

СОЗДАНИЕ ЛИНИЙ-ВОССТАНОВИТЕЛЕЙ ФЕРТИЛЬНОСТИ ЦМС ТИПА 9E СОРГО НА ОСНОВЕ ФЕРТИЛЬНЫХ РЕВЕРТАНТОВ, ИНДУЦИРОВАННЫХ УСЛОВИЯМИ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

Л.А. Эльконин, доктор биологических наук, С.Х. Сарсенова

Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Юго-Востока,
410010, Саратов, ул. Тулайкова, 7
E-mail: lelkonin@gmail.com

Создание надежных линий-восстановителей фертильности – важнейшее условие использования цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС) в селекции. ЦМС типа 9E сорго характеризуется нестабильным характером экспрессии генов-восстановителей фертильности, для функционирования которых необходим высокий уровень влагообеспеченности растений в период микроспорогенеза и цветения. С целью создания линий-восстановителей фертильности ЦМС типа 9E потомство тест-кроссов фертильных линий в цитоплазме 9E, полученных в результате реверсий у стерильных гибридов F₁, индуцированных условиями высокой влагообеспеченности, с ЦМС-линиями на цитоплазме 9E выращивали на селективных фонах – при засухе и на делянке с дополнительным поливом, а также в полевых условиях при естественной влагообеспеченности. В большинстве гибридных комбинаций фертильные растения выявлены только при дополнительном поливе в период цветения. Гибриды F₁ с разными ЦМС-линиями на цитоплазме 9E различались по степени восстановления фертильности и реакции на условия влагообеспеченности. В F₂ преобладали фертильные растения; в разных гибридных комбинациях отмечены расщепления 3:1 или 13:3. В результате отбора в условиях засухи фертильных растений из потомства гибридов от скрещивания ЦМС-линии 9E Пищевое 614 и мужски-фертильных ревертантов получены две линии, способные к восстановлению фертильности гибридов F₁ на данной цитоплазме в полевых условиях.

DEVELOPMENT OF LINES-FERTILITY RESTORERS FOR 9E CMS TYPE OF SORGHUM USING ENVIRONMENTALLY-INDUCED FERTILITY REVERTANTS

Elkonin L.A., Sarsenova S.Kh.

Agricultural Research Institute for South-East Regions,
410010, Saratov, ul. Tulaykova, 7
E-mail: lelkonin@gmail.com

Development of reliable lines-fertility restorers is the most important prerequisite for using cytoplasmic male sterility (CMS) in plant breeding. Sorghum 9E type CMS is characterized by the unstable nature of the expression of fertility restoring genes, which require a high level of plant water availability during microsporogenesis and flowering. In order to create reliable male-fertility restoring lines for CMS 9E, the progeny of test crosses of fertile revertant lines in the 9E cytoplasm, which were obtained as a result of reversions in sterile F₁ hybrids induced by high water availability conditions, with CMS lines in this cytoplasm were grown in selective backgrounds - in the dry plots and in the plots with additional watering, and in the field under natural moisture supply. In majority of hybrid combinations, fertile plants were observed only with additional watering during the flowering period. F₁ hybrids with different CMS lines with 9E cytoplasm significantly differed in the degree of fertility restoration and response to water availability conditions. In the F₂ families, fertile plants predominated; in different hybrid combinations, ratio of restored and sterile plants corresponded to 3:1 or 13:3 segregations. Using selection in the drought conditions of fertile plants from the offspring of hybrids from crossing the CMS line 9E Pischevoe 614 with male-fertile revertants, two lines were obtained that were able to restore the fertility of F₁ hybrids in field conditions.

Ключевые слова: цитоплазматическая мужская стерильность, гены-восстановители фертильности, засуха, сорго

Key words: cytoplasmic male sterility, fertility restoring genes, drought, sorghum

Цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС) служит одним из наиболее эффективных инструментов генетики и селекции растений, позволяющим вскрывать особенности взаимодействия ядерных и цитоплазматических генов и использовать явление гетерозиса в промышленных масштабах. Как известно, ЦМС возникает в результате экспрессии определенных локусов митохондриального генома, нарушающих формирование нормально развитых пыльников, или фертильных пыльцевых зерен при отсутствии в ядерном геноме генов-восстановителей мужской фертильности [1, 2]. Поскольку митохондрии являются мишенями для окислительных стрессов [3, 4], тесное взаимодействие ядерных и митохондриальных генов в развитии мужской генеративной сферы у линий и гибридов с ЦМС нередко становится причиной их повышенной чувствительности к действию факторов внешней среды – температуры, почвенной или воздушной засухи. Такая чувствительность к факторам окружающей среды может приводить к нестабильности проявления мужской стерильности или восстановления фертильности и

