

ANNA BILSKA-KOS 

e-mail: a.bilska@ihar.edu.pl

Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin – Państwowy Instytut Badawczy, Zakład Biochemii i Biotechnologii,
Radzików, 05-870 Błonie, Polska

Plant Breeding and Acclimatization Institute – National Research Institute, Department of Biochemistry
and Biotechnology, 05-870 Błonie, Poland

Skutki zimnej wiosny dla tropikalnego sorgo

Effects of cold spring on tropical sorghum

DOI: <https://doi.org/10.12775/KOSMOS.2025.011>

Abstrakt

Sorgo dwubarwne (*Sorghum bicolor* L. Moench), gatunek pochodzący z tropikalnych regionów świata jest często narażone na działania niskich temperatur w klimacie umiarkowanym Europy, w tym w Polsce, szczególnie na początku okresu wegetacyjnego, co ogranicza jego uprawę i wysokość plonów. Jednak z uwagi na zdolność tolerowania długotrwałych niedoborów wody oraz wszechstronne zastosowanie (cele konsumpcyjne, pasza, biogaz), sorgo wydaje się być idealną alternatywą dla innych zbóż (np. kukurydzy) do uprawy na terenach z predyspozycją do występowania suszy. W pracy zostały przedstawione skutki działania niskiej temperatury na wzrost i rozwój sorgo po kątem analizy morfologii, fizjologii, anatomii oraz badań molekularnych. Omówione zostały również konsekwencje chłodu, który wystąpił w stadium młodocianej siewki, w trakcie tzw. „zimnej wiosny” dla późniejszych etapów rozwoju roślin sorgo, będących w fazie kwitnienia i zawiązywania nasion. Dodatkowo zostały nakreślone perspektywy dla hodowców poszukujących nowych źródeł odporności przy tworzeniu odmian sorgo o ulepszonej tolerancji na stres niskiej temperatury.

Słowa kluczowe: *Sorghum bicolor* L. Moench, stres chłodu, reakcja na stres, temperatury suboptymalne, tempo kiełkowania, wschody

Abstract

Sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench), a species originating from tropical regions of the world, is often exposed to cold in the temperate climate of Europe, including Poland, especially at the beginning of season, which limits cultivation and yield. However, due to its ability to tolerate prolonged water shortages and its versatile uses (food, feed, biogas), sorghum appears to be an ideal alternative to other crops for the cultivation in areas where drought is common. This paper presents the effects of cold on the growth and development of sorghum on morphological, physiological, anatomical, and molecular levels. The consequences of the exposure to cold of the juvenile seedling stage, during so-called „cold spring” on later stages of sorghum development, during flowering and seed development, were also discussed. Also, the perspectives for breeders seeking new sources of resistance in creating new sorghum varieties with improved tolerance to low temperature were described.

Key words: chilling stress, emergence, germination rate, *Sorghum bicolor* L. Moench, stress response, sub-optimal temperatures

WSTĘP

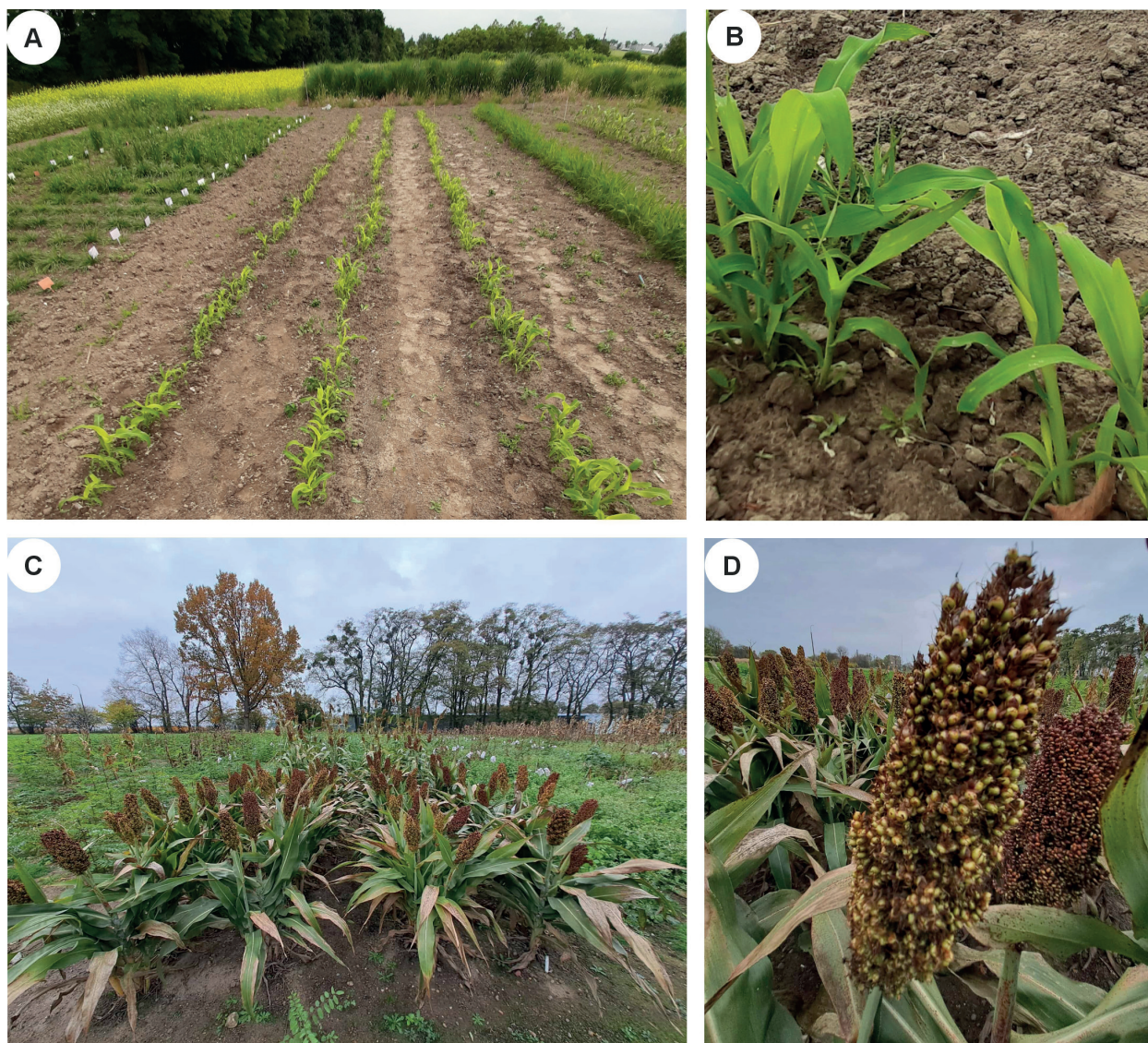
Dzikię formy sorgo były znane człowiekowi już około 7500 p.n.e., co potwierdzają odkrycia archeobotaniczne w Nabta Playa w południowym Egipcie w okolicach granicy z Sudanem (Wasylikowa i Dahlberg 1999). Po udomowieniu na sawannie wschodniego Sudanu, które datuje się na około 4000 p.n.e. (Winchell i in. 2017), uprawa sorgo rozprzestrzeniła się do ponad 100 krajów o różnych warunkach siedliskowych. Obecnie, sorgo, jedno z najważniejszych zbóż po pszenicy, ryżu, kukurydzy i jęczmieniu, uprawiane jest niemal w każdej części świata (oprócz Antarktydy) z przeznaczeniem między innymi na żywność dla ludzi i paszę dla zwierząt, ale również biogaz czy materiał budowlany. Z uwagi na niskie zapotrzebowanie na wodę, sorgo jest obiecującym kandydatem do uprawy na terenach z predyspozycją do występowania długotrwałych okresów suszy, które zdarzają się ze zwiększoną częstotliwością w ostatnich latach. Jednak sorgo, w porównaniu do innych roślin o pochodzeniu z ciepłych regionów świata, np. kukurydzy, jest bardziej wrażliwe na działanie niskich temperatur (Antony i in. 2019), które często występują w klimacie umiarkowanym Europy, w szczególności na początku sezonu wegetacyjnego, w okresie wiosny.

