

Анализ наследования количественных признаков у гибрида риса Кубояр × Гагат

П. И. Костылев[✉], Е. В. Краснова¹, А. В. Аксенов¹, Э. С. Балюкова¹

¹ Аграрный научный центр «Донской», Зерноград, Россия

[✉] E-mail: p-kostylev@mail.ru

Аннотация. Рис является одним из главных продуктов питания в мире. В основном используется белый рис, но имеются также сорта с красным, коричневым и черным перикарпом зерна. Такой рис гораздо полезнее для здоровья. Статья посвящена созданию новых линий риса с черным околоплодником. **Цель работы** – изучение наследования варьирующих количественных признаков у межподвидового гибрида риса Кубояр × Гагат с последующим отбором выделенных образцов. **Методы.** Гибридизацию этих сортов провели в 2017 г. Математическую обработку данных исследований проводили с использованием программы Statistica 6. Для генетического анализа использовали программу «Полиген А» А. Ф. Мережко (2005). Исследования проводили в 2018–2019 гг. на базе Обособленного подразделения «Пролетарское» Ростовской области. **Научная новизна.** Проведен генетический анализ варьирующих количественных признаков, влияющих на зерновую продуктивность риса, и установлен ряд новых закономерностей. **Результаты.** Наследование высоты растений у гибридов F₂ происходило по типу сверхдоминирования больших значений признака. Родительские формы различались по аллельному состоянию двух пар генов. По длине метелки наблюдались частичное отрицательное доминирование и моногенные различия скрещенных сортов. По числу колосков на метелке выявлены сверхдоминирование большей величины признака и взаимодействие двух пар генов. По массе 1000 зерен установлены частичное доминирование больших значений признака и моногенные различия исходных родительских форм. По длине зерновки доминирование отсутствовало, родительские формы различались по двум парам генов. По ширине зерен доминировали меньшие значения признака, расщепление происходило по моногибридной схеме. Проведен отбор выделенных образцов, формирующих компактную прямостоячую метелку и зерновки с черным перикарпом для дальнейшей селекционной работы.

Ключевые слова: рис, гибрид, наследование, количественные признаки, высота растений, длина метелки, зерновка.

Для цитирования: Костылев П. И., Краснова Е. В., Аксенов А. В., Балюкова Э. С. Анализ наследования количественных признаков у гибрида риса Кубояр × Гагат // Аграрный вестник Урала. 2020. № 11 (202). С. 64–75. DOI: 10.32417/1997-4868-2020-202-11-64-75.

Дата поступления статьи: 16.05.2020.

Постановка проблемы (Introduction)

Рис (*Oryza sativa* L.) – это одна из главных пищевых культур большинства народов мира, особенно в Азии. Хотя наиболее широко потребляется белый рис, существует много специальных сортов, которые содержат черные, коричневые, красные и фиолетовые пигменты [1, с. 21].

Окраска перикарпа риса – это один из важных признаков улучшения качества зерна для биологического и фармакологического применения. Антоцианины – это природные красители, которые делятся на два типа: антоцианы (черный рис) и антоцианидины (красный рис) [2, с. 2890].

Они обладают сильными антиоксидантными и антимутационными свойствами и оказывают сильное влияние на здоровье человека. Высокое содержание антоцианов в черном перикарпе риса полезно людям с заболеваниями сердца, диабетом, риском рака [3, с. 9].

При селекционной работе по созданию сортов риса с черным перикарпом важно, чтобы они, как и белозерные, имели оптимальные величины морфо-биологических признаков, обуславливающих большую урожайность.

Высота растений риса связана с урожайностью за счет устойчивости к полеганию и индекса урожая. Многие ученые доказали, что высота растений, количество продуктивных стеблей на них и продолжительность вегетационного периода – важные агрономические признаки, значительно коррелирующие между собой и повышающие урожайность сортов риса [4, с. 2].

В пределах вида *Oryza sativa* L. высота растений сильно варьирует и находится под контролем нескольких серий генов короткостебельности и высокорослости. Знаменитый ген зеленой революции *sdl* был клонирован и охарактеризован в 2002 г. [5, с. 701].

Высота растений риса контролируется локусами количественных признаков (QTL), которые были картированы на всех 12 хромосомах [6, с. 1], [7, с. 67]. Гены, контролирующие высоту растений риса, были охарактеризованы или клонированы, включая 17 генов, участвующих в путях гиббереллина, 25 генов – брассиностероидов, 10 генов – стриголактона, 22 гена – индол-3-уксусной кислоты, абсцизовой кислоты, этилена и других фитогормонов [8, с. 3], [9, с. 200].

Длина метелки риса также является важным признаком, определяющим ее структуру и влияющим на урожайность зерна, в частности, на такие компоненты, как количество зерен в метелке, ее плотность и качество зерна риса. Выявлено более 200 локусов количественных признаков длины метелки (QTL), но только небольшая их часть применяется в селекции риса.

С помощью картирования сцепления в популяции рекомбинантных инбредных линий, полученных от скрещивания между сортами с короткой и длинной метелкой, китайские ученые обнаружили четыре QTL для этого признака на хромосомах 4, 6 и 9. Основной локус *LONG PANICLE 1 (LPI)* находится на хромосоме 9 [10, с. 5].

Х. Wang с соавторами выявили четырнадцать QTL для длины метелки. Из них три QTL действовали положительно, а остальные 11 – отрицательно. Они нанесли на генетическую карту локусы *qPL6-2* и *qPL7-1* в хромосомах 6 и 7 соответственно [11, с. 305].

Количество зерновок на метелке и их масса – это очень важные признаки, непосредственно определяющие урожайность зерна риса. В настоящее время найдено много генов, контролирующих массу и количество зерен на метелке, среди них *Gnla*, *DEP1*, *IPAI*, *LP*, *DST* и *FZP*. Всего было идентифицировано 58 QTL, распределенных по всем 12 рисовым хромосомам, в том числе 22 – по количеству зерен на метелке, 17 – по количеству колосков на метелке, 19 – по фертильности колосков [12].

Японские ученые К. Sasaki, D. Fujita с соавторами обнаружили локусы количественных признаков (QTL) для числа колосков в метелке у гибридов, полученных от скрещивания сорта IR 64 с новыми хорошо озерненными линиями. Два QTL были обнаружены в длинном плече хромосомы 12: *qTSN12.1* и *qTSN12.2*. Количество колосков на основном побеге было значительно выше у почти изогенных линий (NIL) *qTSN12.1* (188,6) и *qTSN12.2* (199,4), чем у IR 64 (141,2) вследствие значительного увеличения числа первичных и вторичных веточек. Полученные результаты подтверждают критическую функцию данных QTL в стимулировании ветвления рахиса на стадии образования метелки. Эти линии имели более длинные стебли и листья и более широкие листья по сравнению с IR 64. Фертильность, масса 1000 зерен и урожай зерна на 1 кв. м были также выше, чем у IR 64. Эти идентифицированные QTL будут полезны для генетического улучшения потенциальной урожайности сортов риса [13, P. 2694].

М. Susilowati с соавторами сообщили о четырех основных QTL для числа зерен на метелке, которые находились в хромосомах 1, 4, 6 и 7 [14, P. 160].

