

Анализ наследования окраски перикарпа и других признаков у гибрида риса Кубояр × Гагат

П. И. Костылев¹✉, Е. В. Краснова¹, А. В. Аксенов¹, Э. С. Балюкова¹

¹ Аграрный научный центр «Донской», Зерноград, Россия

✉E-mail: p-kostylev@mail.ru

Аннотация. Рис может формировать не только белые, но и красные, коричневые и черные зерна. У черного риса перикарп зерна содержит антоциан, обладающий антиоксидантной активностью и полезный для здоровья человека.

Цель работы – изучение наследования черной окраски перикарпа и других качественных признаков у межподвидового гибрида риса Кубояр × Гагат. **Методы.** Исследования проводили на гибридах первого и второго поколения от скрещивания белозерного сорта риса Кубояр с чернозерным сортом Гагат в 2018–2019 гг. в Обособленном подразделении «Пролетарское» Ростовской области. **Научная новизна.** В результате проведенного генетического анализа установлено наследование таких признаков риса, как продолжительность вегетационного периода, окраска цветковых чешуй и перикарпа зерна риса, остистость. **Результаты.** Во втором поколении гибрида оказалось 54 фоточувствительных нецветущих растения и 128 цветущих и созревших, что указывает на взаимодействие в генотипе четырех доминантных генов. Расщепление по окраске перикарпа проходило по тригибридной схеме по типу комплементарности в соотношении черной, коричневой и белой окраски перикарпа 27:21:16. Черная окраска перикарпа формировалась при наличии в генотипе трех доминантных генов Kala1, 3 и 4, коричневая определялась геном Kala4, белая – остальными комбинациями генов. По окраске цветковых чешуй расщепление происходило по дигибридной схеме 9:3:4 (соотношение черных цветковых чешуй, желтых цветковых чешуй с черным апикулюсом, соломенно-желтых цветковых чешуй). Хотя родительские сорта были безостыми, в F₂ появилось 39 остистых форм с тремя комплементарными доминантными генами An-a, An-b, An-c и ингибитором I, остальные 89 растений были безостыми. Отобраны лучшие рекомбинантные формы, сочетающие в себе оптимальные величины растений и метелок и зерно черного цвета, создан исходный материал для практической селекции.

Ключевые слова: рис, сорт, гибрид, перикарп, антоциан, генетический анализ, наследование, признак.

Для цитирования: Костылев П. И., Краснова Е. В., Аксенов А. В., Балюкова Э. С. Анализ наследования окраски перикарпа и других признаков у гибрида риса Кубояр × Гагат // Аграрный вестник Урала. 2020. № 09 (2020). С. 32–41. DOI: 10.32417/1997-4868-2020-200-9-32-41.

Дата поступления статьи: 14.05.2020.

Постановка проблемы (Introduction)

Рис является важнейшей зерновой культурой в мире. Большую часть потребляемого риса составляет белый, хотя существует много сортов риса, содержащих цветные пигменты, такие как красный и черный. Черный рис имеет высокое содержание антоцианов в слое перикарпа, что дает темно-фиолетовый пигмент [1, Р. 211]. Цветной рис обладает потенциалом в качестве источника антиоксидантов, которые снижают холестерин в крови, предотвращают анемию, повышают сопротивляемость организма болезням, предотвращают нарушение функции почек, печени, сердца, сосудов, замедляют старение. Черный рис также содержит больше белка, витаминов и минералов, чем белый, богат железом, цинком, марганцем и фосфором [2, Р. 1421].

Изучение наследования окраски околоплодника черного риса было проведено многими учеными [3, Р. 24], [4, Р. 727], [5, Р. 6], [6, Р. 4335], [7, Р. 383], [8, Р. 513]. Они установили, что черная окраска перикарпа контролируется двумя генами: А (Рр) на хромосоме 1 и В (Рb) на хромосоме 4. Сочетание двух доминантных компонен-

тарных генов Рb и Рр дает фиолетовую окраску, Рb и рр – коричневую, остальные комбинации – белую.

Японские ученые нашли третий ген Kala3 в хромосоме 3, который тоже связан с черной пигментацией перикарпа [9, Р. 134]. Они показали, что три локуса совместно дают черный цвет и назвали их ключевыми генами антоциановой окраски (Kala1, Kala3 и Kala4) (рис. 1). Синонимы Kala1 – А, или Рр, Kala4 – В, или Рb, Kala3 – Rc.

Как видно из рис. 1, только растения, несущие доминантные аллели Kala во всех трех локусах, формируют черные зерна. Коричневые зерна были у растений с аллелем Kala4. У растений, несущих рецессивные аллели Kala4, зерна были белыми независимо от других генов [9, Р. 135]. Т. Oikawa с соавторами показали, что признак черного зерна появился от эктопической экспрессии гена Kala4 из-за перестройки в области промотора. Гены Rc и Kala4 активируют гены биосинтеза флавонола для получения пигментов [10, Р. 2401].

Цветковые чешуи риса могут быть фиолетового, коричневого или красного цвета из-за накопления флавоноидов. Генетическая модель предполагает, что окраска зависит от трех различных генов:

- 1) ген С (хромоген), продуцирующий цвет;
- 2) ген А – активатор биосинтеза антоцианов;
- 3) тканеспецифичный ген пигментации S [11, Р. 2].

Sun X. С соавторами предложили модель взаимодействия генов C–S–A, в которой ген C1 кодирует фактор транскрипции R2R3-MYB и продуцирует окраску, а ген S1 кодирует белок bHLH, который специфично функционирует в тканях. Ген C1 взаимодействует с геном S и активирует экспрессию гена A1, который кодирует дигидрофлавонолредуктазу. Авторы локализовали ген A1 на хромосоме 1, ген S1 – на хромосоме 4, ген C1 – на хромосоме 6 [12, Р. 1485]. При этом фиолетовые чешуи формируются у растений с генотипом CSA, коричневые – CSa, с окрашенным кончиком – Csa, CSa, CsA, соломенно-желтые – с остальными сочетаниями аллелей (рис. 2).

