср}$ – среднее значение у обеих родительских форм; $P_{л}$ – значение у лучшей родительской формы.

Статистическая обработка результатов исследований выполнена с помощью пакета программ «AGROS 2.09» методом двухфакторного (для родительских форм) и трехфакторного (для гибридов) анализов с использованием критерия множественных сравнений Дункана (Доспехов, 2011).

Результаты и обсуждение

Анализ содержания хлорофиллов a и b выявил значимые различия между гибридами F_1 , полученными на основе разных наборов ЦМС-линий. Гибриды, созданные с использованием ЦМС-линий с геномом Пищевого 614, существенно отличались от гибридов, полученных на основе ЦМС-линий с геномом Желтозерного 10, большим количеством хлорофиллов (табл. 1). Высокое содержание хлорофиллов a (1,35 мг/г) и b (0,41 мг/г), их сумма (1,77 мг/г) и отношение хлорофиллов a к b (4,00) отмечены у гибридов с цитоплазмой М35-1А, наименьшие показатели концентрации хлорофиллов – у гибридов на цитоплазме А3.

Гибриды на основе ЦМС-линий с геномом Пищевого 614

Между гибридами, полученными на основе изоядерных аллоплазматических ЦМС-линий с геномом Пищевого 614, были выявлены значимые различия по количеству хлорофилла a и сумме хлорофиллов. У гибридов с ЦМС-индуцирующей цитоплазмой М35-1А показатели хлорофилла a и суммы пигментов существенно выше, чем у гибридов с цитоплазмой 9Е (1,34 и 1,76 мг/г против 1,14 и 1,52 мг/г соответственно). По количеству хлорофилла b и отношению хлорофиллов a к b гибриды значимо не различались между собой, хотя у гибридов с цитоплазмой 9Е показатели этих признаков были ниже.

Гибриды на основе ЦМС-линий с геномом Желтозерного 10

Гибриды, полученные с использованием ЦМС-линий с геномом Желтозерного 10 на цитоплазмах А3, А4 и 9Е, достоверно не различались по содержанию пигментов и их соотношению. Значения признака «отношение хлорофиллов a к b » варьировали от 2,9 до 4,0. Однако детальный анализ показал, что гибриды с опылителями Меркурием и Пищевым 35 по-разному реагировали на генетически

различные типы стерильных цитоплазм. У гибридов с Пищевым 35 на цитоплазме А4 показатель «суммы хлорофиллов» был значимо выше, чем на цитоплазмах А3 и 9Е (0,97 мг/г против 0,72–0,76 мг/г соответственно). Однако у гибридов с Меркурием различия между цитоплазмами по содержанию хлорофиллов отсутствовали, количество составляло 1,08–1,14 мг/г. Очевидно, что наличие или отсутствие влияния типа цитоплазмы на содержание пигментов у гибридов с одними и теми же материнскими линиями, но разными опылителями является следствием специфического взаимодействия ядерных и цитоплазматических генов.

Ранее нами было отмечено влияние типа ЦМС на содержание хлорофиллов у гибридов F_1 , полученных на основе этого же набора аллоплазматических линий на цитоплазмах А3, А4 и 9Е с сортом Волжское 615 (Кибальник, Эльконин, 2009). Причем эффект типа цитоплазмы наблюдался на стадии кушения: цитоплазма А3 снижала количество зеленых пигментов, а цитоплазма А4 повышала их содержание. Наибольшее количество хлорофиллов в среднем за периоды «всходы–кушение» и «всходы–выметывание» было выявлено у гибрида на цитоплазме 9Е (Кибальник, Эльконин, 2009).

Примечательно, что сами материнские изоядерные линии с разными типами стерильных цитоплазм не различаются между собой по содержанию пигментов (табл. 2). Следовательно, эффект цитоплазмы наблюдается только при ее взаимодействии с ядерным геномом опылителя. В этой связи следует заметить, что у аллоплазматических линий ячменя, несущих цитоплазмы разных дикорастущих форм *Hordeum spontaneum* (W3, W4, W8) и геномы культурных сортов, содержание хлорофиллов a и b значимо варьировало в разных ядерно-цитоплазматических комбинациях (Шимкевич и др., 2006).