Высокая урожайность риса в значительной степени зависит от размеров и массы зерновки. Для длины, ширины и массы зерновки были идентифицированы гены *Ghd7*, *GS3*, *GS5*, *GW8*, *TGW6*, *GW6a*, *GLW7*, *OsLG3*, *GSE5*, *GW5*, *WTG1* и *LGY3*. Ф. Ху с соавторами исследовали 416 образцов риса с помощью 143 маркеров и на основе их фенотипических вариаций обнаружили 27 QTL, влияющих на размеры зерна. Локус *GS3* тесно связан с длиной, шириной зерновки, соотношением l/b и был широко распространен в разных группах сортов [15, P. 2200].

Y. Zeng с соавторами с использованием методов множественных интервальных карт в пяти гибридных популяциях обнаружили регулирование длины зерновки четырьмя QTL (*qGL-3-1*, *qGL-3-2*, *qGL-4*, и *qGL-7*). Линейный регрессионный анализ показал, что комбинация из восьми аллелей определяла длину зерна. Растения, несущие больше аллелей, увеличивающих длину зерна, имели более длинную зерновку, и наоборот [16].

P. Sun с соавторами идентифицировали 3 QTL и создали почти изогенные линии (NIL) для каждого из них. Локус *qGS3* контролировал длину, ширину, толщину зерновки и соотношение l/b , *qTGW6.2* – длину и ширину, а *qGT7* – толщину и ширину [17, с. 3].

Основной QTL для массы зерновки был идентифицирован возле центромеры хромосомы 3. Другие QTL для массы зерна были найдены в хромосомах 2, 5, 8 и 12. Этот признак контролируют также гены *TGW6*, *WTG1*, *Osp118* [18, с. 42].

Селекция черnozерного риса ведется во ВНИИ риса, созданы интересные сорта Мавр, Гагат, Южная ночь [3, с. 10]. Выведение такого риса для Ростовской области также является актуальным, поэтому нужно знать типы наследования признаков у гибридов от скрещивания белозерных и черnozерных сортов.

Цель настоящей работы – изучение наследования варьирующих количественных признаков у межподвидового гибрида риса Кубояр × Гагат с последующим отбором выделенных образцов, сочетающих в себе морфологические признаки оптимальной величины, для селекционной работы.

Методология и методы исследования (Methods)

В качестве материала для исследований использовали гибриды F_1 и F_2 из комбинации Кубояр × Гагат.

Сорт Кубояр селекции АНЦ «Донской» относится к подвиду *japonica*, разновидность *nigro-apiculata*. Сорт среднеспелый, вегетационный период – 125 дней. Высота растений – 85–94 см. Метелка прямостоячая, компактная, длиной 15 см, несет 140–170 колосков, плотность 11 шт/см. Зерна овальные, средней величины, длиной 8,5 мм, шириной 3,5 мм. Отношение длины зерновки к ширине l/b – 2,4. Масса 1000 зерен – 28–29 г. Зерновка белая, стекловидная (97 %).

Сорт Гагат селекции ВНИИ риса относится к подвиду *indica*, разновидность *bansmatica*. Среднепоздний, вегетационный период – 130 дней. Растения относительно высокорослые, высота – 115–120 см. Метелка поникающая, длиной 17–23 см, несет 120–150 колосков, плотность 6 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 этих сортов провели в 2017 г. При закладке опытов руководствовались методикой полевого опыта Б. И. Доспехова (1985). Математическую обработку данных исследований проводили с использованием программы Statistica 6. Для генетического анализа использовали программу «Полиген А» А. Ф. Мерещко (2005) [19, с. 110].

Таблица 1
Морфобиологические признаки гибрида F₁ Кубояр × Гагат, его родительских форм и степень доминирования (hp), 2018 г.

Сорт	Период «всходы – цветение», дни	Высота растения, см	Длина метелки, см	Число колосков, шт.	Масса 1000 зерен, г	Фертильность, %
Кубояр	95	86,8	15,3	130,5	29,0	91,9
Гагат	100	116,2	20,1	120,4	31,2	88,1
F ₁	187	116,4	19,7	198,0	30,1	4,6
hp	35,8	1,0	0,8	14,4	0,0	-44,9

Table 1
Morphobiological traits of the F₁ Kuboyar × Gagat hybrid, its parent forms and degree of dominance (hp), 2018

Variety	The period “germination – flowering”, days	Plant height, cm	Panicle length, cm	Number of spikelets, pcs.	Weight of 1000 grains, g	Fertility, %
Kuboyar	95	86.8	15.3	130.5	29.0	91.9
Gagat	100	116.2	20.1	120.4	31.2	88.1
F ₁	187	116.4	19.7	198.0	30.1	4.6
hp	35,8	1.0	0.8	14.4	0.0	-44.9

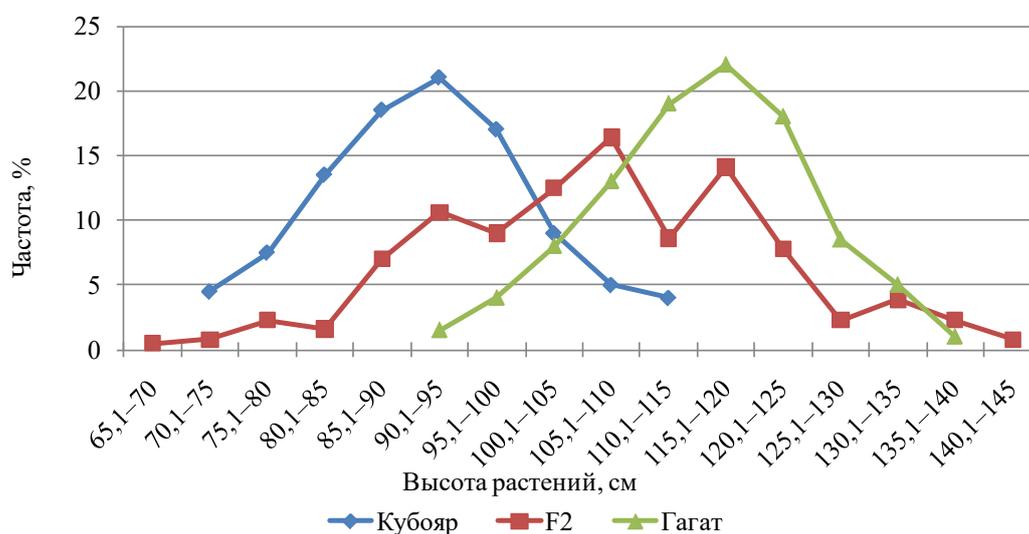


Рис. 1. Распределение частот признака «высота растений» у гибрида риса F₂ Кубояр × Гагат и его родительских форм

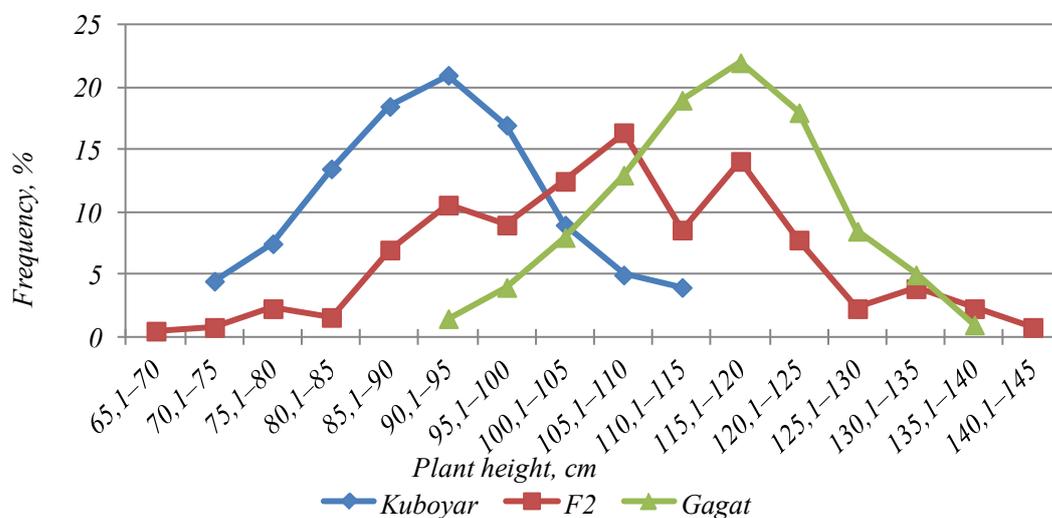


Fig. 1. Frequency distribution of the trait “plant height” in the hybrid of rice F₂ Kuboyar × Gagat and its parent forms