Таким образом, в модели C–S–A ген C1 работает как переключатель в управлении синтезом пигментов; он вызывает коричневый цвет самостоятельно, но в сочетании с геном A1 дает фиолетовый цвет. Кроме того, черные и коричневые чешуи требуют функционального гена S1, без которого эти два цвета встречаются только в апикулюсе.

Для условий Ростовской области нужны сорта, которые гарантированно вызревают. Время цветения (дата выметывания) является основным фактором региональной и сезонной адаптации возделываемого риса. Сорта риса значительно варьируют по дате выметывания и фотопериодической реакции, что указывает на наличие многих генов этих признаков.

Десятки генов были нанесены на генетическую карту. Восемнадцать QTL (Hd1–Hd18) были обнаружены в различных гибридных популяциях от скрещиваний между контрастно различающимися сортами. Первый клонированный ген цветения Hd1 является бифункциональным регулятором, который способствует цветению в короткие дни и задерживает цветение в длинные дни. Hd2 и Hd4 также задерживают цветение при длинном дне. Hd3a

кодирует один из сигналов цветения у риса, Hd3b является компонентом циркадных часов. Были идентифицированы и клонированы дополнительные QTL-даты выметывания, такие как Ehd1, DTH2 и Ehd4 [13, Р. 489].

В Японии провели немало исследований по генетике продолжительности вегетационного периода и выявили разные гены, ответственные за время выметывания, в частности E1, E2, E3, Lm, E и Ef2. Yano M., Izawa T. показали, что этот признак контролируется более чем 15 локусами. Гены Hd1 и Ehd1 ускоряют выметывание в условиях короткого дня (КД) и тормозят в условиях длинного дня (ДД). Ген Hd3a – индуктор цветения при КД. Гены Hd5, Hd6 и Lhd4 ингибируют этот процесс в условиях ДД. Комбинация аллелей этих генов с потерей или усилением функций в определенных локусах генерирует широкий диапазон непрерывной изменчивости в сроках цветения у риса [14, Р. 177].

Китайские ученые показали, что у риса, кроме генов чувствительности к фотопериоду E1, E3, Se-1n и нейтральности Se-1e, имеются также рецессивные ингибиторы генов i-E1 и i-Se-1. Поэтому дата выметывания гибридного риса является результатом взаимодействия между генами чувствительности к фотопериоду и их ингибиторами от родителей [15, Р. 804], [16, Р. 5388], [17, Р. 3].

В работе итальянских ученых установлено, что чувствительность к длине дня доминирует над фотонейтральностью и определяется комплементарным взаимодействием генов. Они выявили генетические вариации сортов риса, хорошо адаптированных к европейским условиям, и выделили отдельные варианты репрессора гена чувствительности к длине дня HEADING DATE 1 (Hd1), которые нарушают его экспрессию или функцию белка. Искусственный отбор локально благоприятствует рецессивному варианту Hd1, неспособному вызывать фоточувствительность. Мутационные изменения ДНК вызывают нефункциональность этого гена [18].

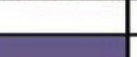
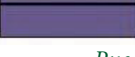
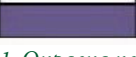
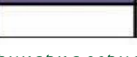
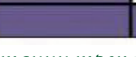
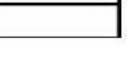
Окраска перикарпа		Черная	Коричневая			Белая			
Генотип	Kala4								
	Kala1								
	Kala3								

Рис. 1. Окраска перикарпа зерна риса при сочетании трех локусов [9]

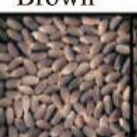
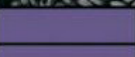
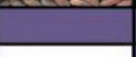
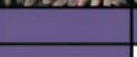
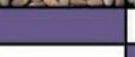
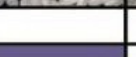
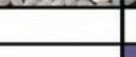
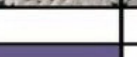
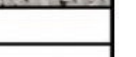
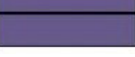
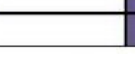
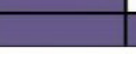
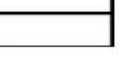
Grain color		Black	Brown			White			
Genotypes	Kala4								
	Kala1								
	Kala3								

Fig. 1. Rice grain pericarp color with a combination of three loci [9]

Фено-тип	Цвет чешуй	Соломенно-желтые				Коричневые		Черные	
						Кончик	Чешуи	Кончик	Чешуи
									
Гено-тип	C1								
	S1								
	A1								

Соотношение: 1 3 3 9 3 9 9 27

Рис. 2. Генетическая модель окраски цветковых чешуй риса при сочетании трех локусов: C1, S1 и A1. Зеленые прямоугольники показывают функциональные аллели; белые – нефункциональные [12]

Pheno-type	Hull color	Straw-white				Brown		Purple	
						Apiculus	Hull	Apiculus	Hull
									
Geno-type	C1								
	S1								
	A1								

Ratio: 1 3 3 9 3 9 9 27

Fig. 2. Genetic model for hull pigmentation of rice with a combination of three loci: C1, S1 and A1. Green boxes indicate functional alleles; white boxes indicate non-functional alleles [12]

По данным Andres F. с соавторами, чувствительность к длине светового дня определяется четырьмя генами. Ген *SE5* кодирует фермент, участвующий в биосинтезе фитохрома и формирует фотопериодическую чувствительность посредством регуляции генов *Hd1*, *Hd3a* и *Ehd1* [19, Р. 681].

Во ВНИИ риса уже выведены сорта риса с черным перикарпом, такие как Мавр, Гагат, Южная ночь [20, С. 9]. В Аграрном научном центре подобные исследования начаты недавно [21, С. 30], поэтому генетический анализ этого и других признаков у гибридов сортов с белым и черным зерном является актуальным.

Цель работы – изучение наследования черной окраски перикарпа и других качественных признаков у межподвидового гибрида риса Кубояр × Гагат.

Методология и методы исследований (Methods)

Материалом исследования послужили гибридные растения первого и второго поколения от скрещивания сортов Кубояр и Гагат.