Наибольшее количество хлорофиллов у родительских форм и гибридов наблюдалось в фазу кушения, а показатель «отношение хлорофиллов» – в фазу выметывания. У родительских форм существенные различия по содержанию хлорофилла a между фазами отсутствовали, тогда как у гибридов в фазу кушения концентрация хлорофилла a была выше. Сумма хлорофиллов в листьях исходных форм составила 1,19–1,80 мг/г, а отношение хлорофилла a к b – 2,05–3,17. Более высокие показатели хлорофиллов выявлены у сортов-опылителей: у Меркурия – хлорофилла a (1,30 мг/г), у Пищевого 35 – хлорофилла b (0,56 мг/г).

На основании полученных данных у гибридов F_1 с разными типами стерильных цитоплазм была изучена степень проявления гетерозиса по общему содержанию хлорофилла в листьях растений в фазу кушения (табл. 3). Выявлено, что у гибридов на основе ЦМС-линий с геномом Желтозерное 10 доминирование признака «сумма хлорофиллов» отсутствует. Исключение составила комбинация с сортом Пищевое 35 на цитоплазме типа А4, у которой коэффициент фенотипического доминирования (H_p) был равен двум (рис. 1, a , b).

Вместе с тем у гибридов, полученных с использованием ЦМС-линий с геномом Пищевого 614 на стерильных цитоплазмах типов М35-1А и 9Е, обнаружен эффект гетерозиса по содержанию хлорофиллов в фазу кушения.

Таблица 1. Содержание хлорофилла (мг/г) в листьях гибридов F₁ с разными типами стерильных цитоплазм

Тип цитоплазмы (фактор А)	Опылитель (фактор В)	Фаза развития растений (фактор С)	Хлорофиллы				
			<i>a</i>	<i>b</i>	Σab	<i>a/b</i>	
Гибриды на основе ЦМС-линий с геномом Желтозерного 10							
А3	Меркурий	Кущение	1,12 lm	0,54 hij	1,66 m	2,04	
		Выметывание	0,55 cde	0,07 a	0,62 d	7,86	
	Пищевое 35	Кущение	0,87 hij	0,38 b–i	1,25 j	2,23	
		Выметывание	0,14 a	0,05 a	0,19 a	2,80	
Среднее по гибридам с цитоплазмой А3			0,67 a	0,26 a	0,93 a	3,73	
А4	Меркурий	Кущение	0,97 ijk	0,56 ij	1,53 klm	1,73	
		Выметывание	0,56 de	0,08 a	0,64 d	7,00	
	Пищевое 35	Кущение	1,02 klm	0,52 f–j	1,54 lm	1,96	
		Выметывание	0,25 a	0,14 a	0,39 b	1,79	
Среднее по гибридам с цитоплазмой А4			0,71 a	0,32 abc	1,03 a	3,43	
9E	Меркурий	Кущение	1,12 m	0,53 g–j	1,65 m	2,11	
		Выметывание	0,54 bcd	0,07 a	0,61 cd	7,71	
	Пищевое 35	Кущение	0,82 gh	0,42 d–i	1,24 ij	1,95	
		Выметывание	0,19 a	0,08 a	0,27 ab	2,38	
Среднее по гибридам с цитоплазмой 9E			0,68 a	0,28 ab	0,94 a	3,54	
Гибриды на основе ЦМС-линий с геномом Пищевого 614							
M35-1A	Меркурий	Кущение	1,76 q	0,43 e–i	2,19 op	4,09	
		Выметывание	0,98 jkl	0,19 a–e	1,17 hij	5,16	
	Пищевое 35	Кущение	1,76 pq	0,89 k	2,65 q	1,98	
		Выметывание	0,86 hij	0,18 abc	1,04 gh	4,78	
Среднее по гибридам с цитоплазмой M35			1,34 c	0,42 c	1,76 c	4,00	
9E	Меркурий	Кущение	1,46 n	0,41 c–i	1,87 n	3,56	
		Выметывание	0,68 ef	0,21 a–e	0,89 efg	3,24	
	Пищевое 35	Кущение	1,61 o	0,73 jk	2,34 p	2,21	
		Выметывание	0,81 fgh	0,17 abc	0,98 fgh	4,76	
Среднее по гибридам с цитоплазмой 9E			1,14 b	0,38 bc	1,52 b	3,44	
Среднее по гибридам с опылителями							
			Меркурий	0,98 b	0,31	1,28 b	4,45 b
			Пищевое 35	0,83 a	0,36	1,20 a	2,68 a
Среднее по фазам развития растений							
			Кущение	1,27 b	0,53 b	1,80 b	2,38 a
			Выметывание	0,56 a	0,12 a	0,68 a	4,75 b
			F_A	227,5*	3,9*	178,1*	1,1
			F_B	41,6*	1,5	10,4*	11,4*
			F_C	1426,6*	183,5*	1929,5*	19,8*
			F_{AB}	18,6*	4,0*	27,7*	0,6
			F_{AC}	8,9*	0,2	5,3*	0,4
			F_{ABC}	2,8	4,8*	6,0*	2,4