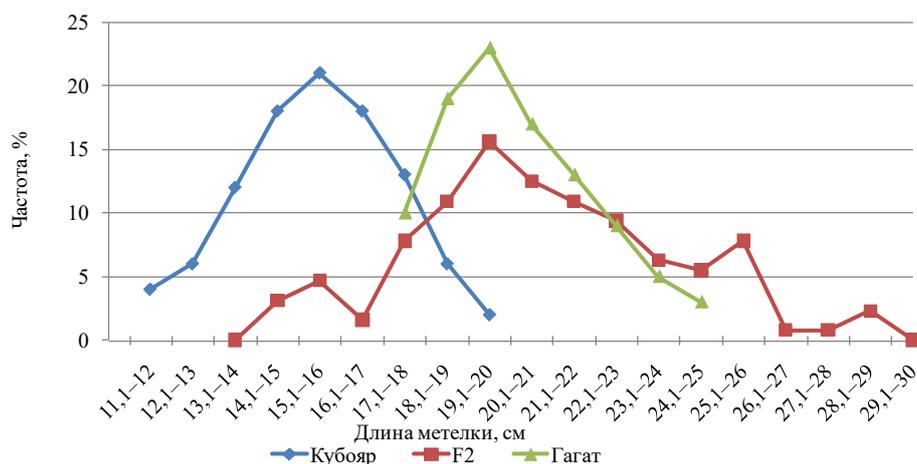


Рис. 2. Распределение частот признака «длина метелки» у гибрида риса F_2 Кубояр \times Гагат и его родительских форм

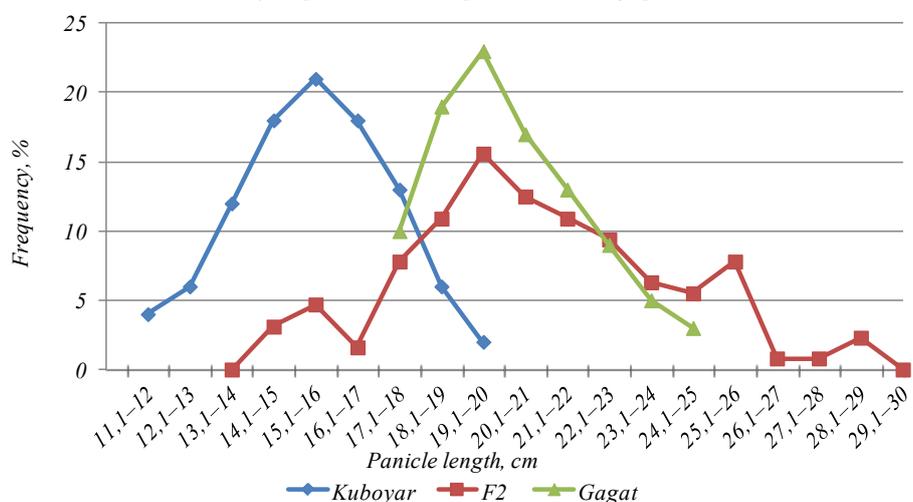


Fig. 2. Frequency distribution of the trait “panicle length” in the hybrid of rice F_2 Kuboyar \times Gagat and its parent forms

Результаты (Results)

Исходные родительские сорта Кубояр и Гагат немного отличались друг от друга по продолжительности вегетационного периода, Кубояр зацветал через 95 дней после появления всходов, Гагат на 5 дней позже – через 100 дней. Гибрид F_1 в 2018 г. был фоточувствительным и зацвел лишь в теплице через 187 дней после всходов (таблица 1).

Сравнение гибрида с родительскими сортами показало сверхдоминирование по вегетационному периоду ($hp = 35,8$) и количеству колосков на метелке ($hp = 14,4$), полное положительное доминирование по высоте растения ($hp = 1,0$), неполное доминирование по длине метелки ($hp = 0,8$), отсутствие доминирования по массе 1000 зерен ($hp = 0,0$) и гибридную депрессию по фертильности ($hp = -44,9$) (таблица 1). Несмотря на то, что в метелке гибрида сформировалось в среднем почти 200 колосков, в них завязалось в среднем всего 4,6 % семян. Это связано со структурными различиями хромосом подвидов *indica* и *japonica*, накопленными в процессе эволюции.

Гибридная популяция второго поколения показала широкий спектр изменчивости по количественным признакам растений.

По признаку «высота растений» родительские формы значительно различались, в среднем на 24,1 см (рис. 1).

У сорта Кубояр она составила в данном опыте 91,5 см, у сорта Гагат – 115,6 см, у гибрида – в среднем 107,4 см.

Кривая распределения частот (далее КРЧ) гибрида не много выходила за пределы изменчивости родительских форм, наблюдалось выщепление небольшого количества трансгрессивных форм.

Кривая распределения частот (КРЧ) F_2 имеет пять вершин, две из которых находятся в одних и тех же классах с родительскими вершинами, одна – посередине, а другие две смещены влево и вправо при частичном доминировании больших значений признака ($hp = 0,32$). Анализ данных в программе «Полиген А» позволил установить, что исходные родительские формы различались по аллельному состоянию трех пар генов (*aabbCC* и *AABBcc*), рекомбинация которых привела к выщеплению 1/64 доли растений с длиной стебля 140–145 см, детерминированной шестью доминантными генами (*AABBCC*) и 1/64 – полкарликов высотой 65–70 см, несущих рецессивные аллели (*aabbcc*). Таким образом, появились трансгрессивные формы с меньшей и большей высотой, чем у родительских сортов. Расщепление происходило в соотношении 1:6:15:20:15:6:1. Из них растений типа Кубояр с двумя доминантными генами было 15/64, типа Гагат с четырьмя доминантными генами – тоже 15/64. Средняя сила каждого доминантного аллеля – 4 см.

Таблица 2

Характеристика лучших форм F₂ с антоциановой окраской перикарпа в комбинации Кубояр × Гагат, 2019 г.