Сорт Кубояр – селекции АНЦ «Донской». Подвид *ja-ponica*, разновидность *nigro-apiculata*. Сорт относится к среднеспелой группе, вегетационный период – 125 дней. Куст компактный с вертикальным расположением листьев. Высота растений – 85–94 см. Метелка прямостоячая, компактная, длиной 15 см, несет 140–170 колосков. Зерна овальной формы, средней величины, длиной 8,5 мм, шириной 3,5 мм. Отношение *l/b* зерновки – 2,4. Масса 1000 зерен – 28–29 г. Зерновка белая, стекловидная (97 %).

Сорт Гагат выведен во ВНИИ риса, подвид *indica*, разновидность *bansmatica* Gust. Среднепоздний, вегетационный период – 130 дней. Растения относительно высокорослые, высота – 115–120 см. Метелка поникающая, длиной 17–23 см, несет 120–150 колосков в метелке, плотность – 7 шт/см. Сорт длиннозерный, длина зерновки – 10,2 мм, ширина – 2,8, отношение *l/b* – 3,6. Масса 1000 зерен – 31–32 г. Перикарп зерновки – темно-фиолетовый, почти черный. Стекловидность 98 %.

Исследования проводили в 2018–2019 гг. на полях Обособленного подразделения «Пролетарское» Ростовской области. Гибридизацию сортов Кубояр и Гагат провели в 2017 году. При закладке опытов руководствовались методикой полевого опыта Б. И. Доспехова. Математическую обработку данных исследований проводили с использованием программы Statistica 6. Для генетического анализа признаков использовали компьютерную программу «Полиген А» А. Ф. Мережко [22, С. 111].

Результаты (Results)

Исходные родительские формы Кубояр и Гагат значительно различались между собой по продолжительности вегетации, Гагат зацветал на 5 дней позже Кубояра. Цветение Кубояра происходило 2 августа, а Гагата – 7 августа. По вегетационному периоду у гибрида первого поколения в 2018 г. было установлено большое сверхдоминирование (*hp* = 35,8). Растения сформировали огромные кусты с мощными облиственными побегами, до 16 на растении, однако выметывания в полевых условиях не

было. Цветение и созревание семян у растений гибрида происходило в теплице в ноябре.

Обратное скрещивание в следующем году показало аналогичные результаты, в поле гибрид формировал лишь вегетативную массу (рис. 3), метелки стали закладываться в конусе нарастания только во второй половине сентября при укорочении дня до 12 часов, а цветение началось 02.11.2019 г.

Во втором поколении наблюдалось выщепление значительной части сильно кустящихся фоточувствительных форм, которые до конца сентября не перешли к цветению. Их оказалось 54, тогда как цветущих было 128 растений. Это соотношение близко к теоретическому расщеплению 57:125, которое получается при одновременном присутствии в генотипе четырех доминантных генов в гомо- и гетерозиготном состоянии при сегрегации гибрида второго поколения с частотой 81 из 256 растений (таблица 1).

Нулевая гипотеза подтверждается критерием χ^2 на уровне вероятности $0,50 < P < 0,70$.

По-видимому, у родительских сортов имелись в противоположном аллельном состоянии доминантные ком-

плементарные гены чувствительности к фотопериоду, например E1 и E3, и рецессивные гены ингибиторы i-E1 и i-E3. Это могут быть варианты скрещивания типа:

E1E1 i-E1i-E1 e3e3 I-E3I-E3 $\times$ elel, I-E1I-E1 E3E3 i-E3i-E3 или

E1E1, i-E1i-E1, E3E3, i-E3i-E3 $\times$ elel I-E1I-E1 e3e3 I-E3I-E3.

У гибрида F₁ объединяются в гетерозиготном состоянии оба доминантных гена фоточувствительности, плюс два доминантных гена ингибитора, у которых функционируют только рецессивные гомозиготные аллели. Тогда генная формула гибрида будет такой: E1e1 I-E1i-E1 E3e3 I-E3i-E3. Во втором поколении 81/256 часть гибридов также получают все эти 4 доминантных гена и не зацветают в поле.

Остальные 128 растений зацвели с 22 июля по 22 августа и созрели к уборке, хотя поздние не полностью налили зерно. При этом на метелках наблюдалась значительная пустозерность. Фертильность варьировала от 1,5 до 93,9 % (в среднем 42,3 %), что объясняется значительной гетерозиготностью особей в популяции. В последующих поколениях с ростом количества гомозиготных форм она будет повышаться.



Рис. 3. Гибрид F₁ Гагат $\times$ Кубояр. Слева – в поле 11.09.2019 г. (на переднем плане – сорт Гагат), справа – в теплице, начало цветения 02.11.2019 г.

Fig. 3. Hybrid F₁ Gagat $\times$ Kuboyar. On the left – in the field on September 11, 2019 (in the foreground the variety Gagat), on the right – in the greenhouse, the beginning of flowering on November 2, 2019

Таблица 1
Наследование чувствительности к фотопериоду у гибрида F₂ Кубояр × Гагат (2019 г.)

Фотопериод	Генная формула	Расщепление		Доля генотипа
		Фактическое	Теоретическое	
Чувствительный	E1 I-E1 E3 I-E3	54	57	81
Нечувствительный	Остальные сочетания	128	125	175
Сумма		182	182	256

Примечание: $c^2 = 0,23$; $0,50 < P < 0,70$.

Table 1
Inheritance of sensitivity to photoperiod in the F₂ hybrid Kuboyar × Gagat (2019)

Photoperiod	Gene formula	Segregation		Genotype share
		Actual	Theoretical	
Sensitive	E1 I-E1 E3 I-E3	54	57	81
Insensitive	Other combinations	128	125	175
Amount		182	182	256

Note: $c^2 = 0,23$; $0,50 < P < 0,70$.

Таблица 2
Наследование окраски перикарпа зерна у гибрида F₂ Кубояр × Гагат (2019 г.)