KILKA SŁÓW O (HISTORII) TAKSONOMII I BIOLOGII SORGO

Pierwszy opis sorgo został podany już ok. 60–70 roku naszej ery przez rzymskiego historyka Pliniusza (Venkateswaran i in., 2019). Następnie, w 1753 roku Karol Linneusz opisał sorgo pod nazwą *Holcus*, z którego wyróżnił kilka gatunków. W 1794 roku, niemiecki uczone Konrad Moench ustanowił rodzaj *Sorghum* pod nazwą *Sorghum bicolor* a Clayton (1961) nazwał sorgo uprawne *Sorghum bicolor* (L.) Moench. Obecnie w rodzaju *Sorghum* można wyróżnić 25 gatunków (Dillon i in. 2007), z czego największe znaczenie gospodarcze posiada sorgo dwubarwne (*Sorghum bicolor* L. Moench).

Sorgo dwubarwne jest rośliną jednoroczną, samopylną, należącą do rodziny wiechlinowatych, rodzaju sorgo, osiągające w sprzyjających warunkach 5-metrową wysokość. Z wyglądu przypomina kukurydzę zwyczajną, szczególnie we wczesnych fazach wzrostu, na etapie młodocianej siewki (Ryc. 1A, B). Proces kwitnienia u sorgo trwa około 7–9 dni, kwiatostan nazywany wiechą (Ryc. 1C, D) może wytworzyć do 3000 nasion a kolor ziarna jest specyficzny dla odmiany/rasy. U sorgo, tak jak innych roślin C_4 ¹, np. kukurydzy¹, proces fotosyntezy związany

¹ Nazwa „rośliny C_4 ” pochodzi od czterowęglowego związku – szczawiooctanu, który jest pierwszym trwałym produktem fotosyntezy typu C_4 .



Ryc. 1. Rośliny sorgo w stadium siewki (A, B) oraz w stadium dojrzałych wiech z wykształconymi ziarniakami (C, D). Poletka doświadczalne IHAR-PIB, Radzików, 05-870 Błonie

jest ze specyficzną budową anatomiczną liścia (typ Kranz), w której możemy wyróżnić komórki mezofilu (ang. *Kranz mesophyll cells*) oraz specjalną grupę komórek otaczających wiązkę przewodzącą – pochwę okołowiązkową (ang. *bundle sheath*) (Evert i in. 1996; Ryc. 3B–C). Mechanizm fotosyntezy C_4 charakteryzuje się rozdzieleniem poszczególnych faz pomiędzy dwa typy komórek, mianowicie w komórkach mezofilu zachodzi pierwotne wiązanie CO_2 , natomiast w komórkach pochwy okołowiązkowej dekarboksylacja kwasów organicznych i odtworzenie akceptora. Taki rozdział przestrzenny jest rodzajem adaptacji roślin C_4 do wzrostu w go-

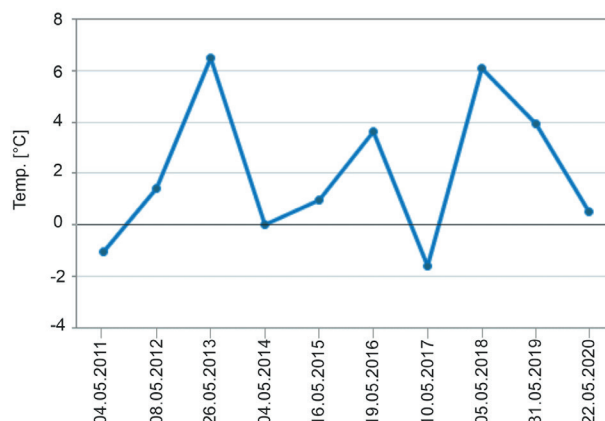
rących i suchych klimatach, umożliwia bowiem „zagęszczanie” CO_2 w komórkach, co zwiększa wydajność enzymów fotosyntetycznych (Rubisco) a zarazem eliminuje niekorzystne zjawisko fotooddychania. Przystosowanie to warunkuje utrzymanie wysokiej wydajności fotosyntezy i co za tym idzie relatywnie „dobry” przyrost biomasy w warunkach deficytu wodnego. Z drugiej strony, rozdział przestrzenny faz fotosyntezy C_4 wymaga sprawnej wymiany metabolitów pomiędzy różnymi typami komórek (sprawnego transportu międzykomórkowego), a jak stwierdzono wcześniej dla kukurydzy, stres niskiej temperatury prowadzi do zmian w „przepusz-

czalności” kanałów transportowych (plazmodesm) i zahamowania procesów transportowych (Bilska i Sowiński 2010).