Сорт	Высота растения, см	Длина метелки, см	Общее число колосков, шт.	Масса 1000 зерен, г	Длина зерна, мм	Ширина зерна, мм
Кубояр	92	14,9	141	28,6	8,4	3,4
Гагат	116	19,5	100	31,4	10,5	2,9
7	110	21,4	106	30,2	10,5	2,8
12	93	18,6	250	25,8	9,0	3,2
24	125	20,7	228	23,1	9,1	3,1
27	130	25,0	270	23,1	9,7	3,1
36	92	23,5	387	20,5	8,6	3,0
72	70	14,4	369	26,4	8,2	3,5
74	110	22,0	143	33,1	9,7	3,4
84	110	19,8	148	30,5	10,5	3,1
87	111	22,7	156	28,5	10,1	2,8
90	80	17,8	146	33,3	9,5	3,2
127	78	18,3	98	30,0	10,6	3,0
σ	14,3	3,1	80,8	4,1	0,8	0,2

Table 2

Characterization of the best forms of F₂ with anthocyanin color of the pericarp in a combination of Kuboyar × Gagat, 2019

Variety	Plant height, cm	Panicle length, cm	Number of spikelets, pcs.	Weight of 1000 grains, g	Grain length, mm	Grain width, mm
Kuboyar	92	14.9	141	28.6	8.4	3.4
Gagat	116	19.5	100	31.4	10.5	2.9
7	110	21.4	106	30.2	10.5	2.8
12	93	18.6	250	25.8	9.0	3.2
24	125	20.7	228	23.1	9.1	3.1
27	130	25.0	270	23.1	9.7	3.1
36	92	23.5	387	20.5	8.6	3.0
72	70	14.4	369	26.4	8.2	3.5
74	110	22.0	143	33.1	9.7	3.4
84	110	19.8	148	30.5	10.5	3.1
87	111	22.7	156	28.5	10.1	2.8
90	80	17.8	146	33.3	9.5	3.2
127	78	18.3	98	30.0	10.6	3.0
σ	14.3	3.1	80.8	4.1	0.8	0.2

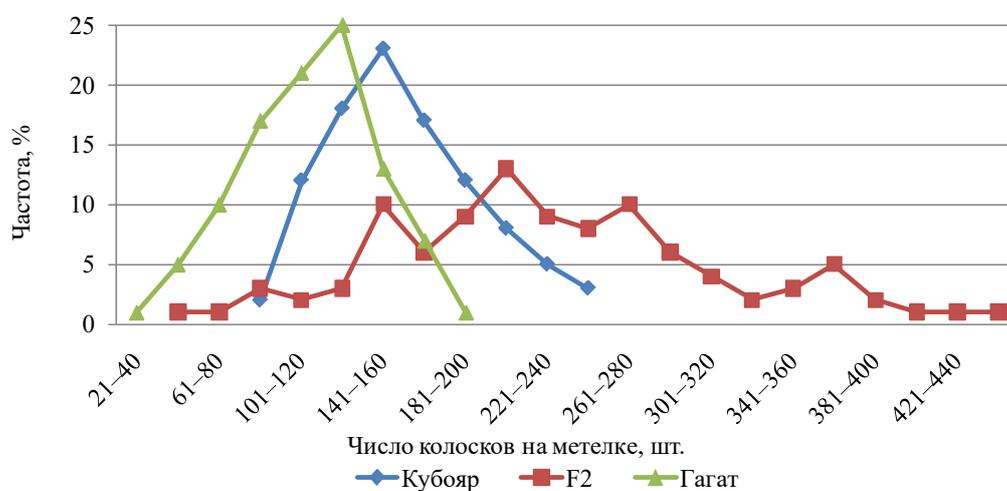


Рис. 3. Распределение частот признака «число колосков на метелке» у гибрида риса F₂ Кубояр × Гагат и его родительских форм

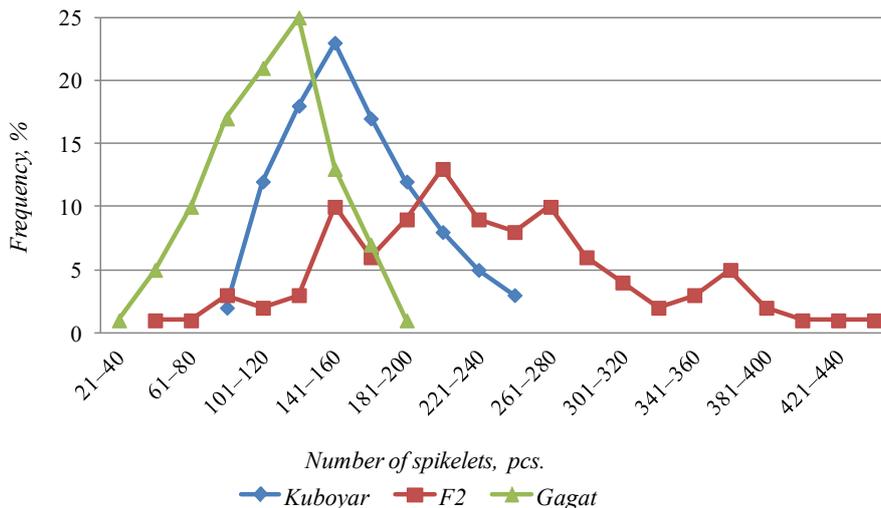


Fig. 3. Frequency distribution of the trait "number of spikelets" in the hybrid of rice F₂ Kuboyar × Gagat and its parent forms

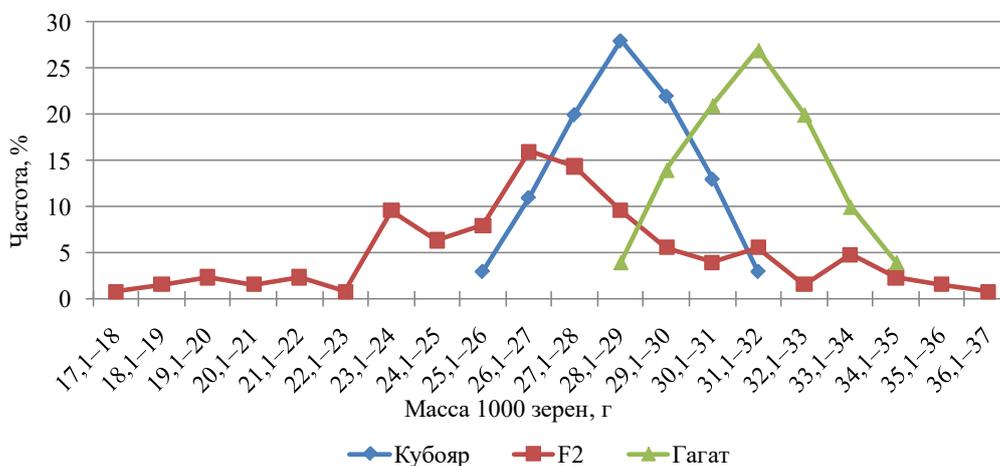


Рис. 4. Распределение частот признака «масса 1000 зерен» у гибрида риса F₂ Кубояр × Гагат и его родительских форм

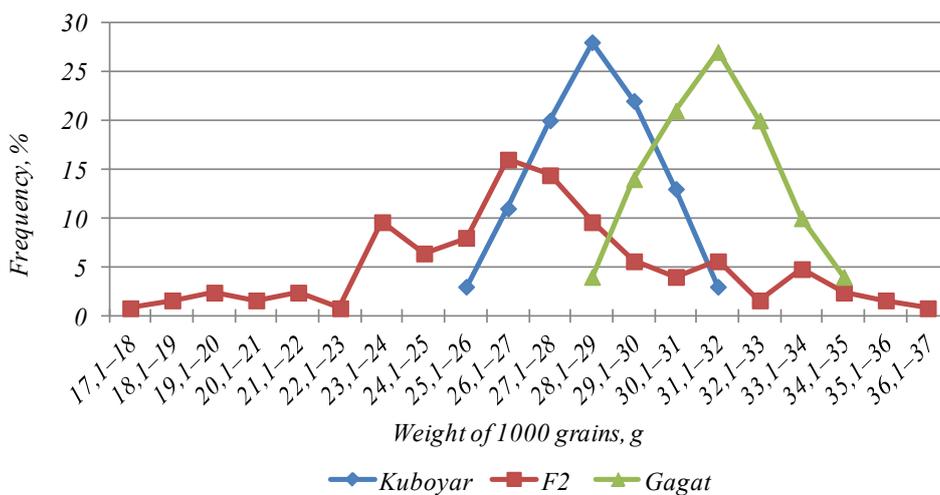


Fig. 4. Frequency distribution of the trait "weight of 1000 grains" in the hybrid of rice F₂ Kuboyar × Gagat and its parent forms