Окраска зерна	Генная формула	Расщепление		Доля генотипа
		Фактическое	Теоретическое	
Черная	K1 K3 K4	56	54	27
Коричневая	K1 k3k3 K4 k1k1 K3 K4 k1k1 k3k3 K4	39	42	21
Белая	K1 K3 k4k4 k1k1 K3 k4k4 K1 k3k3 k4k4 k1k1 k3k3 k4k4	33	32	16
Сумма		128	128	64

Примечание: $c^2 = 0,32$; $0,80 < P < 0,90$.

Table 2
Inheritance of pericarp coloring of grain in the F₂ hybrid Kuboyar × Gagat (2019)

Pericarp color	Gene formula	Segregation		Genotype share
		Actual	Theoretical	
Black	K1 K3 K4	56	54	27
Brown	K1 k3k3 K4 k1k1 K3 K4 k1k1 k3k3 K4	39	42	21
White	K1 K3 k4k4 k1k1 K3 k4k4 K1 k3k3 k4k4 k1k1 k3k3 k4k4	33	32	16
Amount		128	128	64

Note: $c^2 = 0,32$; $0,80 < P < 0,90$.

Поскольку для генетического анализа была взята только та часть гибридной популяции, растения которой зацвели и сформировали семена, то гены, сцепленные с генами фоточувствительности, не были учтены, что могло повлиять на результаты расщепления и вызвать отклонения от менделевских соотношений классов. Если же сцепление отсутствовало, то закономерности сохранялись.

Одной из специфических черт риса является наличие остей на кончике леммы. Остистость у риса контролируется несколькими доминантными генами An. Наличие остей влияет на физические и морфологические характеристики зерна. В исследовании Sahu G. R., et al. растения F₁ от скрещивания безостого и остистого сортов имели

ости, что указывает на доминантный характер этого признака, а соотношение остистых и безостых растений в популяции F₂ наиболее точно соответствовало соотношению 27:37. Это показывает, что три комплементарных гена (обозначены как An-a, An-b и An-c) были ответственны за проявление остистости [23, Р. 490].

Несмотря на то что оба родительских сорта – Кубояр и Гагат – были безостыми, в потомстве F₂ из 128 растений появилось 39 с короткими остями длиной от 3 до 30 мм и 89 безостых. По-видимому, их возникновение связано со снятием супрессии генов остистости An в результате рекомбинации. Расщепление происходило по тетрагибридной схеме в соотношении 81:175. У одного сорта были доминантные гены остистости An-a, An-b, An-c

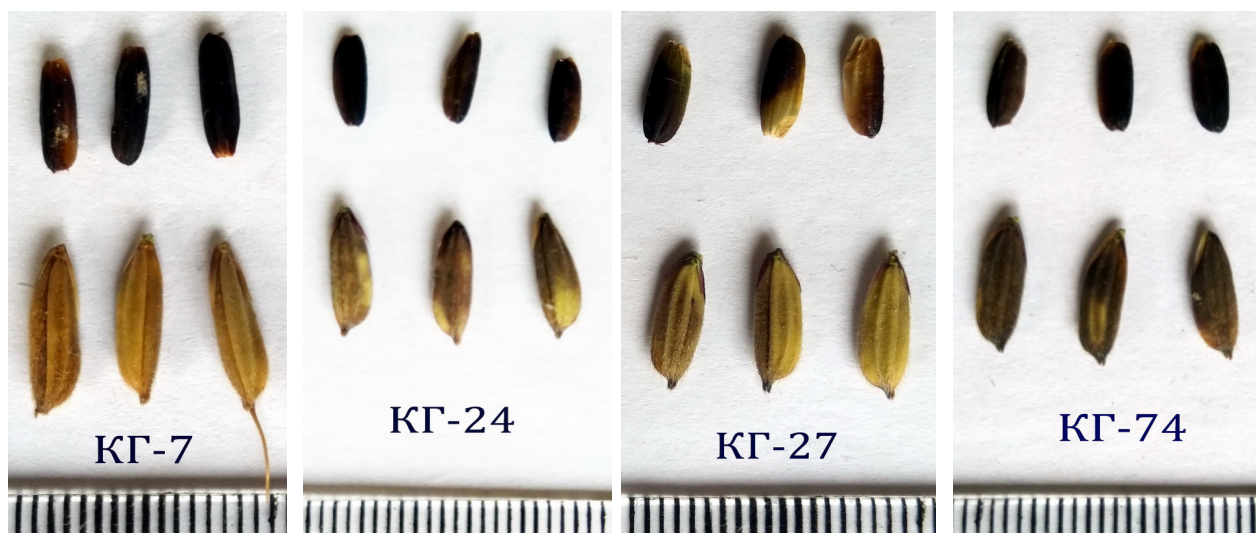


Рис. 5. Зерновки лучших форм F₂ Кубояр × Гагат с антоциановой окраской перикарпа, 2019 г.
Fig. 5. Grains of the best forms F₂ Kuboyar × Gagat with purple pericarp, 2019

Таблица 3
Наследование окраски цветковых чешуй у гибрида F₂ Кубояр × Гагат (2019 г.)

Окраска цветковых чешуй	Генная формула	Расщепление		Доля генотипа
		Фактическое	Теоретическое	
Черная	C_ S_ AA	70	72	9
Соломенно-желтая с черным апикулюсом	C_ ss AA	23	24	3
Соломенно-желтая	cc S_ AA cc ss AA	35	32	4
Сумма		128	128	16

Примечание: $c^2 = 0,38$; $0,80 < P < 0,90$.

Table 3
Inheritance of coloring of floral scales in the F₂ hybrid Kuboyar × Gagat (2019)

Hull color	Gene formula	Segregation		Genotype share
		Actual	Theoretical	
Purple	C_ S_ AA	70	72	9
Purple apiculus	C_ ss AA	23	24	3
Straw-white	cc S_ AA cc ss AA	35	32	4
Amount		128	128	16

Note: $c^2 = 0,38$; $0,80 < P < 0,90$.

и рецессивный ген ингибитор остистости *i*, а у другого наоборот, рецессивные гены остистости и доминантный ингибитор. В F₂ формы с четырьмя доминантными генами An-a_ An-b_ An-c_ I_ были остистыми, а остальные – безостыми. Фактическое соотношение 39:89, или 78:178, очень близко к теоретическому 81:175 ($c^2 = 0,08$; $0,70 < P < 0,80$).