быть существенной преградой для использования того или иного типа стерильной цитоплазмы в селекции. Влияние температуры на восстановление мужской фертильности описано у кукурузы с ЦМС-S и ЦМС-C типами стерильности [5-8], ЦМС-линий хлопчатника [9, 10], рапа с *nap*- и *pol*-типами ЦМС [11].

Сорго относится к числу важнейших сельскохозяйственных культур, у которых ЦМС широко используют в практических целях. В результате интенсивных исследований у сорго получено большое число разных типов ЦМС, различающихся по механизмам генетического контроля ЦМС и проявлению мужской стерильности [12]. Эти работы имеют большое значение, поскольку новые типы стерильных цитоплазм увеличивают спектр возможных гибридных комбинаций для создания гетерозисных гибридов.

Ранее в результате изучения генетики восстановления фертильности в некоторых типах стерильных цитоплазм сорго, общим свойством которых является нарушение механизма раскрытия пыльников (9E, A₄, M35-1A), мы выявили необычный характер экспрессии

мужской фертильности: гены-восстановители крайне нестабильно функционировали в разные сезоны в одних и тех же гибридных комбинациях F₁, но регулярно проявлялись в самоопыленном потомстве гибридов (F₂, F₃) и при этом слабо экспрессировались в беккроссах этих гибридов с материнскими ЦМС-линиями [13-15]. В ЦМС типа 9Е экспрессия генов-восстановителей в F₁ коррелировала с выпадением осадков и высоким уровнем влажности воздуха в период микроспорогенеза и цветения [13, 15]. Фертильность, индуцированная высоким уровнем влажности, стабильно наследовалась при самоопылении в течение многих поколений, проявляясь как при высоком уровне влагообеспеченности, так и при засухе [15]. MSAP-анализ (анализ амплификационного полиморфизма, чувствительного к метилированию) показал, что у стерильных и фертильных гибридов F₁, выращиваемых в условиях засухи и высокой влагообеспеченности, различается характер метилирования нуклеотидных последовательностей ряда генов (*Mub46*, *ADPG2*), контролирурующих микроспорогенез и раскрытие пыльников [15].

В настоящей работе приведены результаты экспериментов, свидетельствующие о возможности создания на основе полученных ревертантов линий-восстановителей фертильности ЦМС типа 9Е.

Методика. Использовали мужски-фертильные линии (F₅, F₆) в цитоплазме 9Е, созданные на основе реверсий у стерильных гибридов F₁ 9Е Желтозерное 10/КВВ-263, которые были индуцированы условиями высокой влажности воздуха в теплице или на делянке с дополнительным поливом [14, 15]. Тестирование восстановительной способности проводили на стабильных ЦМС-линиях 9Е Желтозерное 10 (9Е Ж10), 9Е Пищевое 614 (9Е П614), 9Е Тх398.

Исследуемые гибриды и родительские линии выращивали на опытном поле при естественном режиме влагообеспеченности, а также на двух селективных фонах: на делянке с дополнительным искусственным поливом, который проводили со стадии трубкавания (каждые 4-5 дней по 9-10 л/м²) («влажная делянка»), и на делянке – «засушнике», где устанавливали стресс засухи. Для этого на делянку в начале стадии трубкавания помещали конструкцию, изготовленную из прозрачного поликарбоната, предотвращавшую попадание атмосферных осадков на растения. Эти делянки были расположены на одном и том же поле на расстоянии 50 м друг от друга. Исследования проводили в 2014-2019 гг.

Для определения уровня мужской фертильности все растения перед цветением изолировали пергаментными изоляторами. В зависимости от уровня завязываемости семян растения классифицировали как стерильные (с) (0% семян), полустерильные (пс) (<40%, как правило, 10-20%) и фертильные (ф) (>40%, как правило, 80-100%). Значимость различия количества фертильных и стерильных растений в разных гибридных популяциях оценивали с помощью сравнения долей по методу Фишера [16]. Анализ расщеплений в популяциях F₂ проводили с использованием критерия χ², при этом осуществляли проверку гипотез моно- и дигенного контроля.