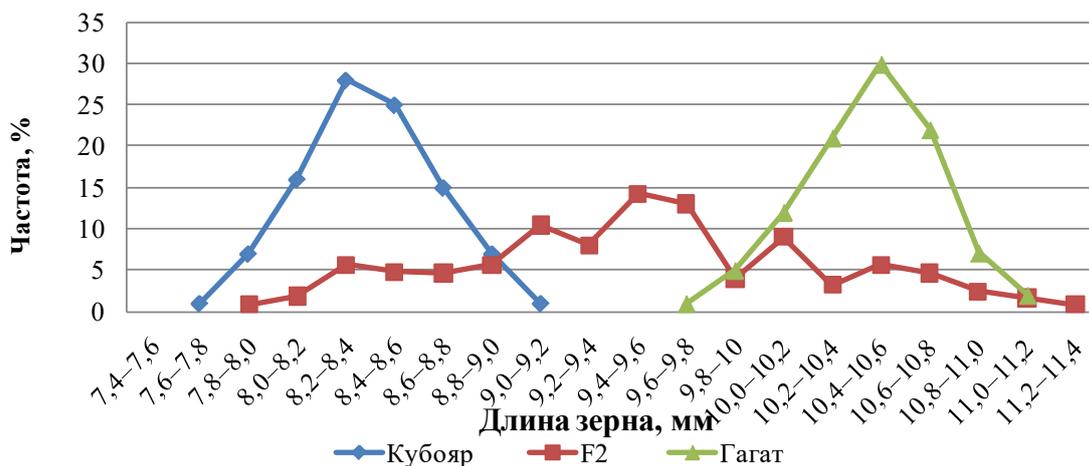


Рис. 5. Распределение частот признака «длина зерновки» у гибрида риса F₂ Кубояр × Гагат и его родительских форм

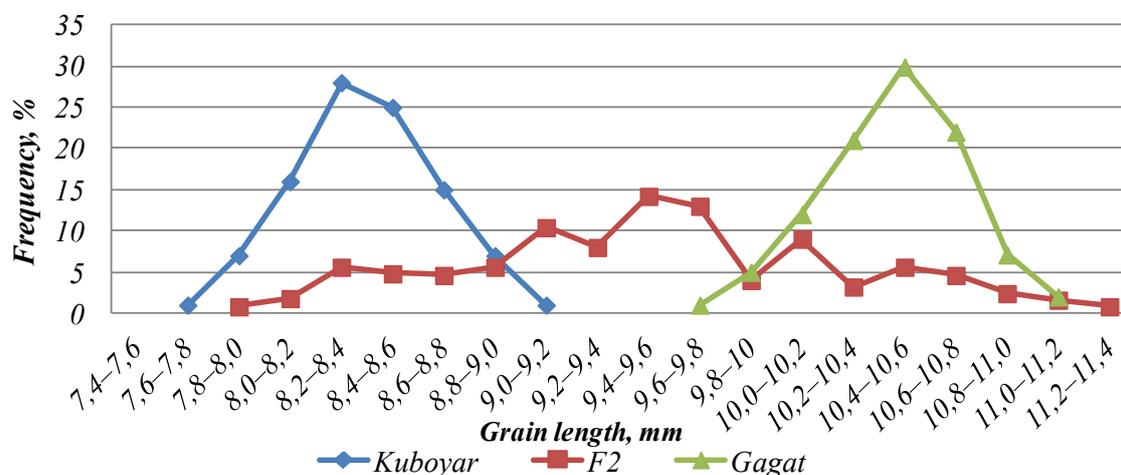


Fig. 5. Frequency distribution of the trait “grain length” in the hybrid of rice F₂ Kuboyar × Gagat and its parent forms

Длина метелки составила в среднем у Кубояра 14,9 см, у Гагата – 19,5 см, у гибрида – 20,3 см. Степень доминирования *hp* составила 1,36, т. е. наблюдалось сверхдоминирование.

КРЧ гибрида имела четырехвершинную конфигурацию и выходила вправо за пределы изменчивости родительского сорта Гагат, при этом большая вершина находилась посередине, в одном классе с вершиной его КРЧ (рис. 2). Установлены сверхдоминирование больших значений признака (*hp* = 1,36) и положительная трансгрессия, частота которой составила 11,7 %.

Различия между родителями больше, чем по одной паре генов. Отобрано в посев на F₃ 15 растений с длиной главной метелки от 25,2 до 28,8 см. Все они были высокорослыми с высотой растений 106–140 см. При этом длина метелки у гибрида среднеположительно коррелировала с высотой растений (*r* = 0,54) и антоциановой окраской цветковых чешуй (*r* = 0,50), но отрицательно – с фертильностью колосков (*r* = –0,40).

По признаку «число колосков на метелке» исходная родительская форма Гагат (100,2 шт.) уступала сорту Кубояр (141,4 шт.) на 41,2 шт., а их КРЧ находились в соседних классах (рис. 3). Среднее количество колосков на метелке у гибрида составило 233,4, варьируя от 44 до

458 шт. Степень доминирования составила 5,47, что свидетельствует о сверхдоминировании большей величины признака.

КРЧ гибрида существенно выходила вправо за пределы изменчивости родительских форм, наблюдалось выщепление большого числа форм с большим количеством колосков, что указывает на трансгрессивное расщепление.

К трансгрессивным генотипам при сегрегации гибридных популяций относятся такие, которые выходят за пределы изменчивости родительских сортов по величине признака в сторону как уменьшения, так и увеличения. Однако для селекционной работы чаще более значимы положительные трансгрессии, возникающие в результате рекомбинаций генов, контролирующих различные хозяйственные и биологические признаки [20, с. 27].

Степень трансгрессии по количеству колосков на метелке в наших исследованиях составила 47 %, частота – 25 %. В данном случае наблюдалось взаимодействие трех пар генов, причем у каждой родительской формы были и рецессивные, и доминантные аллели, но в разных локусах. Их перекомбинирование привело к проявлению гетерозиса и выщеплению форм с большим количеством колосков в метелке, которое определяется новыми соче-

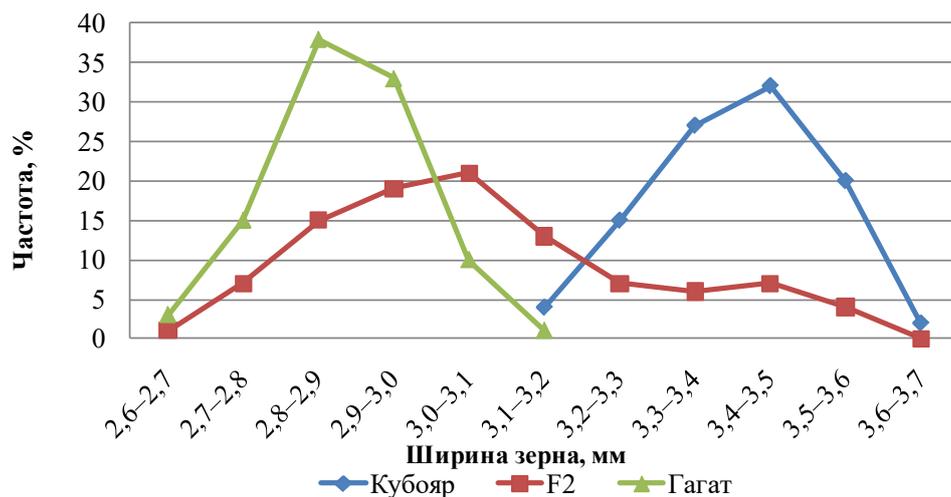


Рис. 6. Распределение частот признака «ширина зерновки» у гибрида риса F₂ Кубояр × Гагат и его родительских форм