В наших исследованиях было проанализировано наследование окраски перикарпа и цветковых чешуй. При скрещивании белозерного сорта Кубояр с чернозерным сортом Гагат в F₁ формировалось черное зерно, что свидетельствует о полном доминировании этого признака.

Второе поколение расщепилось на три типа окраски, среди которых появилась коричневая. Из 128 проанализированных растений черная окраска перикарпа была выявлена у 56, коричневая – у 39, белая – у 33 (таблица 2).

Отклонения фактических частот от теоретических были незначительными. Различия между родительскими сортами заключались в аллельном состоянии трех генов: Kala 1, Kala 3 и Kala 4. У Кубояра они были рецессивны-

ми, генная формула – k1k1 k3k3 k4k4, у Гагата – доминантными K1K1 K3K3 K4K4, которые совместно определяли окраску перикарпа зерна.

Расщепление проходило по тригибридной схеме в соотношении 27:21:16. Черная окраска перикарпа формировалась при наличии в генотипе трех доминантных генов K1, K3 и K4, коричневая определялась геном K4 независимо от аллельного состояния генов K1 и K3, белая – остальными комбинациями генов, в которых k4 всегда был в рецессивном состоянии (рис. 1). Это полностью согласуется с данными Maeda H., et al. [9, P. 138].

В наших исследованиях у гибрида от скрещивания двух сортов Кубояр и Гагат с соломенно-желтой окраской цветковых чешуй в F₁ проявилась черная антоциановая окраска, что можно объяснить комплементарным взаимодействием минимум двух генов.

Во втором поколении произошло расщепление в соотношении черных и соломенно-желтых чешуй 58:70, причем 23 из них имели окрашенный апикулюс (разновидность *nigro-apiculata*), а 35 – неокрашенный (*italica*)

(таблица 3, рис. 4). Формы с черными чешуями относятся к разновидности *nero-vialonica*. При этом у сорта Кубояр апикулюс был окрашен, а у Гагата – нет. Генетический анализ показал, что расщепление происходило по дигибридной схеме в соотношении 9:3:4.

Сопоставление полученных результатов со схемой наследования, представленной Sun X., et al. (2018), позволило определить генотипы родительских сортов и групп гибридов. У сорта Кубояр генотип соответствует формуле $CC\ ss\ AA$, а у сорта Гагата – $cc\ SS\ AA$. У обоих сортов имеется доминантный ген A , поэтому различия между ними заключаются в аллельном состоянии не трех, а двух генов. Следовательно, генные формулы гибрида F_1 : C_S_AA , а гибридов F_2 такие, как представлены в таблице 3. Растения с черной окраской чешуй имели три доминантных гена CSA , с окрашенным апикулюсом – два доминантных гена CsA , с соломенно-желтой окраской – доминантный ген A с рецессивными аллелями ss и любыми S .

В результате работы были выделены лучшие формы F_2 , сочетающие оптимальные величины высоты растения, озерненности метелки и массу 1000 зерен, с черной окраской перикарпа. Они направлены для посева третьего поколения в гибридном питомнике и дальнейшего изучения (рис. 5).

Их высота колебалась в пределах 70–130 см, длина метелки – 14,4–25,0 см, общее число колосков – 98–387 шт., масса 1000 зерен – 23,1–33,3 г, длина зерна – 8,2–10,6 мм, ширина зерна – 2,8–3,5 мм. В третьем поколении продолжается отбор лучших в хозяйственно-биологическом отношении форм для последующего создания раннеспелых сортов риса с черным перикарпом.

Обсуждение и выводы (Discussion and Conclusion)

Таким образом, проведенный генетический анализ позволил выявить ряд закономерностей. Во втором поколении гибрида Кубояр × Гагата из 182 растений 54 сильно кустились и до конца сентября не перешли к цветению, то есть проявили фоточувствительность, отсутствующую у родительских форм. Это соотношение близко к теоретическому расщеплению 81:175, которое получается при одновременном присутствии в генотипе четырех доминантных генов в гомо- и гетерозиготном состоянии, которые проявили комплементарный эффект.

Расщепление по окраске перикарпа проходило по тригибридной схеме по типу комплементарности в соотношении черного, коричневого и белого перикарпа 27:21:16. Черная окраска перикарпа формировалась при наличии в генотипе трех доминантных генов $Kala1$, $Kala3$ и $Kala4$, коричневая определялась геном $Kala4$, белая – остальными комбинациями генов.

Окраска цветковых чешуй определялась тремя генами CSA : у Кубояра – $CCssAA$, у Гагата – $ccSSAA$. Расщепление происходило по дигибридной схеме 9:3:4 – соотношение черных цветковых чешуй, желтых цветковых чешуй с черным апикулюсом, соломенно-желтых цветковых чешуй. То есть проявился рецессивный эпистаз.

Несмотря на то что родительские сорта были безостыми, в F_2 появились 39 остистых форм с тремя комплементарными доминантными генами $An-a$, $An-b$, $An-c$ и ингибитором I , остальные 89 растений были безостыми. Фактическое соотношение 39:89, или кратное 78:178, очень близко к теоретическому 81:175 ($\chi^2 = 0,08$; $0,70 < P < 0,80$).

Для дальнейшей селекционной работы выделены лучшие формы F_2 с черной окраской перикарпа, сочетающие оптимальную высоту растения, длину метелки, повышенную озерненность и массу 1000 зерен.