REAKCJA MŁODYCH SIEWEK SORGO NA STRES CHŁODU

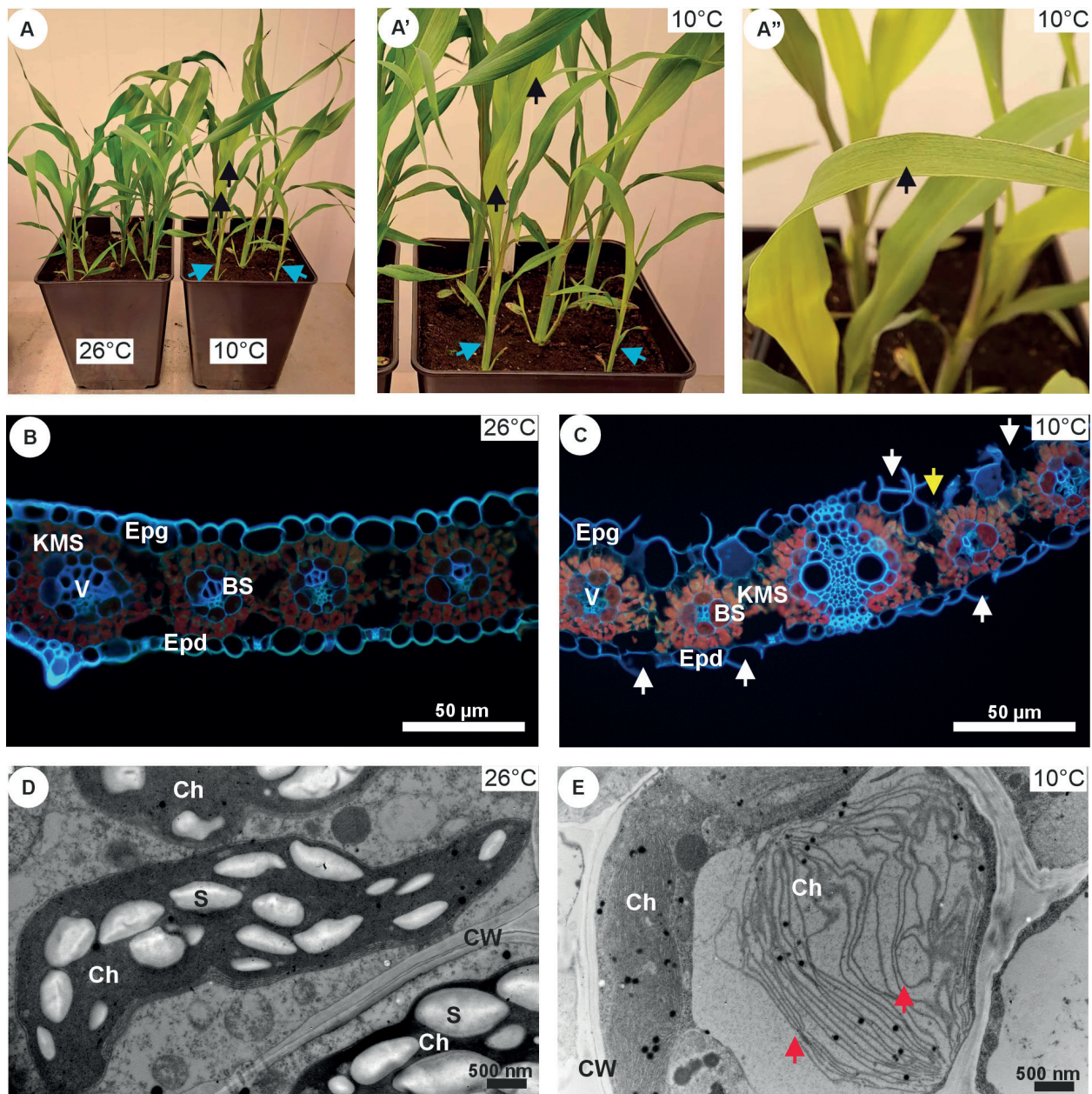
Sorgo, roślina pochodząca z terenów półpustynnych, jest wyjątkowo odporne na długotrwałe okresy suszy i wysoką temperaturę, co daje mu przewagę w utrzymaniu prawidłowego tempa wzrostu w upalne i bezdeszczowe dni w porównaniu do innych zbóż, np. kukurydzy. Jednak, w chłodniejszych regionach świata, m.in. w klimacie umiarkowanym Europy, w tym w Polsce, duże zagrożenie dla uprawy sorgo stanowi niska temperatura. Sukcesy w hodowli sorgo polegające na wytworzeniu nowoczesnych odmian ze skróconym okresem wegetacji, umożliwiającym późniejszy wysiew, nie zawsze gwarantują osiągnięcie stadium rozwojowego roślin zdolnego do wytworzenia nasion do końca sezonu. Dzieje się to dlatego, że o ile można przewidzieć i zapewnić optymalną temperaturę gleby dla kiełkowania sorgo, poprzez relatywny późny wysiew, to jednak zmiany klimatyczne i związane z tym częste epizody nieprzewidywalnych zjawisk pogodowych, m.in. ekstremalnie niskie temperatury zdarzające się już po wschodach roślin (w maju), mogą spowodować znaczne straty w uprawach tego ciepłolubnego gatunku zboża, już na samym początku sezonu wegetacyjnego. Dla przykładu, minimalna temperatura powietrza w Radzikowie (woj. mazowieckie 52°29'N, 20°64'E) jaką zanotowano w maju w latach 2011–2020, oscylowała w zakresie od –1,6°C (!) do +6,5°C, z czego w połowie przypadków, minimum temperaturowe odnotowano w drugiej połowie maja, tj.: w latach 2013, 2015, 2016, 2019 i 2020 (Ryc. 2).