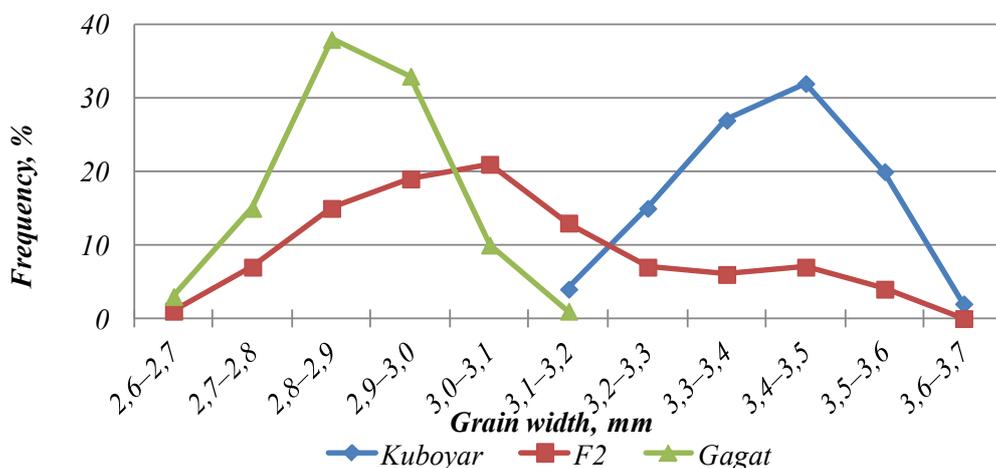


Fig. 6. Frequency distribution of the trait "grain width" in the hybrid of rice F₂ Kuboyar × Gagat and its parent forms

таниями аллелей генов. Расщепление происходило в отношении 1:6:15:20:15:6:1. У трех растений сформировалось от 406 до 458 колосков в метелке.

Общее количество колосков в метелке положительно коррелировало с числом зерен на ней ($r = 0,48$), числом пустых колосков ($r = 0,72$), плотностью метелки ($r = 0,92$), но отрицательно – с длиной зерновки ($r = -0,33$).

По признаку «масса 1000 зерен» исходные родительские формы различались на 2,8 г. У Кубояра она составляла 28,6 г, у Гагата – 31,4 г (таблица 1). Масса 1000 зерен в F₂ варьировала в пределах от 17 до 37 г (в среднем 27,2 г). КРЧ гибрида была пятивершинной, почти симметричной (рис. 4). При этом преобладали классы с небольшой массой зерновки и наблюдалось отрицательное сверхдоминирование этого признака ($h_p = -2,0$).

Расщепление было в соотношении 1:4:6:4:1, что можно объяснить наличием у родительских сортов в разных локусах доминантных аллелей с различной силой влияния на величину признака. От дигибридного скрещивания типа $Aabb \times aaBB$ появилось много мелко- и среднезерных форм и 6,25 % относительно крупнозерных двойных рецессивов с генотипом $aabb$.

Взаимодействие различных аллелей генов привело к появлению трансгрессивных форм, причем отрицательных трансгрессий было выявлено больше, чем положительных, что вызвано также неполным наливанием зерновок у позднеспелых форм. Массу 1000 зерен меньше минимальных значений Кубояра в пределах 14,0–24,7 г показал 31 образец. Кроме локусов, контролирующих массу зерна, значительное влияние на этот признак оказывают гены продолжительности вегетационного периода. Имелись также положительные трансгрессии, выявлено 8 растений с массой 1000 зерен от 34 до 37 г.

По длине зерновки исходный родительский сорт Гагат (10,5 мм) значительно превосходил сорт Кубояр (8,4 мм) на 2,1 мм. У гибридов этот признак колебался от 7,5 до 12 мм, в среднем – 9,5 мм. КРЧ гибрида была пятивершинной и находилась в пределах изменчивости родительских форм, трансгрессивное расщепление отсутствовало (рис. 5). Расщепление произошло в соотношении 1:4:6:4:1. Доминирование отсутствовало ($h_p = 0,05$). В данном случае наблюдалось взаимодействие двух пар генов, причем у одной родительской формы были только рецессивные, а у другой – доминантные аллели. Сила действия гена – 1,05 мм.

По ширине зерен родительские сорта различались на 0,5 мм, у Кубояра она составила 3,4 мм, у Гагата – 2,9 мм. Средняя ширина зерновки у гибрида F₂ оказалась 3,07 мм, варьируя в пределах изменчивости родительских сортов от 2,6 до 3,7 мм. КРЧ гибрида была двухвершинной, причем левая вершина оказалась самой высокой и находилась вблизи вершины сорта Гагат, правая – в одном классе с вершиной Кубояра (рис. 6). Наблюдались правосторонняя асимметрия и доминирование меньших значений признака ($h_p = -0,32$). Расщепление происходило по моногибридной схеме в соотношении 3:1. В гибридной популяции выщепилось примерно 25 % особей с шириной зерновки, как у Кубояра, следовательно, он отличается от Гагата аллельным состоянием одной пары генов. Сила действия гена составила 0,5 мм.

В таблице 2 представлена характеристика выделенных форм F₂, которые сочетают оптимальную высоту растения, имеют повышенную озерненность и массу 1000 зерен, а также черную окраску перикарпа. Эти формы были отобраны для посева третьего поколения в гибридном питомнике для дальнейшего изучения.

Их высота колебалась в пределах 70–130 см, длина метелки – 14,4–25,0 см, общее число колосков – 98–387 шт., масса 1000 зерен – 20,5–33,3 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 зерновки.

Обсуждение и выводы (Discussion and Conclusion)

Таким образом, в процессе генетического анализа гибрида Кубояр × Гагат были выявлены интересные закономерности. По высоте растения в первом поколении установлено полное положительное доминирование, во втором – частичное с положительными и отрицательными трансгрессиями, в результате чего в потомстве появилось 6,25% карликов и 6,25% - высокорослых растений.

По длине метелки в F₁ наблюдали неполное доминирование, а в F₂ – сверхдоминирование и положительную трансгрессию, в результате которой выщепились растения с длинными метелками до 30 см.

По числу колосков на метелке и в первом, и во втором поколении установлено сверхдоминирование и гетерозис. Трансгрессия была значительной, в F₂ появились формы, несущие до 440 колосков, тогда как у лучшего родительского сорта Кубояр максимум – 250 штук. Такие формы появились в результате рекомбинации трех пар генов, причем доминантные аллели дали максимальное проявление признака.

По признаку «масса 1000 зерен» установлены отсутствие доминирования в первом поколении и отрицательное сверхдоминирование – во втором, что связано с появлением значительного количества позднеспелых не полностью вызревших к уборке растений. Различия исходных родительских сортов по аллельному состоянию двух локусов привели к появлению как более мелкозерных форм, чем они, так и относительно крупнозерных (34–37 г).