Результаты и обсуждение. Испытание гибридов F₁ на цитоплазме 9Е с семью фертильными линиями, полученными на основе ревертантов, при разных режимах влагообеспеченности показало, что несколько линий (№№28/13, 44/13, 74/13, 222/13) обладают способностью к передаче мужской фертильности через пыльцу (табл. 1). Однако тест-кроссы с многими линиями проявляли сильную зависимость от условий

Табл. 1. Проявление мужской фертильности в тест-кроссах фертильных растений из потомства ревертантов (поколение F₁) с ЦМС-линиями на цитоплазме 9Е (2014 г.)

Гибридная комбинация	Условия выращивания ¹	Число растений, шт.			Происхождение ревертантной линии
		ф	пс	с	
9Е Ж10 × 28/13	Поле	-	-	12	Пс-ревертант №23-212 из влажной делянки (F ₁ 9Е Ж10/КВВ-263)
	Вл	3	14	-	
	Зас	2	7	1	
9Е Тх398 × 28/13	Поле	-	2	5	
	Вл	12	-	-	
	Зас	8	3	-	
9Е Ж10 × 222/13	Поле	-	4	4	
	Вл	3	8	-	
9Е П614 × 222/13	Поле	-	-	9	
	Вл	-	4	1	
9Е П614 × 74/13	Поле	-	8	8	
9Е Тх398 × 74/13	Поле	4	3	1	
9Е Ж10 × 44/13	Поле	-	6	4	Реверсия в теплице у стерильного растения №3-201 из «засушника» (F ₁ 9Е Ж10/КВВ-263)
	Вл	-	4	8	
	Зас	-	1	12	
9Е П614 × 44/13	Поле	-	4	10	
	Вл	-	9	5	
9Е Тх398 × 44/13	Зас	-	12	2	
	Поле	5	6	-	
9Е П614 × 5/13	Вл	13	1	-	
	Зас	10	2	-	
9Е П614 × 6/13	Поле	-	-	6	
9Е П614 × 181/13	Поле	-	10	-	
9Е П614 × 54/13	Вл	-	4	8	Пс-ревертант №1-224 из влажной делянки (F ₁ 9Е Волжское 615/КВВ-263)
9Е П614 × 200/13	Поле	-	1	10	Пс-ревертант №2-224 из влажной делянки (F ₁ 9Е Волжское 615/КВВ-263)
9Е П614 × 16/13	Поле	-	-	12	
Всего по тест-кроссам с разными ЦМС-линиями (%)	Поле	-	3	20	
	Вл	34.6	42.3	23.1	
	Зас	78.3*	21.7	0	
9Е Тх398	Поле	0	39.0	61.0	
	Вл	15.0***	65.0	20.0***	
	Зас	8.7	34.8	56.5**	
9Е Ж10	Поле	0	26.1	73.9	
	Вл	0	73.9	26.1***	
	Зас	0	64.3	35.7	

¹Вл – влажная делянка, зас – «засушник».

* ** Значимо отличается от доли растений того же класса фертильности на влажной делянке (p<0.05, p<0.01) в соответствии с F-критерием.

*** Значимо отличается от доли растений того же класса фертильности в условиях опытного поля (p<0.001) в соответствии с F-критерием.

влагообеспеченности в период цветения: в полевых условиях тест-кроссные гибриды были стерильными или полустерильными, тогда как в условиях делянки с дополнительным поливом доля фертильных растений возрастала, а доля стерильных растений снижалась. В полевых условиях фертильные гибриды наблюдали только в тест-кроссах с ЦМС-линией 9Е Тх398, но не с линиями 9Е Пищевое 614 и 9Е Желтозерное 10. Следует отметить, что, с линией 9Е Пищевое 614 фертильных гибридов не было ни в одном варианте опыта. Таким образом, очевидно, что ядерные геномы разных ЦМС-линий по-разному взаимодействуют с генами-восстановителями ревертантов: линия 9Е Тх398 характеризуется наиболее легким восстановлением фертильности, тогда как линия 9Е Пищевое 614 – наиболее трудным. Гибриды с линией 9Е Пищевое 614 слабо реагировали на изменение условий влагообеспеченности. При этом линии-опылители были полностью фертильными как при выращивании на делянке с дополнительным поливом и в «засушнике», так и в полевых условиях.