Przyjmuje się, że minimalna temperatura gleby dla kiełkowania sorgo wynosi 10°C (Anda i Pinter 1994). Chłód powoduje znaczne obniżenie tempa kiełkowania, a także może prowadzić do zaburzeń w rozwoju zarodków w nasionach sorgo (Salas Fernandez i in. 2014). Po skielkowaniu, niska temperatura, zarówno tzw. chłód ostry (0–8°C), jak i chłód umiarkowany



Ryc. 2. Minimalna temperatura powietrza zanotowana w maju w latach 2011–2020 w miejscowości Radzików (52°29'N, 20°64'E), woj. mazowieckie. Dane otrzymano ze stacji meteorologicznej Instytutu Hodowli i Aklimatyzacji Roślin – Państwowego Instytutu Badawczego (IHAR-PIB), Radzików, 05-870 Błonie

(10–17°C) powoduje zahamowanie wzrostu roślin korzystających z zasobów energii znajdujących się w nasionach (faza heterotroficzna) oraz znajdujących w fazie autotroficznej, po wykształceniu liści zdolnych do przeprowadzania fotosyntezy (Casto i in. 2021). Interesujące zjawisko zaobserwowali Bekele i in. (2014), a mianowicie dowiedli, że rośliny sorgo są najbardziej wrażliwe na chłód w określonym terminie po wschodach, tj. przeżywalność siewek jest znacząco niższa u roślin traktowanych niską temperaturą (10–13°C) w 4–5 dniu niż u tych chłodzonych w 6–7 dniu po skielkowaniu. Siewki sorgo rozwijające się w warunkach niskiej temperatury charakteryzują się osłabionym tempem wzrostu (Ryc. 3A–A'), co może przejawiać się obniżonym przyrostem suchej masy i związanym z tym zmniejszeniem liczby liści oraz wysokości roślin, jak również zahamowaniem rozwoju systemu korzeniowego (Casto i in. 2021). Bekele i in. (2014) prowadzili fenotypowanie architektury korzeni siewek sorgo rosnących w warunkach niskiej temperatury i wykazali, że stosunek korzeni do pędów, biomasa korzeni i długość korzeni były silnie skorelowane z zawartością chlorofilu w liściach. Ponadto stwierdzono w tej pracy, że długość i biomasa korzeni, które „zda-



Ryc. 3. Przykłady skutków niskiej temperatury u sorgo w makro-, mikro- i nano-skali. Rośliny sorgo rosnące w komorach fitotronowych, w temp. 26°C i 10°C (A, A', A''). Niebieskie strzałki wskazują na siewki o zahamowanym wzroście w warunkach chłodu (A, A'), czarne strzałki wskazują objawy chlorozy (A, A', A''). Obrazy z mikroskopu fluorescencyjnego przedstawiające przekrój poprzeczny przez liść, roślin kontrolnych (niechłodzonych) sorgo (B) i roślin chłodzonych przez 3 dni w temp. 10°C (C). Białe i żółte strzałki wskazują, odpowiednio, na zaburzenia w budowie strukturalnej ściany komórkowej epidermy oraz komórek miękiszu w liściach roślin traktowanych niską temperaturą (C). Sygnał autofluorescencji pochodzi od ściany komórkowej (kolor niebiesko-żółty) oraz chloroplastów (pomarańczowo-brązowy). Obrazy z mikroskopu elektronowego przedstawiające ultrastrukturę chloroplastów w komórkach pochwy okołowiązkowej w liściach roślin kontrolnych (niechłodzonych) sorgo (D) i roślin chłodzonych przez 3 dni w temp. 10°C (E). Czerwone strzałki wskazują na uszkodzenia strukturalne chloroplastów, m.in. zaburzony układ tylakoidów gran, brak błony chloroplastowej. V – wiązka przewodząca, KMS – komórki mezofilu, BS – pochwa okołowiązkowa, Epg – epiderma górna, Epd – epiderma dolna, Ch – chloroplast, CW – ściana komórkowa, S – skrobia. Ryc. 3A, D, E: fot. A. Bilska-Kos; Ryc. 3B-C: fot. K. Maciejak

żyły się” prawidłowo rozwinać w optymalnych warunkach (przed wystąpieniem stresu chłodu) mogą determinować większą przeżywalność siewek w niskich temperaturach. W niskiej temperaturze u sorgo, tak jak u innych ciepłolubnych gatunków roślin dochodzi do zahamowania fotosyntezy (Ortiz i in. 2017), co może być związane z uszkodzeniami w budowie liścia, w którym dochodzi do wystąpienia np. chloroz (Ryc. 3A–A”) oraz zaburzeń w strukturze komórek epidermy i miększu (Ryc. 3B–C), jak również w ultrastrukturze chloroplastów, co często związane jest z degradacją składników błon chloroplastowych (Taylor i Craig 1971; Ryc. 3D–E). W eksperymencie, w którym temperatura w komorze wzrostowej była stopniowo obniżana (w tempie 1°C/godz.) z temperatury optymalnej 27°C do 17°C odnotowano gwałtowny wzrost zawartości reaktywnych form tlenu (ang. *Reactive Oxygen Species*, ROS) w liściach badanych odmian sorgo przy jednoczesnym braku objawów wizualnych skutków stresu (Badiani i in. 1997). Autorzy sugerowali, że obserwowane zjawisko mogło być związane ze specyfiką „szybkiej i bezpośredniej” reakcji na stres oraz uruchomieniem mechanizmów obronnych. W innej pracy, Balota i in. (2010) wykonywali pomiary m.in.: tempa oddychania w zakresie temperatury: 5–30°C, w 12 odmianach sorgo o zróżnicowanym pochodzeniu, gdzie wykazali, że tempo kiełkowania i wydłużania się pędów jest dodatnio skorelowane z pobieraniem tlenu, przy czym odmiany pochodzące z wysoko położonych terenów Etiopii i Rwandy charakteryzowały się najwyższą wartością badanych parametrów a najniższą, odmiany z Egiptu. Antony i in. (2019) analizując wzrost siewek kukurydzy i sorgo w kilku reżimach temperaturowych (11/8°C, 12,5/9,5°C i 14/11°C) zasugerowali, że większa wrażliwość sorgo na stres chłodu wynika z mniejszego, w porównaniu do kukurydzy, rozmiaru nasion. „Większe” nasiona kukurydzy potencjalnie zawierają więcej materiałów zapasowych (skrobi), co stanowi rezerwę dla kiełkowania w warunkach niskiej temperatury. Wybrane przykłady cech analizowanych w roślinach sorgo poddanych działaniu chłodu zostały przedstawione w Tabeli 1.