Приведены средние по трем повторностям; данные в столбцах по каждому признаку, обозначенные разными буквами, значительно различаются между собой при $p \leq 0,05$, в соответствии с тестом множественных сравнений Дункана; Σab – сумма хлорофиллов *a* и *b*, мг/г; *a/b* – отношение содержания хлорофиллов *a* к *b*; * $p \leq 0,05$.

Таблица 2. Содержание хлорофиллов (мг/г) в листьях родительских форм

ЦМС-линия ¹ , сорт (фактор А)	Фаза развития растений (фактор В)	Хлорофиллы			
		<i>a</i>	<i>b</i>	Σab	<i>a/b</i>
А3 Желтозерное 10	Кущение	0,90	0,48	1,38	1,88
	Выметывание	0,81	0,19	1,00	4,26
Среднее		0,85 a	0,34	1,19	3,07
А4 Желтозерное 10	Кущение	0,91	0,47	1,38	1,94
	Выметывание	0,90	0,22	1,12	4,09
Среднее		0,90 a	0,35	1,25	3,01
9Е Желтозерное 10	Кущение	0,90	0,47	1,37	1,91
	Выметывание	0,80	0,18	0,98	4,44
Среднее		0,85 a	0,33	1,18	3,17
М35-1А Пищевое 614	Кущение	0,89	0,49	1,38	1,82
	Выметывание	0,79	0,25	1,04	3,16
Среднее		0,84 a	0,37	1,21	2,49
9Е Пищевое 614	Кущение	0,89	0,48	1,37	1,85
	Выметывание	0,80	0,26	1,06	3,08
Среднее		0,84 a	0,37	1,21	2,46
Меркурий	Кущение	1,45	0,41	1,86	3,54
	Выметывание	1,16	0,56	1,73	2,07
Среднее		1,30 b	0,49	1,80	2,80
Пищевое 35	Кущение	0,66	0,83	1,49	0,79
	Выметывание	0,93	0,28	1,21	3,32
Среднее		0,79 a	0,56	1,35	2,05
Среднее по фазам развития растений					
	Кущение	0,94	0,52 b	1,46 b	1,96 a
	Выметывание	0,88	0,28 a	1,16 a	3,49 b
F_A		9,9*	3,2	4,8	0,3
F_B		1,6	47,9*	15,7*	12,4*

¹ Указан тип цитоплазмы и источник ядерного генома. Остальные пояснения см. в табл. 1.

Таблица 3. Проявление гетерозиса (%) у гибридов F₁ по общему содержанию хлорофиллов в листьях в фазу кущения

Комбинации скрещиваний	<i>H_p</i>	$\Gamma_{ист.}$	$\Gamma_{гип.}$
А3 Желтозерное 10 / Меркурий	0,16	-10,96 d	3,07 d
А4 Желтозерное 10 / Меркурий	-0,38	-17,47 b	-5,24 b
9Е Желтозерное 10 / Меркурий	0,16	-11,02 d	2,47 cd
А3 Желтозерное 10 / Пищевое 35	-3,80	-18,25 a	-11,89 ab
А4 Желтозерное 10 / Пищевое 35	2,00	3,36 f	6,94 d
9Е Желтозерное 10 / Пищевое 35	-3,17	-16,78 c	-13,29 a
М35-1А Пищевое 614 / Меркурий	2,38	17,74 g	35,18 f
9Е Пищевое 614 / Меркурий	1,04	0,53 e	15,43 e
М35-1А Пищевое 614 / Пищевое 35	24,2	77,85 i	84,03 h
9Е Пищевое 614 / Пищевое 35	15,2	57,05 h	62,50 g
$F_{факт.}$	-	898,965,3*	301,89*

* $p \leq 0,05$. H_p – коэффициент фенотипического доминирования; $\Gamma_{ист.}$ – истинный гетерозис, %; $\Gamma_{гип.}$ – гипотетический гетерозис, %. Данные в столбцах по каждому признаку, обозначенные разными буквами, значимо различаются между собой при $p \leq 0,05$, в соответствии с тестом множественных сравнений Дункана.

