

НАСЛЕДОВАНИЕ РЯДА КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ В ПОКОЛЕНИЯХ ГИБРИДА РИСА КУБОЯР × ГАГАТ

П.И. Костылев¹, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории селекции и семеноводства риса, ORCID ID: 0000-0002-4371-6848;

Е.В. Краснова¹, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник лаборатории селекции и семеноводства риса, ORCID ID: 0000-0002-3392-4774;

Г.А. Сирапионов², агроном, ORCID ID: 0000-0001-8976-2703

¹ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской»,

347740, Ростовская обл., г. Зерноград, Научный городок 3; e-mail: vniizk30@mail.ru;

²Азово-Черноморский инженерный институт – филиал ФГБОУ ВО «Донской государственный аграрный университет»,

347740, Ростовская обл., г. Зерноград, ул. Ленина, 21

Рис – это важный продукт питания людей. В мире на пищевые цели в основном используют сорта белозерного риса, но встречаются сорта, у которых перикарп зерна имеет красную, коричневую, фиолетовую или черную окраску. Он более полезный для укрепления здоровья. В статье представлены результаты генетического анализа наследования ряда изменчивых количественных признаков в популяциях гибридов первого-третьего поколений риса от гибридизации сортов Кубояр и Гагат. Сорт Кубояр – среднерослый, метелка компактная прямостоячая, зерновка овальная, перикарп белый. Сорт Гагат – высокорослый, метелка длинная поникающая, зерновка длинная, перикарп черный. Работу вели в 2018–2020 гг. на территории ОП «Пролетарское» Ростовской области. Анализ наследования некоторых количественных признаков, оказывающих прямое влияние на урожайность зерна риса, позволил установить новые закономерности наследования. По высоте растений у гибридов F_2 и F_3 выявлено частичное доминирование наибольших величин признака. У родительских форм установлены аллельные различия 3-х пар генов. Признак «длина метелки» показал сверхдоминирование признака в F_2 , отсутствие его в F_3 и дигенные различия родительских сортов. Признак «количество колосков на метелке» продемонстрировал сверхдоминирование больших значений и положительную трансгрессию. По массе 1000 зерен гибриды обоих поколений расщеплялись по дигенной схеме в соотношении 1:4:6:4:1. Не было доминирования по признаку «длина зерновки», исходные сорта имели различия по 2-м парам генов. По признаку «ширина зерновки» наблюдалось неполное доминирование меньших величин, происходило моногибридное расщепление. Отобраны лучшие растения F_3 , имеющие черную окраску перикарпа, средние величины высоты растений, длины метелок, массы 1000 зерен и повышенное количество зерен на метелке, для последующего селекционного процесса.

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

Для цитирования: Костылев П.И., Краснова Е.В. Сирапионов Г.А. Наследование ряда количественных признаков в поколениях гибрида риса Кубояр × Гагат // Зерновое хозяйство России. 2021. № 5(77). С. 9–16. DOI: 10.31367/2079-8725-2021-77-5-9-16.



INHERITANCE OF SOME QUANTITATIVE TRAITS IN THE HYBRID GENERATIONS 'KUBOYAR × GAGAT'

P.I. Kostylev¹, Doctor of Agricultural Sciences, professor, main researcher of the laboratory for rice breeding and seed production, ORCID ID: 0000-0002-4371-6848;

E.V. Krasnova¹, Candidate of Agricultural Sciences, leading researcher of the laboratory for rice breeding and seed production, ORCID ID: 0000-0002-3392-4774;

G.A. Sirapionov², agronomist, ORCID ID: 0000-0001-8976-2703

¹Agricultural Research Center "Donskoy",

347740, Rostov region, Zernograd, Nauchny Gorodok, 3; email: vniizk30@mail.ru

²Azov-Blacksea Engineering Institute, branch of the Donskoy State Agricultural University
347740, Rostov region, Zernograd, Lenin Str., 21