KONSEKWENCJE „ZIMNEJ WIOSNY” DLA PÓŹNIEJSZYCH ETAPÓW WZROSTU I ROZWOJU SORGO

W klimacie umiarkowanym, młode siewki sorgo są często narażone na działanie niskich temperatur, co generalnie skutkuje opóźnieniem wzrostu oraz fazy kwitnienia a nawet niepłodnością pyłku (Emendack i in. 2021). Ponadto, zahamowanie wzrostu we wczesnych fazach rozwojowych sorgo może mieć późniejszy wpływ na wysokość plonów, ponieważ obniża sumaryczną liczbę dni z optymalnymi warunkami do wzrostu w danym sezonie wegetacyjnym (Casto i in. 2021), przy czym zróżnicowana wysokość plonów może być specyficzna dla danego genotypu, ale również występować w obrębie tej samej plazmy zarodkowej (np.: u genotypów z podwyższoną tolerancją na stres). Stwierdzono na przykład, że w puli genetycznej sorgo stanowiącej źródło odporności na niską temperaturę, u genotypów pochodzących z wyżyn Etiopii, chłód powoduje mniejsze straty w plonach niż u chińskich odmian (Emendack i in. 2021). Z kolei w innej pracy podkreślono, że krótkotrwała ekspozycja na stres chłodu występująca w początkowej fazie rozwoju może tymczasowo zmniejszyć wigor siewki i suchą masę, jak również prowadzić do zakłóceń w procesie fotosyntezy, prawdopodobnie poprzez indukowanie degradacji barwników fotosyntetycznych (chlorofilu), co niekoniecznie będzie powodować obniżenie plonów (Maulana i Tesso 2013). Natomiast długotrwała ekspozycja na niskie temperatury chłodo-wrażliwych odmian sorgo może powodować w niektórych przypadkach całkowity brak kwitnienia i zmniejszenie lub całkowity brak produkcji pyłku (Vera-Hernández i in. 2023).

W celu uniknięcia niskich temperatur występujących na początku sezonu wegetacyjnego, w Stanach Zjednoczonych wysiew sorgo prowadzony jest najczęściej od trzeciego do piątego tygodnia po siewie kukurydzy (Maulana i Tesso 2013). W doświadczeniu prowadzonym na polach Agencji Badawczej Rolnictwa Departamentu Rolnictwa (USDA-ARS, USA) w Teksasie, zastosowano 3 terminy siewu sorgo,

Tab. 1. Wybrane przykłady cech analizowanych w roślinach sorgo poddanych działaniu chłodu oraz warunki traktowania stresem niskiej temperatury

Cecha/cechy	Temperatura (dzień/noc)	Długość okresu chłodu	Referencje
Tempo kielkowania	15/15°C	3, 8, 13 dni	(Tiryaki i Andrews 2001)
Wskaźnik wschodów, wczesny wigor, przyrost masy pędów i korzeni	13/10°C	30 dni	(Rutayisire i in. 2021)
Tempo wzrostu	2/2°C 5/5°C 8/8°C	1, 4, 8 dni	(Ercoli i in. 2004)
Wysokość roślin, liczba liści i pędów	13/10°C	3, 7, 10 dni	(Major i in. 1982)
Tempo fotosyntezy i fluorescencja chlorofilu	15/15°C	7 dni	(Ortiz i in. 2017)
Enzymy antyoksydacyjne Barwniki fotosyntetyczne	17/17°C	5 dni	(Badiani i in. 1997)
Zawartość proliny	5°C	2 dni	(Vera-Hernández i in. 2018)
Ultrastruktura chloroplastów	10/10°C	3 dni	(Taylor i Craig 1971)
S-transferaza glutationu (GST)	14°C	7 dni	(Chopra i in. 2015)
Transportery potasu	4°C	4 godz.	(Anil Kumar i in. 2022)
Czynniki transkrypcyjne typu C2H2 (z domeną palca cynkowego)	4°C	4 godz.	(Cui i in. 2022)
Jądrowy czynnik transkrypcyjny (typ NF-Y)	4°C	4 godz.	(Maheshwari i in. 2019)

tj. w kwietniu: wysiew wczesny ze średnią temperaturą gleby poniżej 16°C, w maju: średnia temp. gleby ok. 20°C oraz w czerwcu: wysiew standardowy, ze średnią temp. gleby ok. 27°C (Emendack i in. 2021). W pracy tej obserwowano znaczące obniżenie wartości badanych parametrów, m.in. dla wigoru, tempa kielkowania czy zawartości chlorofilu dla roślin pochodzących, jak można się spodziewać, z wczesnego wysiewu. Także, rozwój wiechy i proces kwitnienia był znacznie opóźniony u roślin pochodzących z wczesnego wysiewu, co w konsekwencji prowadziło do obniżenia plonu u tej grupy roślin. Z drugiej strony „kontrolowane” przez człowieka opóźnienie wysiewu sorgo, może potencjalnie prowadzić do większego narażenia na suszę i stres wysokiej temperatury w kluczowych etapach rozwoju (kwitnienie i zawiązywanie nasion) oraz podwyższonego ryzyka wystą-

pienia infekcji grzybiczych i zanieczyszczenia ziarna mykotoksynami, jak również braku możliwości wysuszenia ziarna na polu (Casto i in. 2021).