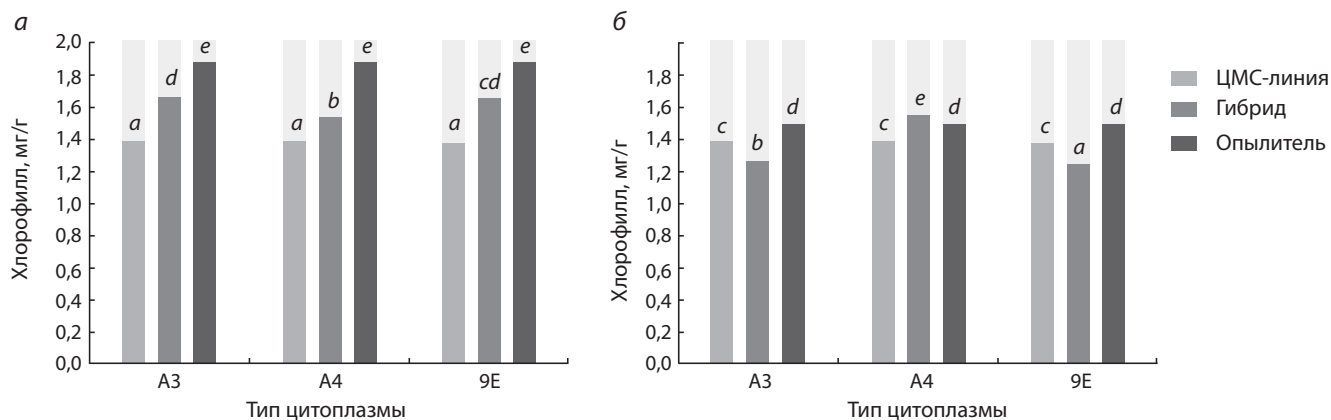


Рис. 1. Сумма хлорофиллов (мг/г) у ЦМС-линий с геномом Желтозерного 10 и типами цитоплазм А3, А4 и 9Е и гибридов F₁ на их основе с сортами Меркурий (а) и Пищевое 35 (б) в фазу кущения.

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

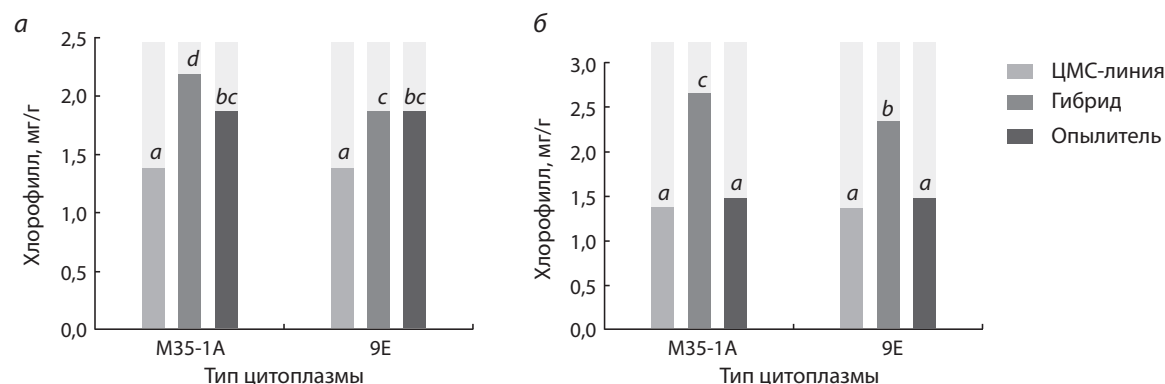


Рис. 2. Сумма хлорофиллов (мг/г) у ЦМС-линий с геномом Пищевого 614 и типами цитоплазм М35-1А и 9Е и гибридов F₁ на их основе с сортами Меркурий (а) и Пищевое 35 (б) в фазу кущения.

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

Во всех комбинациях коэффициент фенотипического доминирования превышал единицу. Наиболее значительное проявление эффекта гетерозиса наблюдалось у гибридов, несущих цитоплазму М35-1А (рис. 2, а, б), при этом в гибридных комбинациях с сортами Меркурий и Пищевое 35 наблюдалось сверхдоминирование (коэффициент фенотипического доминирования составлял 2,38 и 24,2 соответственно). Следует отметить, что у гибридов на цитоплазме М35-1А истинный гетерозис превышал аналогичные показатели у гибридов на цитоплазме 9Е на 19,0 %, а гипотетический – на 20,6 %. По-видимому, стерильная цитоплазма М35-1А генерирует некоторые факторы, которые влияют на функционирование ядерных генов, связанных с проявлением гетерозиса по содержанию хлорофилла у гибридов сорго. В последние годы влияние типа ЦМС на проявление гетерозиса по данному признаку было также описано у африканского проса (Satyavathi et al., 2009; Amiribehzadi et al., 2012) и горчицы сарептской (Chamola et al., 2013).