Rice is an important food for humans. In the world, for food purposes white-grain rice varieties are mainly used, but there are varieties in which kernel pericarp is of red, brown, purple or black color. Such rice is more beneficial for health promotion. The current paper has presented the results of genetic analysis of the inheritance of a number of variable quantitative traits in rice hybrid populations of the first and third generations obtained by the hybridization of the varieties 'Kuboyar' and 'Gagat'. The variety 'Kuboyar' is medium-sized, with a compact erect panicle, an oval caryopsis and white pericarp. The variety 'Gagat' is tall, with a long drooping panicle, a long kernel and black pericarp. The work was carried out on the territory of the OP 'Proletarskoe' of the Rostov region in 2018–2020. The analysis of the inheritance of some quantitative traits that have a direct impact on the rice productivity made it possible to establish new inheritance regularities. According to the trait 'plant height' there has been identified partial dominance of the largest values of the trait in the hybrids F_2 and F_3 . Allelic differences of 3 pairs of genes were identified in parental forms. The trait 'panicle length' showed overdominance of the trait in F_2 , it was absent in F_3 , and there were digenic differences in parental forms. The trait 'number of spikelets per panicle' demonstrated overdominance of large values and positive transgression. According to the trait '1000-grain weight', the hybrids of both generations were split by the

digenic scheme in a ratio of 1:4:6:4:1. There was no dominance in the trait 'kernel length'; the initial varieties had differences in 2 pairs of genes. According to the trait 'kernel width', there was identified incomplete dominance of smaller values, and there was monohybrid split. There have been selected the best plants F_3 with a black pericarp, average values of the traits 'plant height', 'panicle length', '1000-grain weight' and an increased number of grains per panicle for the further breeding process.

Keywords: rice, hybrid, inheritance, dominance, gene, quantitative traits, plant height, panicle length, kernel.

Введение. Примерно половина населения мира зависит от риса (*Oryza sativa* L.) как основного продукта питания и источника энергии. В основном широко используется белый рис, однако существуют специальные сорта, имеющие черную, коричневую, красную и фиолетовую окраску (Kushwaha, 2016).

Окраска перикарпа определяется антоцианами (черная) и антоцианидинами (красная). Их высокое содержание в перикарпе риса полезно для здоровья людям с различными заболеваниями (Ciulu et al., 2018).

При создании черnozерных сортов риса нужно, чтобы они имели высокую урожайность, не уступая белозерным, поэтому они должны иметь оптимальные параметры количественных признаков.

Длина стеблей риса оказывает косвенное влияние на устойчивость растений к полеганию. У полегших растений теряется урожайность. Кроме того, она определяет массу соломы, уменьшая индекс урожая. Установлено, что высота растений и продуктивная кустистость существенно коррелируют с урожайностью зерна риса (Lei et al., 2018). Высота растений риса определяется локусами количественных признаков, расположенными на двенадцати хромосомах (Zhou et al., 2016; Zeng et al., 2019).

Форму и структуру метелки риса в значительной степени определяют ее длина и толщина веточек. Они оказывают влияние на такие элементы структуры урожая, как число зерновок на метелке, ее плотность и форма зерна. Известно около 200 QTL, расположенных в хромосомах 4, 6, 7 и 9, которые влияют на длину метелок и используются в селекционной работе (Liu et al., 2016; Wang et al., 2019).

Урожайность риса – это сложный количественный агрономический признак, мультипликативно определяемый тремя основными компонентами, такими как количество зерен на метелке, масса тысячи зерен и число продуктивных стеблей, несущих метелки, на растении.

Число колосков и зерен в метелке являются очень важными признаками, определяющими урожайность риса. К настоящему времени обнаружено много генов, контролирующих количество зерен на метелке, такие, как *Gn1a*, *DEP1*, *IPA1*, *LP*, *DST* и *FZP*. Всего было найдено 58 QTL, расположенных во всех 12 хромосомах риса (Niu et al., 2020).

Sasaki et al. (2017) нашли два QTL, влияющих на количество колосков в метелке, в хромосоме 12: *qTSN12.1* и *qTSN12.2*, которые значительно увеличивали число 1-х и 2-х веточек. В метелках почти изогенных линий с этими локусами количество колосков было значитель-

но больше (189–199), чем у исходного сорта IR 64 (141). Эти линии также имели более высокую фертильность, массу 1000 зерен и урожайность зерна с единицы площади. Эти QTL можно использовать для генетического улучшения сортов риса.