PERSPEKTYWY DLA HODOLI SORGO W CHŁODNIEJSZYCH REJONACH ŚWIATA, POSZUKIWANIE CECH ZWIĄZANYCH Z TOLERANCJĄ NISKIEJ TEMPERATURY U SORGO – WYZWANIA DLA HODOWCÓW

Przypuszcza się, że proces kielkowania i wschody roślin sorgo oraz wczesna faza wzrostu siewek są kontrolowane przez inne zestawy genów (Cisse i Ejeta 2003). Stąd, wydaje się pożądane poszukiwanie cech/genów związanych z tolerancją chłodu w każdej fazie rozwojowej roślin sorgo, chociaż można domniemywać, że najbardziej kluczowe jest utrzymanie tempa

kielkowania i wschodów w niskich temperaturach na początku sezonu wegetacyjnego (Balogh i in. 2010). Franks i in. (2006) analizowali masę korzeni i pędów oraz tempo kielkowania w warunkach niskiej temperatury (12°C) dla chińskich i amerykańskich genotypów sorgo i zaproponowali chińskie odmiany z plazmy Kaoliang jako obiecujące źródło genów tolerancji chłodu u sorgo we wczesnych etapach rozwoju, tj. na etapie kielkowania. Jednak, odmiany te posiadają również niepożądane cechy dla produkcji biomasy, takie jak relatywnie niska wysokość dojrzałych roślin (Knoll i Ejeta 2008). W innej pracy, w północno-chińskich odmianach sorgo (Niu Sheng Zui), tolerancyjnych na stres chłodu wskazano molekularne mechanizmy adaptacji do warunków niskiej temperatury związane z remodelingiem galaktolipidów i fosfolipidów oraz z syntezą fitohormonu tj.: kwasu jasmonowego (Marla i in. 2017). W pracy tej zaproponowano „model chłodo-tolerancji sorgo”, w którym przebudowa lipidów promuje syntezę kwasu jasmonowego, który z kolei wpływa na ekspresję czynnika transkrypcyjnego CBF (ang. *C-repeat binding factor*), co uaktywnia zmiany w produkcji ROS oraz w metabolizmie węglowodanów. Maulana i Tesso (2013) wykazali, że chłód powodował zahamowanie wzrostu we wszystkich testowanych genotypach pochodzenia chińskiego i afrykańskiego, jednak badane cechy wykazywały zróżnicowanie pośród testowanych odmian. Dla przykładu, w chińskiej odmianie Shan Qui Red, tolerancyjnej na chłód odnotowano redukcję suchej masy dla roślin traktowanych niską temperaturą – na poziomie 69% w porównaniu do roślin kontrolnych, natomiast w afrykańskiej linii SRN39, redukcja suchej masy chłodzonych roślin tej odmiany wyniosła aż 92% (Maulana i Tesso 2013). Z kolei, u niektórych odmian sorgo uprawianych na terenach wyżynnych we wschodniej Afryce, proces kwitnienia i dojrzwania nasion zachodzi w niskich temperaturach (w nocy), co sugeruje, że odmiany te mogą również posiadać cechy poprawiające tolerancję na chłód (Maulana i Tesso 2013). W badaniach, gdzie oceniano 40 afrykańskich linii sorgo pod kątem wschodów i wigoru, a także tempa rozwoju pędów i korzeni w stadium

młodocianej siewki wykryto istotne różnice genotypowe dla wszystkich ocenianych parametrów (Rutayisire i in. 2021). Na podstawie otrzymanych wyników, autorzy zidentyfikowali 7 genotypów o najlepszym przystosowaniu do warunków niskiej temperatury i wskazali, że genotypy te mogą stanowić cenne źródło plazmy zarodkowej do wykorzystania w przyszłych programach hodowlanych, jak również wspomóc ekspansję sorgo w górzystych regionach Afryki (Rutayisire i in. 2021).

Przydatnym narzędziem wykorzystywanym w hodowli „odpornościowej” jest identyfikacja locus cechy ilościowej na chromosomach (ang. *Quantitative trait locus*, *QTL*) związanej z tolerancją roślin na dany czynnik stresowy. Do tej pory u sorgo, zidentyfikowano QTL związane między innymi z regulacją tempa kielkowania i rozwojem bryły korzeniowej, a także wczesnym wigorem roślin w warunkach suboptymalnych (Burow i in. 2011, Knoll i Ejeta 2008, Knoll i in. 2008, Parra-Londono i in. 2018), przy czym najbardziej obiecującym wynikiem wydaje się identyfikacja tzw. „hotspotów” (ang. *hotspots*), czyli regionów z „zagęszczeniem” różnych QTL, położonych blisko siebie na chromosomie (Bekele i in. 2014). Dodatkowo, analiza polimorfizmów pojedynczego nukleotydu (ang. *single nucleotide polymorphism*, *SNP*) prowadzona w celu wygenerowania genowo-specyficznych SNP między genotypami sorgo o zróżnicowanym poziomie wrażliwości na chłód, może pomóc w identyfikacji QTL i wspomóc hodowlę tego gatunku pod kątem odporności na niską temperaturę (Chopra i in. 2015). Należy jednak podkreślić, że ze względu na to, że „hodowla molekularna” wymaga relatywnie „dużej puli materiału badawczego” (i co za tymi idzie dużego obszaru zasiewów) oraz na wieloaspektowy mechanizm odpowiedzi sorgo na chłód (są to tzw. cechy wielogenowe), w przypadku prowadzenia wzrostu roślin w warunkach polowych może dochodzić do nieprzewidywalnych interakcji na linii: genotyp-środowisko, co w sposób oczywisty utrudnia interpretację wyników (Burow i in. 2011). Stąd, przy tworzeniu zróżnicowanych pól genetycznych (tzw. „mieszańców o silnym wigorze”), pożądane jest

prorowadzenie dalszych badań „przesiewowych” w warunkach kontrolowanych (szklarnia, komory fitotronowe) w połączeniu z oceną fenotypową w warunkach polowych (Vera-Hernández i in. 2023).

Dodatkowo, programy hodowli hybrydowej powinny koncentrować się na tworzeniu zróżnicowanych pul genetycznych w celu zmaksymalizowaniu heterozji² (Windpassinger i in. 2017)²

Reasumując, „idealna” odmiana sorgo o wysokim indeksie plonowania, odporna na działanie niskiej temperatury powinna się charakteryzować odpowiednim tempem kiełkowania oraz prawidłowym rozwojem bryły korzeniowej w warunkach chłodu (dobrym ukorzeniem się w zimnej glebie), jak również relatywnie szybką „rekonwalescencją” po okresie chłodzenia, zdolną do prawidłowego rozwoju organów generatywnych i reprodukcji. Połączenie tych cech stanowi duże wyzwanie dla hodowców sorgo, jednak biorąc pod uwagę szeroki wachlarz dostępnych odmian stanowiących źródło odporności, wydaje się być możliwe do realizacji w szczególności, przy zastosowaniu kompleksowego podejścia z użyciem zaawansowanych technik analizy genomu, transkryptomu czy proteomu oraz morfo-fizjologicznych badań.