Библиографический список

1. Takashi I., Bing X., Yoichi Y., Masaharu N., Tetsuya K. Antioxidant activity of anthocyanin extract from purple black rice // *Journal of Medicinal Food*. 2001. Vol. 4. Pp. 211–218.
2. Ling W. H., Cheng Q. X., Ma J., Wang T. Red and black rice decrease atherosclerotic plaque formation and increase antioxidant status in rabbits // *Journal of Nutrition*. 2001. Vol. 131. Pp. 1421–1426.
3. Rahman M. M., Lee K. E., Matin M. N., Lee D. S., Yun J. S., Kim J. B., Kang S. G. The genetic constitutions of complementary genes Pp and Pb determine the purple color variation in pericarps with cyanidin 3-O-glucoside depositions in black rice // *Journal of Plant Biology*. 2013. Vol. 56. Pp. 24–31.
4. Rahman M. M., Lee K. E., Kang S. G. Allelic gene interaction and anthocyanin biosynthesis of purple pericarp trait for yield improvement in black rice // *Journal of Life Science*. 2016. Vol. 26. No. 6. Pp. 727–736. DOI: 10.5352/JLS.2016.26.6.727.
5. Kushwaha U. K. S. Black Rice: Research, History, and Development. 2016. 192 p. DOI: 10.15406/apar.2016.05.00165.
6. Gao J., Dai G., Zhou W., Liang H., Huang J., Qing D., Chen W., Wu H., Yang X., Li D., Gao L., Deng G. Mapping and identifying a candidate gene $Plr4$, a recessive gene regulating purple leaf in rice, by using bulked segregant and transcriptome analysis with next-generation sequencing // *International Journal of Molecular Sciences*. 2019. Vol. 20 (18). P. 4335. DOI: 10.3390/ijms20184335.
7. Kristamtini T., Basunanda P., Murti R. H. Inheritance of pericarp pigment on crossing between black rice and white rice // *Songklanakarin Journal of Science and Technology*. 2019. Vol. 41 (2). Pp. 383–388.
8. Lachagari V., Gupta R., Lekkala S. P., Mahadevan L., Kuriakose B., Chakravartty N., Mohan K. A., Santhosh S., Reddy A.R., Thomas G. Whole genome sequencing and comparative genomic analysis reveal allelic variations unique to a purple colored rice landrace (*Oryza sativa* ssp. *indica* cv. Purpleputtu) // *Frontiers in Plant Science*. 2019. Vol. 10. P. 513.
9. Maeda H., Yamaguchi T., Omoteno M., Takarada T., Fujita K., Murata K., Iyama Y., Yoichiro K., Morikawa M., Ozaki H., Mukaino N., Kidani Y., Ebitani T. Genetic dissection of black grain rice by the development of a near isogenic line // *Breeding Science*. 2014. Vol. 64 (2). Pp. 134–141. DOI: 10.1270/jsbbs.64.134.
10. Oikawa T., Maeda H., Oguchi T., Yamaguchi T., Tanabe N., Ebana K., Yano M., Ebitani T., Izawa T. The birth of a black rice gene and its local spread by introgression // *The Plant Cell*. 2015. Vol. 27. Pp. 2401–2414.

11. Xu X., Zhang X. B., Shi Y. F., Wang H. M., Feng B. H., Li X. H., Huang Q. N., Song L. X., Guo D., He Y., Wu J. L. A point mutation in an F-box domain-containing protein is responsible for brown hull phenotype in rice // *Rice Science*. 2016. Vol. 23 (1). Pp. 1–8.
12. Sun X., Zhang Zh., Chao Chen C., Wu W., Ren N. Jiang C., Yu J., Zhao Y., Zheng X., Yang Q., Zhang H., Li J., Li Z. The C–S–A gene system regulates hull pigmentation and reveals evolution of anthocyanin biosynthesis pathway in rice // *Journal of Experimental Botany*. 2018. Vol. 69. No. 7. Pp. 1485–1498.
13. Liu H., Li Q., Xing Y. Genes contributing to domestication of rice seed traits and its global expansion // *Genes*. 2018. Vol. 9 (10). Pp. 489. DOI: 10.3390/genes9100489.
14. Yano M., Izawa T. Genetic and molecular dissection of flowering time in rice // *Rice Genetics V*. 2007. Pp. 177–188.
15. Luo L. G., Xu J. F., Zhai H. Q., Wan J. M. Analysis of photoperiod-sensitivity genes in Minghui 63, an restorer line of indica rice (*Oryza sativa* L.) // *Yi Chuan Xue Bao*. 2003. Vol. 30 (9). Pp. 804–810.
16. Zhang Z. Y., Hu W., Shen G. J., Liu H. Y., Hu Y., Zhou X. C., Liu T. M., Xing Y. Z. Alternative functions of Hd1 in repressing or promoting heading are determined by Ghd7 status under long-day conditions // *Scientific Reports*. 2017. Vol. 7 (1). P. 5388.
17. Wang P., Gong R., Yang Y., Yu S. Ghd8 controls rice photoperiod sensitivity by forming a complex that interacts with Ghd7 // *BMC Plant Biology*. 2019. Vol. 19. No. 462. Pp. 1–15.
18. Goretti D., Martignago D., Landini M., Brambilla V., Gomez-Ariza J., Gnesutta N., Galbiati F., Collani S., Takagi H., Terauchi R., Mantovani R., Fornara F. Transcriptional and post-transcriptional mechanisms limit heading date 1 (Hd1) function to adapt rice to high latitudes // *PLoS Genet*. 2017. Vol. 13 (1). e1006530. DOI: 10.1371/journal.pgen.1006530.
19. Andres F., Galbraith D. W., Talon M., Domingo C. Analysis of PHOTOPERIOD SENSITIVITY 5 sheds light on the role of phytochromes in photoperiodic flowering in rice // *Plant Physiology*. 2009. Vol. 151. Pp. 681–690.
20. Гончарова Ю. К., Бушман Н. Ю., Верещагина С. А. Сорты риса с окрашенным перикарпом // *Рисоводство*. 2015. № 1–2 (26–27). С. 9–11.
21. Костылев П. И., Краснова Е. В., Аксенов А. В., Балукова Э. С. Генетика ряда признаков у гибрида риса Светлый × Мавр // *Зерновое хозяйство России*. 2019. № 3 (63). С. 30–35. DOI: 10.31367/2079-8725-2019-63-3-30-35.
22. Мережко А. Ф. Использование менделевских принципов в компьютерном анализе наследования варьирующих признаков // *Экологическая генетика культурных растений: материалы школы молодых ученых РАСХН, ВНИИ риса*. Краснодар, 2005. С. 107–117.
23. Sahu G. R., Burman M., Nair S. K., Sarawgi A. K., Rao R. K. Genetic Behaviour of Awning Character in Rice (*Oryza sativa* L.) // *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences* // 2018. Vol. 7 (5). Pp. 490–493. DOI: org/10.20546/ijcmas.2018.705.061.