Таким образом, полученные данные показывают, что генетически различные типы ЦМС-индуцирующих

цитоплазм различаются между собой по количеству хлорофиллов в листьях растений гибридов F₁. Гибриды на стерильных цитоплазмах типов М35-1А и А4 имеют более высокие показатели хлорофилла *a* и суммы хлорофиллов в сравнении с цитоплазмами А3 и 9Е. Эти данные указывают на роль цитоплазматических генов в генетическом контроле содержания хлорофилла. Вместе с тем генотип опылителя также влияет на концентрацию пластидных пигментов, при этом различия между разными гибридными комбинациями с одной и той же ЦМС-линией могут быть значительными, что указывает на наличие специфического взаимодействия ядерных и цитоплазматических генов. Кроме того, нами впервые установлено влияние стерильной цитоплазмы на проявление у сорго гетерозиса по общему содержанию хлорофиллов *a* и *b*. Выделены перспективные комбинации скрещиваний с истинным и гипотетическим гетерозисом по сумме хлорофиллов: М35-1А Пищевое 614/Пищевое 35, М35-1А Пищевое 614/Меркурий, 9Е Пищевое 614/Пищевое 35, А4 Желтозерное 10/Пищевое 35. Данные показывают, что привлечение новых типов ЦМС позволяет получать гибриды

с эффектом гетерозиса по содержанию хлорофилла и, как следствие, может быть использовано для повышения их продуктивности.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант № 13-04-01404.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Адрианова Ю.Е., Тарчевский И.А. Хлорофилл и продуктивность растений. М., 2000.
- Гужов Ю.Л., Фукс А., Валичек П. Селекция и семеноводство культивируемых растений. М., 1999.
- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М., 2011.
- Ермаков А.И. Методы биохимических исследований растений. Л., 1987.
- Кибальник О.П., Эльконин Л.А. Влияние типов стерильных цитоплазм на содержание пигментов в листьях гибридов F₁ зернового сорго. Докл. РАСХН. 2009;1:18-21.
- Шимкевич А.М., Макаров В.Н., Голоенко И.М., Давыденко О.Г. Функциональное состояние фотосинтетического аппарата у аллоплазматических линий ячменя. Экол. генетика. 2006;4(2): 37-42.
- Эльконин Л.А., Кожемякин В.В., Ишин А.Г. Использование новых ЦМС-индуцирующих цитоплазм для создания скороспелых линий сорго с мужской стерильностью. Докл. РАСХН. 1997;2:7-9.
- Юрина Н.П., Одинова М.С. Сигнальные системы растений. Пластидные сигналы и их роль в экспрессии ядерных генов. Физиол. растений. 2007;54(4):485-498.
- Amiri Behzadi A., Satyavathi C., Singh S., Bharadwaj C., Singh M. Estimation of heterosis in diverse cytoplasmic male sterile sources of Pearl millet [*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.]. Ann. Agric. Res. 2012;33(4):220-227.
- Aruna C., Shrotria P.K., Pahuja S.K., Umakanth A.V., Bhat B.V., Devender A.V., Patil J.V. Fodder yield and quality in forage sorghum: scope for improvement through diverse male sterile cytoplasm. Crop Pasture Sci. 2013;63(12):1114-1123. DOI: 10.1071/cp12215
- Blanco N.E., Guinea-Díaz M., Whelan J., Strand A. Interaction between plastid and mitochondrial retrograde signalling pathways during changes to plastid redox status. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 2014;369:1640. DOI: 10.1098/rstb.2013.0231
- Bollivar D.W. Recent advances in chlorophyll biosynthesis. Photosynth. Res. 2006;89(3):1-22. DOI: 10.1007/s11120-006-9076-6
- Chamola R., Balyan H., Bhat S. Effect of alien cytoplasm and fertility restorer genes on agronomic and physiological traits of *Brassica juncea* L. Czern. Plant Breeding. 2013;132(6):681-687. DOI: 10.1111/pbr.12080
- Chi W., Sun X., Zhang L. Intracellular signaling from plastid to nucleus. Annu. Rev. Plant Biology. 2013;64:559-582. DOI: 10.1146/annurev-arplant-050312-120147