PODZIĘKOWANIA

Nasiona odmian sorgo otrzymano od Dr. Yves Emendack i Dr. Jacobo Sanchez, z Cropping Systems Research Laboratory, Plant Stress and Germplasm Development (USDA-ARS, USA) oraz dr hab. inż. Danuty Martyniak, prof. IHAR-PIB (Radzików).

Badania TEM (z których pochodzą zdjęcia z mikroskopu elektronowego) przeprowadzono w Pracowni Mikroskopii Elektronowej Instytutu im. M. Nenckiego PAN w Warszawie, z uży-

ciem sprzętu zakupionego w ramach projektu finansowanego przez Ministra Nauki i Szkolnictwa Wyższego na podstawie umowy nr 2022/WK/05 (Polski Węzeł Euro-BioImaging „Węzeł Zaawansowanej Mikroskopii Światłnej Polska”).

Praca została sfinansowana przez Narodowe Centrum Nauki, nr projektu: 2022/45/B/NZ9/04086

BIBLIOGRAFIA

- Anda, A., Pinter, L., 1994. Sorghum Germination and Development as Influenced by Soil Temperature and Water Content. *Agron. J.*, 86: 621–624. <https://doi.org/10.2134/agronj1994.00021962008600040008x>
- Anil Kumar, S., Hima Kumari, P., Nagaraju, M., Sudhakar Reddy, P., Durga Dheeraj, T. i in, 2022. Genome-wide identification and multiple abiotic stress transcript profiling of potassium transport gene homologs in *Sorghum bicolor*. *Frontiers in Plant Science*, 13: 10.3389/fpls.2022.965530
- Antony, R.M., Kirkham, M.B., Todd, T.C., Bean, S.R., D. Wilson, J. i in, 2019. Low-temperature tolerance of maize and sorghum seedlings grown under the same environmental conditions. *Journal of Crop Improvement*, 33: 287–305. <https://doi.org/10.1080/15427528.2019.1579139>
- Badiani, M., Paolacci, A.R., Fusari, A., D'Ovidio, R., Scandalios, J.G. i in, 1997. Non-optimal growth temperatures and antioxidants in the leaves of *Sorghum bicolor* (L.) Moench. II. Short-term acclimation. *Journal of Plant Physiology*, 151: 409–421. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(97\)80005-3](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(97)80005-3)
- Balota, M., Payne, W.A., Veeragoni, S.K., Stewart, B.A., Rosenow, D.T., 2010. Respiration and Its Relationship to Germination, Emergence, and Early Growth Under Cool Temperatures in Sorghum. *Crop Science*, 50: 1414–1422. <https://doi.org/10.2135/cropsci2009.08.0448>
- Bekele, W.A., Fiedler, K., Shiringani, A., Schnaubelt, D., Windpassinger, S. i in, 2014. Unravelling the genetic complexity of sorghum seed-

² Heterozja – zjawisko wykorzystywane w hodowli roślin, polegające na zwiększeniu wartości pożądanych cech fenotypowych (wigor, bujność, etc.) pierwszego pokolenia mieszańców (tzw. pokolenia F1) w odniesieniu do linii rodzicielskich.

- ling development under low-temperature conditions. *Plant, Cell & Environment*, 37: 707–723. <https://doi.org/10.1111/pce.12189>
- Bilaska, A., Sowiński, P., 2010. Closure of plasmodesmata in maize (*Zea mays*) at low temperature: a new mechanism for inhibition of photosynthesis. *Annals of Botany*, 106: 675–686. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq169>
- Burow, G., Burke, J.J., Xin, Z., Franks, C.D., 2011. Genetic dissection of early-season cold tolerance in sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench). *Molecular Breeding*, 28: 391–402. <https://doi.org/10.1007/s11032-010-9491-4>
- Casto, A.L., Murphy, K.M., Gehan, M.A., 2021. Coping with cold: Sorghum cold stress from germination to maturity. *Crop Science*, 61: 3894–3907. <https://doi.org/10.1002/csc2.20609>
- Chopra, R., Burow, G., Hayes, C., Emendack, Y., Xin, Z. i in, 2015. Transcriptome profiling and validation of gene based single nucleotide polymorphisms (SNPs) in sorghum genotypes with contrasting responses to cold stress. *BMC Genomics*, 16: 1040. <https://doi.org/10.1186/s12864-015-2268-8>
- Cisse, N.D., Ejeta, G., 2003. Genetic Variation and Relationships among Seedling Vigor Traits in Sorghum. *Crop Science*, 43: 824–828. <https://doi.org/10.2135/cropsci2003.8240>
- Clayton, W.D., 1961. Proposal to conserve the generic name *Sorghum* Moench (Gramineae) versus *Sorghum* Adans (Gramineae). *Taxon*, 10: 242–243. <https://doi.org/10.2307/1216338>
- Cui, H., Chen, J., Liu, M., Zhang, H., Zhang, S. i in, 2022. Genome-Wide Analysis of C2H2 Zinc Finger Gene Family and Its Response to Cold and Drought Stress in Sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench]. *International Journal of Molecular Sciences*, 23: <https://doi.org/10.3390/ijms23105571>
- Dillon, S.L., Lawrence, P.K., Henry, R.J., Price, H.J., 2007. *Sorghum* resolved as a distinct genus based on combined ITS1, *ndhF* and *Adh1* analyses. *Plant Systematics and Evolution*, 268: 29–43. <https://doi.org/10.1007/s00606-007-0571-9>
- Emendack, Y., Sanchez, J., Hayes, C., Nesbitt, M., Laza, H. i in, 2021. Seed-to-seed early-season cold resiliency in sorghum. *Scientific Reports*, 11: 7801. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-87450-1>
- Ercoli, L., Mariotti, M., Masoni, A., Arduini, I., 2004. Growth responses of sorghum plants to chilling temperature and duration of exposure. *European Journal of Agronomy*, 21: 93–103. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(03\)00093-5](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(03)00093-5)
- Evert, R.F., Russin, W.A., Bosabalidis, M., 1996. Anatomical and ultrastructural changes associated with sink-to-source transition in developing maize leaves. *International Journal of Plant Sciences*, 157: 247–261. <https://doi.org/10.1086/297344>
- Franks, C.D., Burow, G., Burke, J., 2006. A Comparison of U.S. and Chinese Sorghum Germplasm for Early Season Cold Tolerance. *Crop Science*, 46: 1371–1376. <https://doi.org/10.2135/cropsci2005.08-0279>
- Knoll, J., Ejeta, G., 2008. Marker-assisted selection for early-season cold tolerance in sorghum: QTL validation across populations and environments. *Theoretical and Applied Genetics*, 116: 541–553. <https://doi.org/10.1007/s00122-007-0689-8>
- Knoll, J., Gunaratna, N., Ejeta, G., 2008. QTL analysis of early-season cold tolerance in sorghum. *Theoretical and Applied Genetics*, 116: 577–587. <https://doi.org/10.1007/s00122-007-0692-0>
- Maheshwari, P., Kummari, D., Palakolanu, S.R., Nagasai Tejaswi, U., Nagaraju, M. i in, 2019. Genome-wide identification and expression profile analysis of nuclear factor Y family genes in *Sorghum bicolor* L. (Moench). *PLOS ONE*, 14: e0222203. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222203>
- Major, D.J., Hamman, W.M., Rood, S.B., 1982. Effects of short-duration chilling temperature exposure on growth and development of sorghum. *Field Crops Research*, 5: 129–136. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(82\)90013-2](https://doi.org/10.1016/0378-4290(82)90013-2)
- Marla, S.R., Shiva, S., Welti, R., Liu, S., Burke, J.J. i in, 2017. Comparative Transcrip-