Различия по длине зерновки определялись двумя генами, доминирование которых отсутствовало, т. е. наблюдалось промежуточное наследование.

По ширине зерен различия были по одной паре генов с неполным доминированием меньших значений признака. Трансгрессии отсутствовали.

Таким образом, различия между родительскими сортами определялись относительно малым количеством генов по каждому признаку, что позволяет выявить рекомбинантные формы с нужным для селекции сочетанием признаков из не очень больших по численности гибридных популяций.

Для дальнейшей селекционной работы отобраны формы F₂ с черной окраской перикарпа, сочетающие оптимальную высоту растения, длину метелки, повышенную озерненность и массу 1000 зерен.

Библиографический список

1. Kushwaha U. K. S. Black Rice: Research, History, and Development // *Advances in Plants & Agriculture Research*. 2016. No. XX. Pp. 21–47. DOI: 10.15406/apar.2016.05.00165.
2. Ciulu M., Cádiz-Gurrea M. L., Segura-Carretero A. Extraction and Analysis of Phenolic Compounds in Rice: A Review // *Molecules*. 2018. No. 23 (11). P. 2890. DOI: 10.3390/molecules23112890.
3. Гончарова Ю. К., Бушман Н. Ю., Верецагина С. А. Сорта риса с окрашенным перикарпом // *Рисоводство*. 2015. № 1–2 (26–27). С. 9–11.
4. Lei L., Zheng H. L., Wang J. G., Liu H. L., Sun J., Zhao H. W., Yang L. M., Zou D. T. Genetic dissection of rice (*Oryza sativa* L.) tiller, plant height, and grain yield based on QTL mapping and metaanalysis // *Euphytica*. 2018. V. 214. No. 109. Pp. 1–17.
5. Sasaki A., Ashikari M., Ueguchi-Tanaka M., Itoh H., Nishimura A., Swapan D., Ishiyama K., Saito T., Kobayashi M., Khush G. Green revolution: a mutant gibberellin-synthesis gene in rice // *Nature*. 2002. No. 416. Pp. 701–702.
6. Zhou L., Liu S., Wu W., Chen D., Zhan X., Zhu A., Zhang Y., Sheng S., Cao L., Lou X., Xu H. Dissection of genetic architecture of rice plant height and heading date by multiple-strategy-based association studies // *Scientific Reports*. 2016. No. 6. P. 29718.
7. Han Z., Hu W., Tan C., Xing Y. QTLs for heading data and plant height under multiple environments in rice // *Genetica*. 2017. No. 145. Pp. 67–77. DOI: 10.1007/s10709-016-9946-6.
8. Liu F., Wang P., Zhang X., Li X., Yan X., Fu D., Wu G. The genetic and molecular basis of crop height based on a rice model // *Planta*. 2018. No. 247. Pp. 1–26.
9. Zeng Y., Chen Y., Ji Zh., Liang Y., Zheng A., Wen Zh., Yang C. Control of plant height by 24 alleles at 12 quantitative trait loci in rice // *Crop Breeding and applied Biotechnology*. 2019. Vol. 19. No. 2. Pp. 200–207.

10. Liu E., Liu Y., Wu G., Zeng S., Thu G., Thi T. G. T., Liang L., Liang Y., Dong Z., She D., Wang H., Zaid I. U., Hong D. Identification of a candidate gene for panicle length in rice (*Oryza sativa* L.) via association and linkage analysis // *Frontiers in Plant Science*. 2016. Vol. 7. No. 596. Pp. 1–13. DOI: 10.3389/fpls.2016.00596.
11. Wang X., Liu G., Wang Zh., Chen S., Xiao Y., Yu Ch. Identification and application of major quantitative trait loci for panicle length in rice (*Oryza sativa*) through single-segment substitution lines // *Plant breeding*. 2019. Vol. 138 (3). Pp. 299–308. DOI: 10.1111/pbr.12687.
12. Niu X., Zhu Y., Sun Zh., Yu S., Zhuang J., Fan Y. Identification and validation of quantitative trait loci for grain number in rice (*Oryza sativa* L.) // *Agronomy*. 2020. Vol. 10. 180. DOI: 10.3390/agronomy10020180.
13. Sasaki K., Fujita D., Koide Y., Lumanglas P. D., Gannaban R. B., Tagle A. G., Obara M., Fukuta Y., Kobayashi N., Ishimaru T. Fine mapping of a quantitative trait locus for spikelet number per panicle in a new plant type rice and evaluation of a near-isogenic line for grain productivity // *Journal of Experimental Botany*. 2017. Vol. 68. Iss. 11. Pp. 2693–2702. DOI: 10.1093/jxb/erx128.
14. Susilowati M., Aswidinnoor H., Enggarini W., Trijatmiko K. R. Identification of a major quantitative trait locus for grain weight in rice using microsatellite marker // *Makara Journal of Science*. 2017. Vol. 21. No. 4. Pp. 155–162. DOI: 10.7454/mss.v21i4.6590.
15. Xu F. F., Jin L., Huang Y., Tong Ch., Chen Y. L., Bao J. S. Association mapping of quantitative trait loci for yield-related agronomic traits in rice (*Oryza sativa* L.) // *Journal of Integrative Agriculture*. 2016. No. 15 (10). Pp. 2192–2202. DOI: 10.1016/S2095-3119(15)61244-8.
16. Zeng Y., Ji Z., Wen Z., Liang Y., Yang C. Combination of eight alleles at four quantitative trait loci determines grain length in rice // *PLoS ONE*. 2016. No. 11. P. e0150832. DOI: 10.1371/journal.pone.0150832.
17. Sun P., Zheng Y., Li P., Ye H., Zhou H., Gao G., He Y. Dissection and validation of minor quantitative trait loci (QTLs) conferring grain size and weight in rice // *BioRxiv*. The preprint server for biology. 2019. Pp. 1–27. DOI: 10.1101/511139.
18. Yuan H., Qin P., Hu L., Zhan S., Wang S., Gao P., Li J., Jin M., Xu Z., Gao Q., Du A., Tu B., Chen W., Ma B., Wang Y., Li S. OsSPL18 controls grain weight and grain number in rice // *Journal of Genetics and Genomics*. 2019. No. 46. Pp. 41–51. DOI: 10.1016/j.jgg.2019.01.003.
19. 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.
20. Орлюк А. П., Базалий В. В. Принципы трансгрессивной селекции пшеницы: монография. Херсон, 1998. 271 с.

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 quantitative traits in the rice hybrid Kuboyar × Gagat

P. I. Kostylev[✉], E. V. Krasnova¹, A. V. Aksenov¹, E. S. Balyukova¹

¹ Agricultural Research Center “Donskoy”, Zernograd, Russia

[✉]E-mail: p-kostylev@mail.ru

Abstract. Rice is one of the main food items in the world. White rice is mainly used, but there are also varieties with red, brown and black pericarp grains. This rice is much healthier. The article is devoted to the creation of new lines of rice with black pericarp. **The purpose** of the work is to study the inheritance of varying quantitative traits in an interspecific hybrid of rice Kuboyar × Gagat, with subsequent selection of isolated samples. **Methods.** Hybridization of these varieties was carried out in 2017. Mathematical processing of research data was performed Using the program Statistica 6. For genetic analysis, the program “Polygen A” was used by A. F. Merezhko (2005). The research was conducted in 2018–2019 on the basis of a Separate division “Proletarskoe” of the Rostov region. **Scientific novelty.** A genetic analysis of varying quantitative traits that affect the grain productivity of rice was performed, and a number of new patterns were established. **Results.** Inheritance of plant height in F₂ hybrids was based on the type of overdomination of large trait values. The parent forms differed in the allelic state of the two

pairs of genes. Along the length of the panicle, there was a partial negative dominance and monogenic differences in crossed varieties. According to the number of spikelets on the panicle, overdomination of a larger trait value and the interaction of two pairs of genes were established. By the mass of 1000 grains, partial dominance of large values of the trait and monogenic differences in the initial parent forms were established. There was no dominance in the length of the grain, and the parent forms differed by two pairs of genes. The grain width was dominated by smaller values of the trait, splitting was performed according to the monohybrid scheme. The selection of isolated samples forming a compact erect panicle and grains with a black pericarp was carried out for further selection work.