Размер зерна (длина, ширина и толщина зерна) также тесно связан с продуктивностью риса (Zhong et al., 2020). Сообщалось, что многие гены контролируют размер зерна, количество зерен и урожайность. Для признаков «длина, ширина и масса зерновки» были определены гены: *GS3*, *GS5* и другие. Ген *GS3* является основным геном, контролирующим длину зерна риса, и часто встречается в различных сортах (Fan et al., 2009). Ген *GW5* регулирует ширину и массу рисовых зерен (Weng et al., 2008). Xu F. et al. (2016) изучили 416 образцов риса, используя 143 маркера и опираясь на фенотипическую изменчивость выявили 27 QTL, определяющих размер зерновки.

Zeng Y. et al. (2016), изучив 5 гибридных популяций, обнаружили, что длина зерновки контролирует четыре QTL (*GL-3-1*, *GL-3-2*, *GL-4* и *GL-7*). С помощью линейного регрессионного анализа установлено, что длину зерновки контролирует сочетание из 8-ми аллелей. У растений, несущих больше аллелей, повышающих длину зерна, была более длинная зерновка, и наоборот.

Susilowati et al. (2017) провели изучение основных QTL, контролирующих массу зерновок. Главный QTL, влияющий на этот признак, находится в хромосоме 3. Другие QTL выявлены на второй, пятой, восьмой и двенадцатой хромосомах. Этим признаком управляют такие гены, как *TGW6*, *WTG1*, *Osp18* (Yuan et al., 2019).

Селекцию риса с черным перикарпом ведут во многих странах, в том числе в России в ФНЦ риса. Создание таких сортов для условий Ростовской области тоже актуально, поэтому для повышения эффективности селекции нужно знать, как наследуются признаки у гибридов от скрещивания сортов, имеющих белый и черный перикарп.

Цель работы: сравнительный анализ наследования ряда основных количественных признаков в популяциях 2-го и 3-го поколений гибрида риса Кубояр × Гагат и отбор для селекционной работы лучших форм с морфологическими признаками оптимальной величины.

Материалы и методы исследования. Исследования вели в 2018–2020 гг. в ОП «Пролетарское» Ростовской области. Скрещивание провели в 2017 году. Для генетического анализа использовали гибриды первого (2018 г.), второго (2019 г.) и третьего (2020 г.) поколений, полученных от гибридизации сортов риса Кубояр × Гагат.

Сорт Кубояр характеризуется среднеспелостью (125 дней), среднерослостью (высота 90 см), компактной прямостоячей метелкой (15 см), несущей 130-160 колосков. Зерновки длиной 8,5 мм, шириной 3,5 мм. Соотношение $l/b = 2,4$. Масса тысячи зерновок составляет 28–29 г. Зерновка белая, стекловидная (97%).

Сорт Гагат является среднепоздним (130 дней) высокорослым (высота 111 см), с длинной поникающей метелкой (20 см), на которой формируется 120–150 колосков. Зерновки стекловидные (98%), длинные (10,2 мм), узкие (2,8 мм), $l/b = 2,4$, с темно-фиолетовым перикарпом. Масса 1000 семян составляет 31,1–32 г.

В опытах применяли Методику полевого опыта (Доспехов, 1985). Для математической обработки информации использовали программы MSExcel, Statistica 8, для гибридологического анализа – программу Полиген А (Мережко, 2005).

Результаты и их обсуждение. Взятые в качестве родительских форм сорта Кубояр

и Гагат несколько различались по вегетационному периоду, Кубояр зацвел через 95 дней после появления всходов, Гагат – позже на 5 дней, через 100 дней. Гибрид первого поколения проявил доминантные гены фоточувствительности и в 2018 году цвел только в теплице через полгода от начала всходов.