- tome and Lipidome Analyses Reveal Molecular Chilling Responses in Chilling-Tolerant Sorghums. *The Plant Genome*, 10: plantgenome2017.2003.0025. <https://doi.org/10.3835/plantgenome2017.03.0025>
- Maulana, F., Tesso, T.T., 2013. Cold Temperature Episode at Seedling and Flowering Stages Reduces Growth and Yield Components in Sorghum. *Crop Science*, 53: 564–574. <https://doi.org/10.2135/cropsci2011.12.0649>
- Ortiz, D., Hu, J., Salas Fernandez, M.G., 2017. Genetic architecture of photosynthesis in *Sorghum bicolor* under non-stress and cold stress conditions. *Journal of Experimental Botany*, 68: 4545–4557. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx276>
- Parra-Londono, S., Fiedler, K., Kavka, M., Samans, B., Wieckhorst, S. i in, 2018. Genetic dissection of early-season cold tolerance in sorghum: genome-wide association studies for seedling emergence and survival under field and controlled environment conditions. *Theoretical and Applied Genetics*, 131: 581–595. <https://doi.org/10.1007/s00122-017-3021-2>
- Rutayisire, A., Lubadde, G., Mukayiranga, A., Edema, R., 2021. Response of Sorghum to Cold Stress at Early Developmental Stage. *International Journal of Agronomy*, 2021: 8875205. <https://doi.org/10.1155/2021/8875205>
- Salas Fernandez, M.G., Schoenbaum, G.R., Goggi, A.S., 2014. Novel Germplasm and Screening Methods for Early Cold Tolerance in Sorghum. *Crop Science*, 54: 2631–2638. <https://doi.org/10.2135/cropsci2014.01.0025>
- Taylor, A.O., Craig, A.S., 1971. Plants under Climatic Stress II. Low Temperature, High Light Effects on Chloroplast Ultrastructure. *Plant Physiology*, 47: 719–725. <https://doi.org/10.1104/pp.47.5.719>
- Tiryaki, I., Andrews, D.J., 2001. Germination and Seedling Cold Tolerance in Sorghum. *Agronomy Journal*, 93: 1391–1397. <https://doi.org/10.2134/agronj2001.1391>
- Venkateswaran, K., Sivaraj, N., Pandravada, S.R., Reddy, M.T., Babu, B.S., 2019. Chapter 3 – Classification, Distribution and Biology, w: Aruna C., Visarada K.B.R.S., Bhat B.V., Tonapi V.A. (Red.), *Breeding Sorghum for Diverse End Uses*. Woodhead Publishing, s. 33–60. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-101879-8.00003-6>
- Vera-Hernández, P.F., Mendoza Onofre, L.E., Rosas Cárdenas, F.d.F., 2023. Responses of sorghum to cold stress: A review focused on molecular breeding. *Frontiers in Plant Science*, 14: <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1124335>
- Vera-Hernández, P.F., Ortega-Ramírez, M.A., Martínez Núñez, M., Ruiz-Rivas, M., Rosas-Cárdenas, F.F., 2018. Proline as a probable biomarker of cold stress tolerance in sorghum (*Sorghum bicolor*). *Mexican Journal of Biotechnology*, 3: 77–86. <https://doi.org/10.29267/mxjb.2018.3.3.77>
- Wasylikowa, K., Dahlberg, J., 1999. Sorghum in the Economy of the Early Neolithic Nomadic Tribes at Nabta Playa, Southern Egypt, w: van der Veen M. (Red.), *The Exploitation of Plant Resources in Ancient Africa*. Springer, Boston, MA, s. 11–31. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-6730-8_2
- Winchell, F., Stevens, C.J., Murphy, C., Champion, L., Fuller, D., 2017. Evidence for Sorghum Domestication in Fourth Millennium BC Eastern Sudan: Spikelet Morphology from Ceramic Impressions of the Butana Group. *Current Anthropology*, 58: 673–683. <https://doi.org/10.1086/693898>
- Windpassinger, S., Friedt, W., Deppé, I., Werner, C., Snowdon, R. i in, 2017. Towards Enhancement of Early-Stage Chilling Tolerance and Root Development in Sorghum F1 Hybrids. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 203: 146–160. <https://doi.org/10.1111/jac.12171>