Об авторах:

Павел Иванович Костылев¹, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории селекции и семеноводства риса, ORCID 0000-0002-4371-6848, AuthorID 162616; +7 918 561-11-53, p-kostylev@mail.ru

Елена Викторовна Краснова¹, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник лаборатории селекции и семеноводства риса, ORCID 0000-0002-3392-4774, AuthorID 162618; +7 988 945-54-65, krasnovaelena67@mail.ru

Александр Владимирович Аксенов¹, агроном лаборатории селекции и семеноводства риса, ORCID 0000-0002-6641-878X, AuthorID 1070975; +7 908 512-37-02, aleksandraksenov774@gmail.com

Эльвира Сергеевна Балукова¹, лаборант-исследователь лаборатории селекции и семеноводства риса, ORCID 0000-0001-8976-2703, AuthorID 1071005; +7 905 428-89-87, ms.veprik@mail.ru

¹ Аграрный научный центр «Донской», Зерноград, Россия

Analysis of the inheritance of pericarp color and other characters in the rice hybrid Kuboyar × Gagat

P. I. Kostylev¹✉, E. V. Krasnova¹, A. V. Aksenov¹, E. S. Balyukova¹

Agricultural Research Center “Donskoy”, Zernograd, Russia

✉E-mail: p-kostylev@mail.ru

Abstract. Rice can form not only white, but also red, brown and black grains. In black rice, pericarp grains contain anthocyanins, which have antioxidant activity and are beneficial to human health. The purpose of the work is to study the inheritance of the black color of the pericarp and other qualitative traits in the intersubspecific hybrid of rice Kuboyar × Gagat, the selection of the best recombinant forms combining early ripeness, a compact erect panicle and black grain, the creation of the source material for practical selection. Methods The studies were carried out on hybrids of the first and second generation from cross-

ing a white-grain variety of rice Kuboyar with black-grained Gagat in 2018–2019 in the Separate Division “Proletarskoye” of the Rostov Region. Results. A genetic analysis of the inheritance of the duration of the growing season, qualitative signs of coloring of flower scales and rice grains, and spinousness was carried out. In the second generation, 54 photosensitive non-flowering plants and 128 normal ones broke out, which indicates the interaction of four dominant genes in the genotype. The splitting according to the color of the pericarp was carried out according to the trihybrid scheme according to the type of complementarity in the ratio of 27 black: 21 brown: 16 white. The black color of the pericarp was formed when three dominant genes Kala1, 3, and 4 were present in the genotype, brown was determined by the Kala4 gene, and white by the remaining combinations of genes. According to the color of flowering scales, the cleavage occurred according to the digrid pattern: 9 black: 3 yellow with black apiculus: 4 straw yellow. Although the parental varieties were boneless, 39 spinous forms appeared in F2 with three complementary dominant genes *An-a*, *An-b*, *An-c* and inhibitor *I*, the remaining 89 plants were boneless. The best recombinant forms were selected, combining the optimal values of plants and panicles and black grain, the source material for practical selection was created.

Keywords: rice, hybrid, pericarp, anthocyanin, inheritance.

For citation: Kostylev P. I., Krasnova E. V., Aksenov A. V., Balyukova E. S. Analiz nasledovaniya okraski perikarpa i drugih priznakov u gibrida risa Kuboyar × Gagat [Analysis of the inheritance of pericarp color and other characters in the rice hybrid Kuboyar × Gagat] // Agrarian Bulletin of the Urals. 2020. No. 09 (200). Pp. 32–41. DOI: 10.32417/1997-4868-2020-200-9-32-41. (In Russian.)