- Delorme V., Keen C.L., Rai K.N., Leaver C.J. Cytoplasmic-nuclear male sterility in pearl millet: comparative RFLP and transcript analyses of isonuclear male-sterile lines. Theor. Appl. Genet. 1997;95(5):961-968. DOI: 10.1007/s001220050648
- Eckhardt U., Grimm B., Hörtensteiner S. Recent advances in chlorophyll biosynthesis and breakdown in higher plants. Plant Mol. Biol. 2004;56(1):1-14. DOI: 10.1007/s11103-004-2331-3
- Elkonin L.A., Kozhemyakin V.V., Ishin A.G. Nuclear-cytoplasmic interactions in fertility restoration in sorghum: alternative CMS-inducing cytoplasm. Int. Sorghum Millet Newslett. 1995;36:75-76.
- Elkonin L.A., Kozhemyakin V.V., Ishin A.G. Comparative analysis of restoration of male-sterile (CMS)-inducing cytoplasm A3 and M35-1. Int. Sorghum Millet Newslett. 1997;38:29-30.
- Frankel R., Scowcroft W.R., Whitfield P.R. Chloroplast DNA variation in isonuclear male-sterile lines of Nicotiana. Mol. Gen. Genet. 1979;169:129-135.
- Fujii S., Komatsu S., Toriyama K. Retrograde regulation of nuclear gene expression in CW-CMS of rice. Plant Mol. Biol. 2007;63:405-417. DOI: 10.1007/s11103-006-9097-8
- Heng S., Wei C., Jing B., Wan Z., Wen J., Yi B., Ma C., Tu J., Fu T., Shen J. Comparative analysis of mitochondrial genomes between the *hau* cytoplasmic male sterility (CMS) line and its iso-nuclear maintainer line in *Brassica juncea* to reveal the origin of the CMS-associated gene *orf288*. BMC Genomics. 2014;15:322-334. DOI: 10.1186/1471-2164-15-322
- Lopez-Juez E., Pyke K.A. Plastids unleashed: their development and their integration in plant development. Int. J. Dev. Biol. 2005;49(5/6): 557-577. DOI: 10.1387/ijdb.051997el
- Masuda T., Fujita Y. Regulation and evolution of chlorophyll metabolism. Photochem. Photobiol. Sci. 2008;7(10):131-1149. DOI: 10.1039/b807210h
- Moran J.L., Rooney W.L. Effect of cytoplasm on the agronomic performance of grain Sorghum hybrids. Crop Sci. 2003;43:777-781. DOI: 10.2135/cropsci2003.0777
- Pogson B.J., Albrecht V. Genetic dissection of chloroplast biogenesis and development: an overview. Plant Physiol. 2011;155:1545-1551. DOI: 10.1104/pp.110.170365
- Pring D.R., Tang H.V., Schertz K.F. Cytoplasmic male sterility and organelle DNAs of sorghum. Eds C.S. Levinge, I.K. Vasil. The Molecular Biology of Plant Mitochondria. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1995.
- Reddy B.V.S., Ramesh S., Ortiz R. Genetic and cytoplasmic-nuclear male sterility in Sorghum. Plant Breeding Reviews. Ed. J. Janik. Hoboken, New Jersey: Wiley & Sons, Inc. 2005;25:139-169. DOI: 10.1002/9780470650301.ch6
- Satyavathi C., Begum S., Singh B., Unnikrishnan K., Bharadwaj C. Analysis of diversity among cytoplasmic male sterile sources and their utilization in developing F₁ hybrids in Pearl millet [*Pennisetum glaucum* (R.) Br.]. Indian J. Genet. Plant Breed. 2009;69(4): 352-360.
- Tanaka Y., Tsuda M., Yasumoto K., Yamagishi H., Terachi T. A complete of Ogura-type male-sterile cytoplasm and its comparative analysis with that of normal cytoplasm in radish (*Raphanus sativus* L.). BMC Genomics. 2012;13:352-363. DOI: 10.1186/1471-2164-13-352
- Tang S., Sun Y., Zang H., Gu Y., Lu J., Tian S., Yu B., Gu M. Comparison on the characteristics of the isonuclear alloplasmic CMS lines in japonica Rice. Chines J. Rice Sci. 2005;19(6):521-526.