У гибрида первого поколения сверхдоминировал признак «количество колосков в метелке» ($h_p = 14,4$), положительно доминировали высота растений ($h_p = 1,0$) и длина метелки ($h_p = 0,8$). Масса 1000 семян и длина зерновки показали промежуточное наследование ($h_p = 0,0$ и $-0,09$), по ширине зерновки наблюдалась неполное отрицательное доминирование ($h_p = -0,33$). В метелках гибридных растений количество колосков достигало 200, однако в них наливалось в среднем только 4,6% семян. Причина этого заключается в структурных различиях хромосом этих двух родительских подвидов *indica* и *japonica*, которые они накопили в процессе филогенеза.

1. Характеристика сортов риса Кубояр и Гагат и трех поколений гибрида между ними, а также степень доминирования, h_p (2018–2020 гг.)

1. Characteristics of the rice varieties 'Kuboyar' and 'Gagat' and three hybrid generations between them, as well as dominance degree, h_p (2018–2020)

Название	Высота растения, см	Длина метелки, см	Число колосков, шт.	Масса 1000 зерен, г	Длина зерновки, мм	Ширина зерновки, мм
Кубояр (1)	86,8	15,3	130,5	29,0	8,57	3,36
Кубояр (2)	91,5	14,9	141,4	28,6	8,40	3,40
Кубояр (3)	82,5	15,1	140,0	26,6	8,75	3,32
Гагат (1)	116,2	20,1	120,4	31,2	10,53	2,94
Гагат (2)	115,6	19,5	100,2	31,4	10,50	2,90
Гагат (3)	106,3	21,2	147,8	28,4	10,55	2,98
Гибрид F_1	116,4	19,7	198,0	30,1	9,46	3,08
Гибрид F_2	107,4	20,3	233,4	27,2	9,50	3,07
Гибрид F_3	96,9	18,1	168,6	27,3	9,41	3,09
$h_p F_1$	1,00	0,80	14,40	0,00	-0,09	-0,33
$h_p F_2$	0,32	1,36	5,47	-2,00	0,05	-0,32
$h_p F_3$	0,21	0,00	6,33	-0,27	-0,27	-0,36

1 – 2018 г., 2 – 2019 г., 3 – 2020 г.

Гибридные популяции второго и третьего поколений показали широкую вариабельность всех количественных признаков растений.

Растения родительских сортов существенно различались по высоте, в среднем на 24 см.

У Кубояра она составляла 82,5–91,5 см, у Гагата – 106,3–115,6 см, у гибрида F_2 – в среднем 107,4 см, F_3 – 96,9 см. Все формы имели в 2020 году более низкие значения, чем в 2019 г.



Рис. 1. Распределение частот признака «высота растений» у родительских форм и гибрида риса F_2 – F_3 Кубояр × Гагат
Fig. 1. Frequency distribution of the trait 'plant height' in the parental forms and rice hybrid F_2 – F_3 'Kuboyar × Gagat'

Кривые распределения частот признака (далее КРЧ) гибридных популяций в обоих поколениях слегка выходили за пределы вариабельности исходных сортов, выщеплялось небольшое количество трансгрессивных особей.

КРЧ второго поколения имела пять вершин, две из которых находились в тех же классах, что и родительские вершины, одна – между ними, а две другие – по краям слева и справа, имелось частичное положительное доминирование этого признака ($h_p = 0,32$). Генетический анализ числового материала с помощью программы Полиген А показал, что родительские сорта отличались по аллелям 3-х пар генов (aabbCC и AABVcc), в результате чего произошла сегрегация в соотношении 1:6:15:20:15:6:1. Каждый доминантный аллель увеличивал высоту в среднем на 4 см. В третьем поколении также наблюдалось частичное положительное доминирование признака ($h_p = 0,21$). Преобладали более высокорослые формы. Кривая имела правостороннюю асимметрию, а ее вершина была смещена влево.

В 2019 году метелка у сорта Кубояра была в среднем длиной 14,90 см, у сорта Гагат – 19,50 см, у гибрида F_2 – 20,30 см. Этот признак сверхдоминировал ($h_p = 1,36$).