Анализ расщепления в потомстве гибридов F₁ с ревертантами показал, что в поколении F₂ преобладают растения с полным или частичным восстановлением мужской фертильности, при этом доля стерильных растений в большинстве комбинаций соответствует моногенному расщеплению 3:1 (табл. 2). Идентичный характер расщепления отмечен у гибридов с разными ЦМС-линиями – 9Е Тх398 и 9Е Желтозерное 10. В то же время соотношение фертильных и стерильных растений в потомстве гибридов с ЦМС-линией 9Е Пи-

щевое 614 в большинстве случаев соответствовало расщеплению 13:3, указывавшему на наличие двух локусов, контролирующих восстановление мужской фертильности, взаимодействующих по типу эпистаза. По-видимому, в генотипе линии 9Е Пищевое 614 присутствует некоторый локус, оказывающий «стерилизующий» эффект, действие которого проявляется в частичном ингибировании экспрессии генов-восстановителей. Возможно, именно по этой причине в F₁ с этой линией во всех скрещиваниях наблюдали не фертильные, а полустерильные гибриды. Необходимо отметить также, что условия выращивания гибридов F₁ не влияли на характер расщепления в F₂: идентичные расщепления были в потомстве как полустерильных, так и фертильных гибридов F₁, выращенных и на делянке с дополнительным поливом, и в «засушнике». Однако условия выращивания семей F₂ в «засушнике» в некоторых случаях модифицировали характер расщепления, увеличивая число стерильных индивидуумов.

Эти данные подтверждают наше предположение о том, что «включенные» в F₁ под действием высокого уровня влагообеспеченности гены-восстановители фертильности функционируют в F₂ как доминантные гены [14, 15], причем такой характер экспрессии отмечен в условиях как высокой влагообеспеченности (делянка с дополнительным поливом), так и засухи («засушник»), естественный режим влагообеспеченности на опытном поле). Возможно, характер метилирования некоторых локусов, участвующих в генетическом контроле развития пыльников и фертильной пыльцы, устанавливаемый под действием режима влагообеспе-

Табл. 2. Расщепление в поколении F₂ у гибридов с ревертантными линиями (2015 г.)

Гибридная комбинация	Условия выращивания F ₁	Уровень фертильности гибрида F ₁	Условия выращивания F ₂	Число растений*, шт.			Соотношение (ф+пс): с	χ ²	Р
				ф	пс	с			
9Е Ж10 × №44/13	Вл	Пс (30%)	Вл	14	6	6	3:1	0.051	0.90-0.75
9Е П614 × №44/13	Вл	Пс (10%)	Поле	32	12	13	13:1	0.616	0.55-0.25
9Е Ж10 × №222/13	Вл	Ф (100%)	Поле	18	11	11	3:1	0.133	0.75-0.50
9Е П614 × №222/13	Вл	Пс (10%)	Поле	34	19	9	13:3	0.730	0.50-0.25
			Вл	17	15	6	13:3	0.219	0.75-0.50
			Зас ¹	17	8	9	13:3	1.330	0.25-0.10
9Е Ж10 × №28/13	Вл	Ф (60%)	Поле	9	10	5	3:1	0.222	0.75-0.50
9Е Ж10 × №28/13	Зас	Пс (20%)	Поле	19	2	6	3:1	0.111	0.75-0.50
9Е Тх398 × №28/13	Вл	Ф (100%)	Поле	36	8	11	3:1	0.733	0.50-0.25
9Е Тх398 × №28/13	Зас	Ф (100%)	Поле	32	12	15	3:1	0.006	>0.95
9Е П614 × №24/13	Поле	Пс (30%)	Вл	41	13	12	13:3	0.014	>0.95
			Зас	30	15	7	13:3	0.955	0.50-0.25
9Е Ж10 × №24/13	Поле	Пс (20%)	Вл	33	8	12	3:1	0.157	0.75-0.50
			Зас	9	8	14	3:1	6.720	0.01-0.005

Примечание. Вл – влажная делянка, зас – «засушник».