Keywords: rice, hybrid, inheritance, quantitative characteristics, plant height, panicle length, grain.

For citation: Kostylev P. I., Krasnova E. V., Aksenov A. V., Balyukova E. S. Analiz nasledovaniya kolichestvennykh priznakov u gibrida risa Kuboyar × Gagat [Analysis of the inheritance of quantitative traits in the rice hybrid Kuboyar × Gagat] // Agrarian Bulletin of the Urals. 2020. No. 11 (202). Pp. 64–75. DOI: 10.32417/1997-4868-2020-202-11-64-75. (In Russian.)

Paper submitted: 16.05.2020.

References

1. Kushwaha U. K. S. Black Rice: Research, History, and Development // *Advances in Plants & Agriculture Research*. 2016. No. XX. Pp. 21–47. DOI: 10.15406/apar.2016.05.00165.
2. Ciulu M., Cádiz-Gurrea M. L., Segura-Carretero A. Extraction and Analysis of Phenolic Compounds in Rice: A Review // *Molecules*. 2018. No. 23 (11). P. 2890. DOI: 10.3390/molecules23112890.
3. Goncharova Yu. K., Bushman N. Yu., Vereshchagina S. A. Sorta risa s okrashennym perikarpom [Varieties of rice with colored pericarp] // *Risovodstvo*. 2015. No. 1–2 (26–27). Pp. 9–11. (In Russian.)
4. Lei L., Zheng H. L., Wang J. G., Liu H. L., Sun J., Zhao H. W., Yang L. M., Zou D. T. Genetic dissection of rice (*Oryza sativa* L.) tiller, plant height, and grain yield based on QTL mapping and metaanalysis // *Euphytica*. 2018. V. 214. No. 109. Pp. 1–17.
5. Sasaki A., Ashikari M., Ueguchi-Tanaka M., Itoh H., Nishimura A., Swapan D., Ishiyama K., Saito T., Kobayashi M., Khush G. Green revolution: a mutant gibberellin-synthesis gene in rice // *Nature*. 2002. No. 416. Pp. 701–702.
6. Zhou L., Liu S., Wu W., Chen D., Zhan X., Zhu A., Zhang Y., Sheng S., Cao L., Lou X., Xu H. Dissection of genetic architecture of rice plant height and heading date by multiple-strategy-based association studies // *Scientific Reports*. 2016. No. 6. P. 29718.
7. Han Z., Hu W., Tan C., Xing Y. QTLs for heading data and plant height under multiple environments in rice // *Genetica*. 2017. No. 145. Pp. 67–77. DOI: 10.1007/s10709-016-9946-6.
8. Liu F., Wang P., Zhang X., Li X., Yan X., Fu D., Wu G. The genetic and molecular basis of crop height based on a rice model // *Planta*. 2018. No. 247. Pp. 1–26.
9. Zeng Y., Chen Y., Ji Zh., Liang Y., Zheng A., Wen Zh., Yang C. Control of plant height by 24 alleles at 12 quantitative trait loci in rice // *Crop Breeding and applied Biotechnology*. 2019. Vol. 19. No. 2. Pp. 200–207.
10. Liu E., Liu Y., Wu G., Zeng S., Thu G., Thi T. G. T., Liang L., Liang Y., Dong Z., She D., Wang H., Zaid I. U., Hong D. Identification of a candidate gene for panicle length in rice (*Oryza sativa* L.) via association and linkage analysis // *Frontiers in Plant Science*. 2016. Vol. 7. No. 596. Pp. 1–13. DOI: 10.3389/fpls.2016.00596.
11. Wang X., Liu G., Wang Zh., Chen S., Xiao Y., Yu Ch. Identification and application of major quantitative trait loci for panicle length in rice (*Oryza sativa*) through single-segment substitution lines // *Plant breeding*. 2019. Vol. 138 (3). Pp. 299–308. DOI: 10.1111/pbr.12687.
12. Niu X., Zhu Y., Sun Zh., Yu S., Zhuang J., Fan Y. Identification and validation of quantitative trait loci for grain number in rice (*Oryza sativa* L.) // *Agronomy*. 2020. Vol. 10. 180. DOI: 10.3390/agronomy10020180.
13. Sasaki K., Fujita D., Koide Y., Lumanglas P. D., Gannaban R. B., Tagle A. G., Obara M., Fukuta Y., Kobayashi N., Ishimaru T. Fine mapping of a quantitative trait locus for spikelet number per panicle in a new plant type rice and evaluation of a near-isogenic line for grain productivity // *Journal of Experimental Botany*. 2017. Vol. 68. Iss. 11. Pp. 2693–2702. DOI: 10.1093/jxb/erx128.
14. Susilowati M., Aswidinnoor H., Enggarini W., Trijatmiko K. R. Identification of a major quantitative trait locus for grain weight in rice using microsatellite marker // *Makara Journal of Science*. 2017. Vol. 21. No. 4. Pp. 155–162. DOI: 10.7454/mss.v21i4.6590.
15. Xu F. F., Jin L., Huang Y., Tong Ch., Chen Y. L., Bao J. S. Association mapping of quantitative trait loci for yield-related agronomic traits in rice (*Oryza sativa* L.) // *Journal of Integrative Agriculture*. 2016. No. 15 (10). Pp. 2192–2202. DOI: 10.1016/S2095-3119(15)61244-8.
16. Zeng Y., Ji Z., Wen Z., Liang Y., Yang C. Combination of eight alleles at four quantitative trait loci determines grain length in rice // *PLoS ONE*. 2016. No. 11. P. e0150832. DOI: 10.1371/journal.pone.0150832.
17. Sun P., Zheng Y., Li P., Ye H., Zhou H., Gao G., He Y. Dissection and validation of minor quantitative trait loci (QTLs) conferring grain size and weight in rice // *BioRxiv*. The preprint server for biology. 2019. Pp. 1–27. DOI: <https://doi.org/10.1101/511139>.

18. Yuan H., Qin P., Hu L., Zhan S., Wang S., Gao P., Li J., Jin M., Xu Z., Gao Q., Du A., Tu B., Chen W., Ma B., Wang Y., Li S. OsSPL18 controls grain weight and grain number in rice // Journal of Genetics and Genomics. 2019. No. 46. Pp. 41–51. DOI: 10.1016/j.jgg.2019.01.003.

19. 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 RASHN, VNII risa. Krasnodar, 2005. Pp. 107–117. (In Russian.)

20. Orlyuk A. P., Bazaliy V. V. Printsipy transgressivnoy selektsii pshenitsy: monografiya [Principles of transgressive wheat selection: monograph]. Kherson, 1998. 271 p. (In Russian.)

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, krasnoaelena67@mail.ru

Aleksandr 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, research laboratory assistant 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