КРЧ гибрида имела четыре вершины и положительную трансгрессию с частотой 11,7%. Наибольшая вершина размещалась в одном классе с вершиной Гагата (рис. 2). Родительские сорта отличались друг от друга более, чем по 1-й паре генов.

В 2020 году длина метелки Кубояра составила 15,1 см, Гагата – 21,2 см, а всех гибридных растений F_3 варьировала в пределах изменчивости родительских форм (в среднем 18,1 см). Доминирование отсутствовало, $h_p = 0,0$. КРЧ признака в гибридной популяции имела симметрию и одну вершину, которая располагалась на равном расстоянии от родительских вершин (рис. 1). Использование для генетического анализа компьютерной программы Полиген А позволило определить, что родительские сорта различались по двум парам генов, сегрегация гибридного потомства происходила в соотношении 1:4:6:4:1. При этом средняя величина силы гена была примерно 3,0 см.

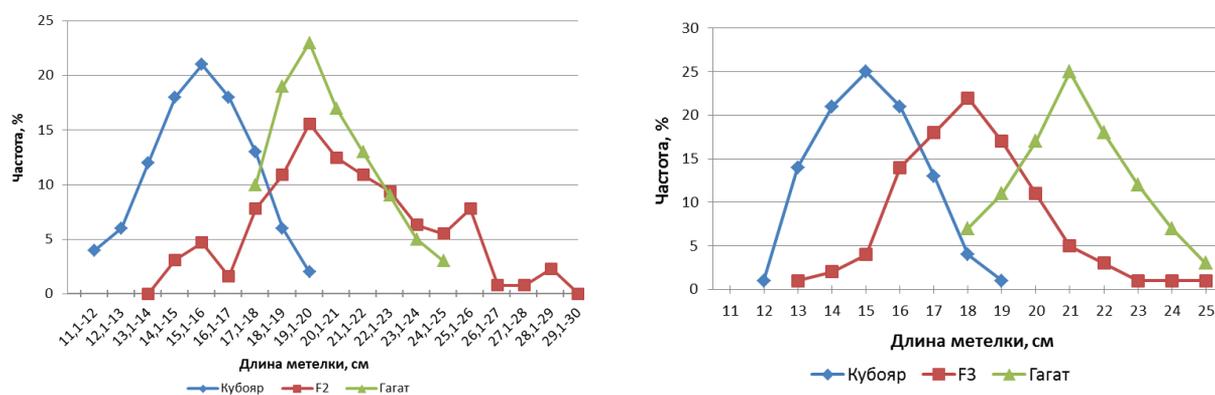


Рис. 2. Распределение частот признака «длина метелки» у родительских форм и гибрида риса F_2 – F_3 Кубояра × Гагат

Fig. 2. Frequency distribution of the trait 'panicle length' in the parental forms and rice hybrid F_2 – F_3 'Kuboyar × Gagat'

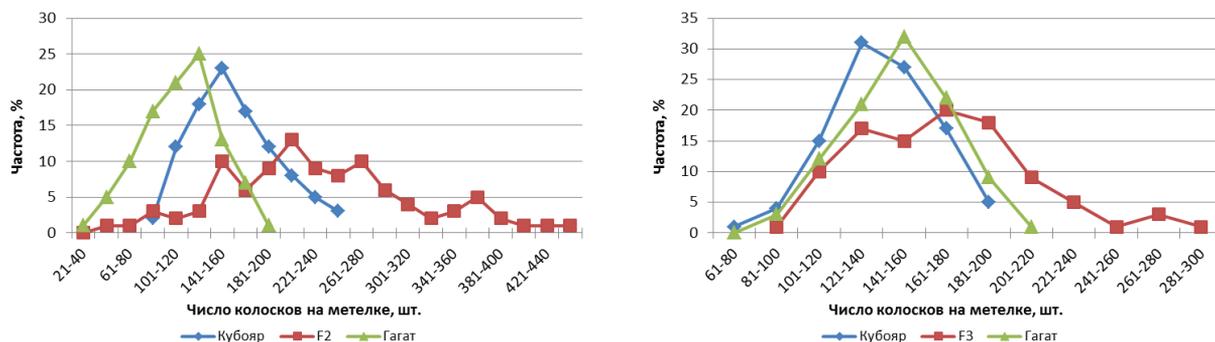


Рис. 3. Распределение частот признака «число колосков на метелке» у родительских форм и гибрида риса F_2 – F_3 Кубояра × Гагат