Табл. 3. Отбор восстановителей фертильности в потомстве гибридов от скрещивания ЦМС-линии на цитоплазме 9Е с фертильными линиями, созданными на основе ревертантов, индуцированных условиями высокой влагообеспеченности

Поколение	Самоопыление			Тест-кросс				
	семья, условия выращивания	число растений, шт.			гибридная комбинация	число растений, шт.		
		ф	пс	с		ф	пс	с
9Е Пищевое 614 × 222/13¹								
F ₁	190/14, вл	-	3	3				
F ₂	123/15, поле	34	19	9				
F ₃	25/16, поле	16	-	-				
F ₄	110/17, поле	12	-	-	9Е П614×25/16	8	2	4
F ₅	72/18, поле	18	-	-				
F ₆	96/19, поле	24	-	-	9Е П614×72/18	18	2	-
9Е Пищевое 614 × 24/13²								
F ₁	59/14, поле	-	3	6				
F ₂	211/15, вл	41	13	12				
F ₃	212/16, зас	-	2	4				
F ₄	208/17, поле	13	1	-	9Е П614×212/16	5	6	2
F ₇	195/19, поле	15	-	-	9Е П614×212/18	16	2	-

¹222/13 – фертильная линия (F₃) на основе полустерильного ревертанта №23-212/2008, выявленного в гибридной комбинации F₁ 9Е Ж10/КВВ-263 на делянке с искусственным поливом;

²24/13 – фертильная линия (F₃), полученная в результате отбора из потомства фертильного побега, развившегося в теплице у стерильного гибрида №19-212/2009 из гибридной комбинации F₁ 9Е Ж10/КВВ-263 в условиях «засушника» и пересаженной в теплицу.

ценности, как было показано ранее [15], наследуется при самоопылении и способствует их функционированию в следующих поколениях. Кроме того, наличие стерильных растений в семьях F₂ показывает, что в изученных гибридных комбинациях имеет место спорофитный механизм действия генов-восстановителей фертильности.

Учитывая невысокий уровень восстановления мужской фертильности в большинстве гибридных комбинаций F₁ в полевых условиях, была выдвинута гипотеза о необходимости проведения отбора на устойчивость экспрессии генов-восстановителей к действию стресса засухи. В связи с этим потомство гибридов F₁ от скрещивания ревертанта №222/13 с ЦМС-линией 9Е Пищевое 614, полученное в условиях поливной делянки и представляющее собой растения с частичной мужской фертильностью (20-30%), выращивали, начиная с F₂, в засушливых условиях опытного поля для отбо-

ра индивидуумов, которые могут нести генетические факторы, обуславливающие устойчивость мужской генеративной сферы к засухе. Из семьи F₃ (№25/16) было отобрано фертильное растение, которое в тестерном скрещивании с ЦМС-линией 9Е Пищевое 614 дало 57% фертильных гибридов (табл. 3). В результате самоопыления этого растения и отбора в полевых условиях фертильных индивидуумов была получена фертильная линия (F₆) (получившая наименование «Триггер»), которая в тестерном скрещивании с ЦМС-линией 9Е Пищевое 614 дала 90% фертильных гибридов. При этом микроспорогенез и цветение растений тест-кросса 9Е П614 × 72/18 проходило в достаточно засушливых условиях (4.6 мм осадков), что свидетельствует об устойчивости экспрессии генов-восстановителей отцовской линии (№72/18) к условиям засухи.

Аналогично проведена работа с гибридной комбинацией 9Е П614 × 24/13, полученной с другой фертильной линией ревертантного происхождения – №24/13 (табл. 1). Гибрид F₁ (№59/14) с этой линией, выращенный в полевых условиях, дал полустерильные растения (табл. 3). Поколение F₂ выращивали на делянке с дополнительным поливом, тогда как поколение F₃ – в условиях засухи. Растения из поколений F₃ и F₆ были протестированы на способность к восстановлению фертильности гибридов F₁ с ЦМС-линией 9Е Пищевое 614. Тест-кросс с поколением F₃ дал 38,5% фертильных гибридов, тогда как тест-кросс с поколением F₆ – 89% фертильных гибридов.

Таким образом, с помощью отбора фертильных растений в условиях засухи в потомстве гибрида от скрещивания ЦМС-линии на цитоплазме 9Е и мужски-фертильного ревертанта, индуцированного высокой влагообеспеченностью, получены линии-восстановители мужской фертильности, способные к восстановлению фертильности гибридов F₁ на данной цитоплазме при низком уровне влагообеспеченности – главного фактора, лимитирующего восстановление фертильности в ЦМС типа 9Е у сорго. Результаты исследований показывают, что эпигенетические изменения, вызванные действием фактора внешней среды, могут способствовать отбору генетических вариантов, проявляющих устойчивость к данному фактору.