References

1. Takashi I., Bing X., Yoichi Y., Masaharu N., Tetsuya K. Antioxidant activity of anthocyanin extract from purple black rice // Journal of Medicinal Food. 2001. Vol. 4. Pp. 211–218.
2. Ling W. H., Cheng Q. X., Ma J., Wang T. Red and black rice decrease atherosclerotic plaque formation and increase antioxidant status in rabbits // Journal of Nutrition. 2001. Vol. 131. Pp. 1421–1426.
3. Rahman M. M., Lee K. E., Matin M. N., Lee D. S., Yun J. S., Kim J. B., Kang S. G. The genetic constitutions of complementary genes Pp and Pb determine the purple color variation in pericarps with cyanidin 3-O-glucoside depositions in black rice // Journal of Plant Biology. 2013. Vol. 56. Pp. 24–31.
4. Rahman M. M., Lee K. E., Kang S. G. Allelic gene interaction and anthocyanin biosynthesis of purple pericarp trait for yield improvement in black rice // Journal of Life Science. 2016. Vol. 26. No. 6. Pp. 727–736. DOI: 10.5352/JLS.2016.26.6.727.
5. Kushwaha U. K. S. Black Rice: Research, History, and Development. 2016. 192 p. DOI: 10.15406/apar.2016.05.00165.
6. Gao J., Dai G., Zhou W., Liang H., Huang J., Qing D., Chen W., Wu H., Yang X., Li D., Gao L., Deng G. Mapping and identifying a candidate gene Plr4, a recessive gene regulating purple leaf in rice, by using bulked segregant and transcriptome analysis with next-generation sequencing // International Journal of Molecular Sciences. 2019. Vol. 20 (18). P. 4335. DOI: 10.3390/ijms20184335.
7. Kristantini T., Basunanda P., Murti R. H. Inheritance of pericarp pigment on crossing between black rice and white rice // Songklanakarin Journal of Science and Technology. 2019. Vol. 41 (2). Pp. 383–388.
8. Lachagari V., Gupta R., Lekkala S. P., Mahadevan L., Kuriakose B., Chakravartty N., Mohan K. A.; Santhosh S., Reddy A.R., Thomas G. Whole genome sequencing and comparative genomic analysis reveal allelic variations unique to a purple colored rice landrace (*Oryza sativa* ssp. *indica* cv. Purpleputtu) // Frontiers in Plant Science. 2019. Vol. 10. P. 513.
9. Maeda H., Yamaguchi T., Omoteno M., Takarada T., Fujita K., Murata K., Iyama Y., Yoichiro K., Morikawa M., Ozaki H., Mukaino N., Kidani Y., Ebitani T. Genetic dissection of black grain rice by the development of a near isogenic line // Breeding Science. 2014. Vol. 64 (2). Pp. 134–141. DOI: 10.1270/jsbbs.64.134.
10. Oikawa T., Maeda H., Oguchi T., Yamaguchi T., Tanabe N., Ebana K., Yano M., Ebitani T., Izawa T. The birth of a black rice gene and its local spread by introgression // The Plant Cell. 2015. Vol. 27. Pp. 2401–2414.
11. Xu X., Zhang X. B., Shi Y. F., Wang H. M., Feng B. H., Li X. H., Huang Q. N., Song L. X., Guo D., He Y., Wu J. L. A point mutation in an F-box domain-containing protein is responsible for brown hull phenotype in rice // Rice Science. 2016. Vol. 23 (1). Pp. 1–8.
12. Sun X., Zhang Zh., Chao Chen C., Wu W., Ren N. Jiang C., Yu J., Zhao Y., Zheng X., Yang Q., Zhang H., Li J., Li Z. The C–S–A gene system regulates hull pigmentation and reveals evolution of anthocyanin biosynthesis pathway in rice // Journal of Experimental Botany. 2018. Vol. 69. No. 7. Pp. 1485–1498.
13. Liu H., Li Q., Xing Y. Genes contributing to domestication of rice seed traits and its global expansion // Genes. 2018. Vol. 9 (10). Pp. 489. DOI: 10.3390/genes9100489.
14. Yano M., Izawa T. Genetic and molecular dissection of flowering time in rice // Rice Genetics V. 2007. Pp. 177–188.
15. Luo L. G., Xu J. F., Zhai H. Q., Wan J. M. Analysis of photoperiod-sensitivity genes in Minghui 63, an restorer line of indica rice (*Oryza sativa* L.) // Yi Chuan Xue Bao. 2003. Vol. 30 (9). Pp. 804–810.
16. Zhang Z. Y., Hu W., Shen G. J., Liu H. Y., Hu Y., Zhou X. C., Liu T. M., Xing Y. Z. Alternative functions of Hd1 in repressing or promoting heading are determined by Ghd7 status under long-day conditions // Scientific Reports. 2017. Vol. 7 (1). P. 5388.

17. Wang P., Gong R., Yang Y., Yu S. Ghd8 controls rice photoperiod sensitivity by forming a complex that interacts with Ghd7 // BMC Plant Biology. 2019. Vol. 19. No. 462. Pp. 1–15.
18. Goretti D., Martignago D., Landini M., Brambilla V., Gomez-Ariza J., Gnesutta N., Galbiati F., Collani S., Takagi H., Terauchi R., Mantovani R., Fornara F. Transcriptional and post-transcriptional mechanisms limit heading date 1 (Hd1) function to adapt rice to high latitudes // PLoS Genet. 2017. Vol. 13 (1). e1006530. DOI: 10.1371/journal.pgen.1006530.
19. Andres F., Galbraith D. W., Talon M., Domingo C. Analysis of PHOTOPERIOD SENSITIVITY 5 sheds light on the role of phytochromes in photoperiodic flowering in rice // Plant Physiology. 2009. Vol. 151. Pp. 681–690.
20. Goncharova Yu. K., Bushman N. Yu., Vereshchagina S. A. Sorta risa s okrashennym perikarpom [Varieties of rice with colored pericarp] // Rice Growing. 2015. No. 1–2 (26–27). Pp. 9–11. (In Russian.)
21. Kostylev P. I., Krasnova E. V., Aksenov A. V., Balyukova E. S. Genetika ryada priznakov u gibrida risa Svetlyy × Mavr [Genetics of the traits in the rice hybrid Svetlyy × Mavr] // Grain Economy of Russia. 2019. No. 3 (63). Pp. 30–35. DOI: 10.31367/2079-8725-2019-63-3-30-35. (In Russian.)
22. Merezhko A. F. Ispol'zovaniye mendelevskikh printsipov v komp'yuternom analize nasledovaniya var'iruyushchikh priznakov [The use of Mendeleev's principles in a computer analysis of the inheritance of varying characters] // Ekologicheskaya genetika kul'turnykh rasteniy: materialy shkoly molodykh uchenykh RASKHN, VNII risa. Krasnodar, 2005. Pp. 107–117. (In Russian.)
23. Sahu G. R., Burman M., Nair S. K., Sarawgi A. K., Rao R. K. Genetic Behaviour of Awning Character in Rice (*Oryza sativa* L.) // International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences // 2018. Vol. 7 (5). Pp. 490–493. DOI: org/10.20546/ijcmas.2018.705.061.

Authors' information:

Pavel I. Kostylev¹, doctor of agricultural sciences, professor, chief researcher at the laboratory for rice breeding and seed production, ORCID 0000-0002-4371-6848, AuthorID 162616; +7 918 561-11-53; p-kostylev@mail.ru

Elena V. Krasnova¹, candidate of agricultural sciences, leading researcher at the laboratory for rice breeding and seed production, ORCID 0000-0002-3392-4774, AuthorID 162618; +7 988 945-54-65, krasnovaelena67@mail.ru

Alexander V. Aksenov¹, agronomist of the laboratory of rice breeding and seed production, ORCID 0000-0002-6641-878X, AuthorID 1070975; +7 908 512-37-02; aleksandraksenov774@gmail.com

Elvira S. Balyukova¹, laborant of the laboratory of rice breeding and seed production, ORCID 0000-0001-8976-2703; AuthorID 1071005; +7 905 428-89-87, ms.veprik@mail.ru

¹ Agricultural Research Center “Donskoy”, Zernograd, Russia