Fig. 3. Frequency distribution of the trait 'number of spikelets per panicle' in the parental forms and rice hybrid F_2 – F_3 'Kuboyar × Gagat'

В 2019 году в метелке Кубояра сформировалось 141,4 колосков, у Гагата – 100,2 шт., т.е.

на 41,2 шт. меньше. У гибрида F_2 этот признак колебался в пределах 44–458 колосков, в сред-

нем 233,4. В 2020 году количество колосков на метелке Кубояра составило 140,0, Гагата – 147,8, гибрида F_3 – 168,6 шт. (от 91 до 290 штук). Во всех поколениях наблюдалось сверхдоминирование большей величины признака, в F_2 $hr = 5,47$, F_3 $hr = 6,33$. КРЧ гибридов существенно выходили вправо за пределы варьирования родительских сортов, выщепилось много хорошо озернённых растений, что свидетельствует о трансгрессивном расщеплении (рис. 3). Такие положительные трансгрессии имеют большое значение для селекционной работы по рису.

В F_2 степень трансгрессии по этому признаку составила 47%, частота – 25%, в F_3 – 44 и 10%

соответственно. У этого гибрида взаимодействовали три пары генов, при этом у каждого родительского сорта в разных локусах были и доминантные, и рецессивные аллели. Новое их сочетание в процессе рекомбинации стало причиной появления гетерозисных форм с высокой озерненностью метелок, несущих 300 колосков и более.

Масса 1000 зерен в 2019 году у сорта Кубояр была 28,6 г, Гагат – 31,4 г, у гибрида F_2 – 27,2 г (от 17 до 37 г), в 2020 году соответственно 26,6 и 28,4 г, у гибрида F_3 – 27,3 г (от 21 до 36 г) (табл. 1). КРЧ гибридов были пятивершинными, почти симметричными (рис. 4).

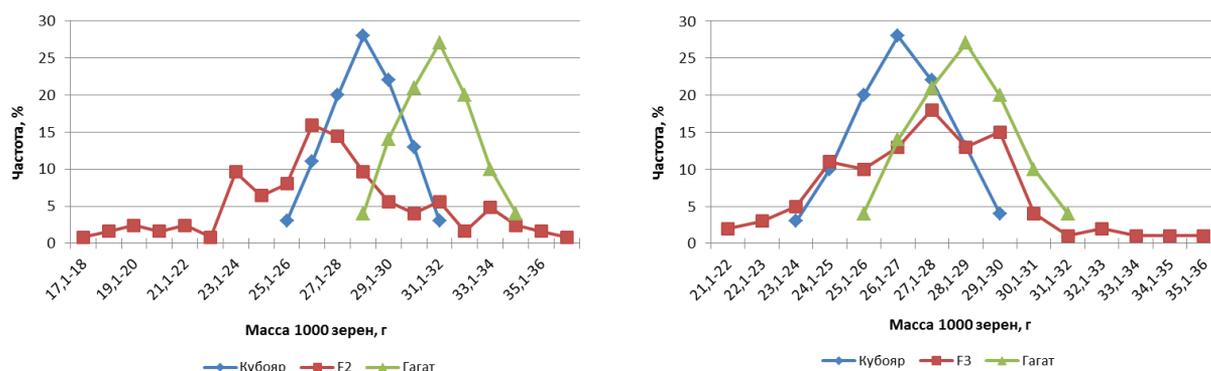


Рис. 4. Распределение частот признака «масса 1000 зёрен» у гибрида риса F_2 - F_3 Кубояр × Гагат и его родительских форм

Fig. 4. Frequency distribution of the trait '1000-grain weight' in the parental forms and rice hybrid F_2 - F_3 'Kuboyar × Gagat'

Сегрегация популяции произошла по дигибридному типу в числовом отношении 1:4:6:4:1, которое появилось при скрещивании генотипов $Aabb \times aaBB$ с различной силой генов A и B. В потомстве появились трансгрессивные формы с более мелкими ($AABB$) и крупными зерновками ($aabb$). Отобрано 8 растений, у которых масса 1000 зерен достигала 34–37 г.