Литература

1. Chen L., Liu Y.-G. Male sterility and fertility restoration in crops // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2014. – V. 65. – P. 579–606.
2. Bohra A., Jha U.C., Adhimoalam P., Bisht D., Singh N.P. Cytoplasmic male sterility (CMS) in hybrid breeding in field crops // *Plant Cell Repts.* – 2016. – V. 35. – P. 967-993. doi: 10.1007/s00299-016-1949-3
3. Jacoby R.P., Li L., Huang S., Lee C.P., Millar A.H., Taylor N.L. Mitochondrial composition, function and stress response in plants // *J. Integr. Plant Biol.* – 2012. – V. 54. – P. 887-906. doi: 10.1111/j.1744-7909.2012.01177.x
4. Liberator K.L., Dukowic-Schulze S., Miller M.E., Chen C., Kianian S.F. The role of mitochondria in plant development and stress tolerance // *Free Radical Biology and Medicine.* – 2016. – V. 100. – P. 238-256.
5. Tracy W.F., Everett H.L., Gracen V.E. Inheritance, environmental effects and partial male fertility in C-type CMS in a maize inbred // *J. Heredity.* – 1991. – V. 82. – P. 343-346.
6. Gabay-Laughnan S., Kuzmin E.V., Monroe J., Roark L., Newton K.J. Characterization of a novel thermo-

- sensitive restorer of fertility for cytoplasmic male sterility in maize // Genetics. – 2009. – V. 182. – P. 91-103.*
7. Weider C., Stamp P., Christov N., Hüsken A., Foueillassar X., Camp K.-H., Munsch M. *Stability of cytoplasmic male sterility in maize under different environmental conditions // Crop Sci. – 2009. – V. 49. – P. 77-84.*
 8. Bückmann H., Thiele K., Schiemann J. *Influence of soil moisture and air temperature on the stability of cytoplasmic male sterility (CMS) in maize (Zea mays L.) // Agricult. Sci. – 2016. – V. 7. – P. 70-81. doi: 10.4236/as.2016.72007*
 9. Sarvella P. *Environmental influences on sterility in cytoplasmic male-sterile cottons // Crop Science. – 1966. – V. 6. – P. 361-364.*
 10. Marshall D.R., Thomson N.J., Nicholls G.H., Patrick C.M. *Effects of temperature and day-length on cytoplasmic male sterility in cotton (Gossypium) // Australian J. Agric. Res. – 1974. – V. 25. – P. 443-447.*
 11. Fan Z.G., Stefansson B.R. *Influence of temperature on sterility of 2 cytoplasmic male-sterility systems in rape (Brassica napus L.) // Canadian J. Plant Sci. – 1986. – V. 66. – P. 221-227.*
 12. Reddy B.V.S., Ramesh S., Ortiz R. *Genetic and cytoplasmic-nuclear male sterility in Sorghum // Plant Breeding Reviews, Vol. 25. J. Janik (Ed.) – Hoboken, New Jersey: Willey & Sons, Inc. 2005. – P.139-169.*
 13. Elkonin L.A., Kozhemyakin V.V., Ishin A.G. *Influence of water availability on fertility restoration of CMS lines with the 'M35', A4 and '9E' CMS-inducing cytoplasms of sorghum // Plant Breeding. – 2005. – V. 134. – P. 565–571.*
 14. Elkonin L.A., Tsvetova M.I. *Heritable effect of plant water availability conditions on restoration of male fertility in the "9E" CMS-inducing cytoplasm of sorghum // Front. Plant Sci. – 2012. – V. 3. – 91. doi: 10.3389/fpls.2012.00091*
 15. Elkonin L.A., Gerashchenkov G.A., Domanina I.V., Rozhnova N.A. *Inheritance of reversions to male fertility in male-sterile sorghum hybrids in the '9E' cytoplasm induced by environmental conditions // Rus. J. Genet. – 2015. – V. 51. – P. 251-261.*
 16. Лакин Г.Ф. *Биометрия. – М.: Высш. школа, 1990. – 352 с.*

Поступила в редакцию 01.07.20
Принята к публикации 15.07.20