Длина зерновки в 2019 году у Гагата (10,50 мм) была больше, чем у сорта Кубояр (8,40 мм) на 2,10 мм. У гибридных растений F_2 средняя величина этого признака была промежуточной – 9,50 мм (7,50 до 12,00 мм). В 2020 году длина зерновки Гагата состави-

ла 10,55, Кубояра – 8,75, гибрида F_3 – 9,41 мм. Доминирование отсутствовало. Кривая распределения частот признака в обоих поколениях не выходила за пределы изменчивости родительских сортов и имела пять вершин, трансгрессий не наблюдалось (рис. 5). Расщепление происходило в отношении 1:4:6:4:1. Родительские сорта различались по аллельному состоянию 2-х пар генов. При этом один обладал только рецессивными, а другой – доминантными аллелями. Сила действия одного гена составила приблизительно 1 мм.

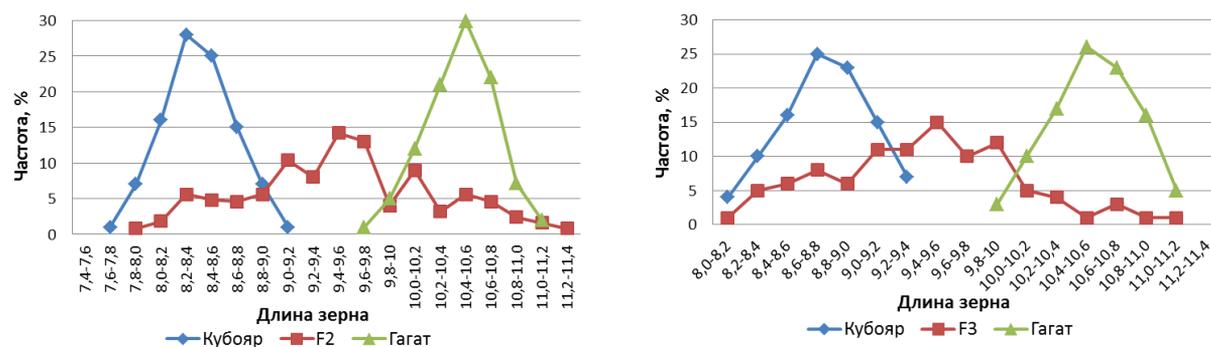


Рис 5. Распределение частот признака «длина зерновки» у родительских форм и гибрида риса F_2 - F_3 Кубояр × Гагат

Fig. 5. Frequency distribution of the trait 'kernel length' in the parental forms and rice hybrid F_2 - F_3 'Kuboyar × Gagat'

Ширина зерновок в 2019 году у Кубояра составляла 3,4 мм, у Гагата – 2,9 мм, у гибрида F_2 – 3,07 мм (от 2,6 до 3,7 мм). В 2020 году ширина зерновки Кубояра составила 3,32, Гагата – 2,98, у гибрида F_3 – 3,09 мм. КРЧ гибридов в обоих

поколениях имела две вершины, причем левая была выше правой и располагалась около вершины Гагата, правая – в том же классе, что и вершина Кубояра (рис. 6).

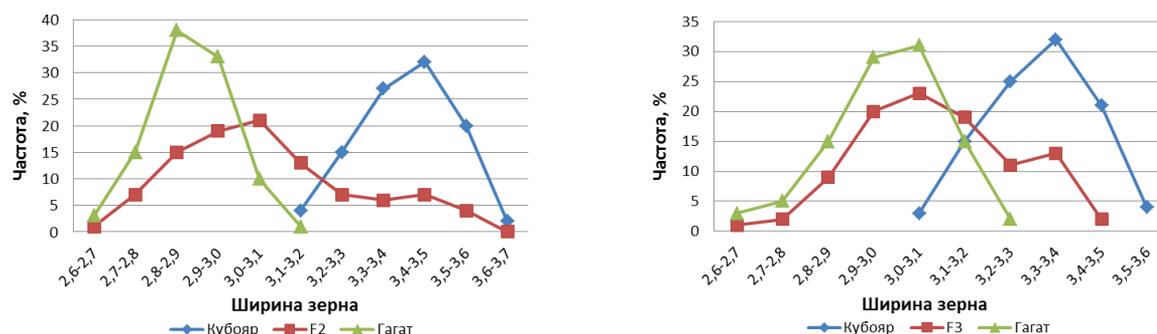


Рис. 6. Распределение частот признака «ширина зерновки» у родительских форм и гибрида риса F_2 – F_3 Кубояр × Гагат

Fig. 6. Frequency distribution of the trait 'kernel width' in the parental forms and rice hybrid F_2 – F_3 'Kuboyar × Gagat'

Распределение данного признака характеризовалось правосторонней асимметрией и доминированием малых величин ($h_r = -0,32$ и $h_r = -0,36$). В гибридной популяции появилось около ¼ растений, имеющих такую же ширину зерновки, как сорт Кубояр, поэтому сорта различаются по аллельному состоянию одной пары генов. Расщепление было моногибридным в отношении 3:1. Сила действия гена составила 0,5 мм.

Лучшие формы F_3 с черной окраской перикарпа представлены в таблице 2. Они имеют высоту растений в пределах родительских величин и меньше (75–105 см), длину метелки 15,4–21,8 см, число колосков в метелке 103–201 шт. и массу 1000 зерен 23–30 г – больше и меньше, чем у родителей. Длина зерновки колебалась от 8,5 до 10,0 мм, ширина зерновки – от 2,75 до 3,34 мм. Эти образцы культивируются в гибридном питомнике F_4 , где с ними проводится дальнейшая селекционная работа.

2. Характеристика лучших форм F_3 с антоциановой окраской перикарпа в гибридной популяции Кубояр × Гагат (2020 г.)

2. Characteristics of the best forms F_3 with anthocyanin pericarp color in the hybrid population 'Kuboyar × Gagat' (2020)

№ растения	Высота растения, см	Длина метёлки, см	Общее число колосков, шт.	Масса 1000 зерен, г	Длина зерна, мм	Ширина зерна, мм
Кубояр	83	15,1	140	26,6	8,75	3,32
Гагат	106	21,2	148	28,4	10,55	2,98
5184/1	100	17,5	142	28	9,48	3,07
5184/2	85	16,6	139	28	9,62	2,86
5184/3	70	15,9	123	27	9,43	3,34
5188/1	105	20,3	184	30	9,05	3,18
5188/2	75	18,8	201	29	8,50	3,14
5189/2	105	21,8	106	23	9,56	2,75
5189/3	80	20,6	129	25	9,69	2,78
5207/1	105	17,3	132	25	9,37	2,87
5207/3	100	15,7	124	29	9,42	3,21
5207/2	75	15,4	103	28	10,0	3,17
σ	12,2	3,2	40,2	3,1	0,71	0,17

Выделение и уборка наилучших по морфотипу и продуктивности линий направлен на последующее создание сортов риса, имеющих антоциановую окраску перикарпа зерновки.

Выводы

1. У гибрида первого поколения Кубояр × Гагат сверхдоминировало число колосков на метелке ($h_r = 14,4$), положительно доминировали высота растений ($h_r = 1,0$) и длина метелки ($h_r = 0,8$). По массе 1000 семян и длине

зерновки было промежуточное наследование, а по ширине зерновки – неполное отрицательное доминирование ($h_r = -0,33$).

2. Высота растений в F_2 и F_3 наследовалась по типу частичного доминирования больших величин признака ($h_r = 0,32$, $h_r = 0,21$). У родительских сортов установлены аллельные различия трех пар генов (aabbCC и AABVcc).

3. Длина метелки в F_2 характеризовалась сверхдоминированием больших величин

признака ($hp_2 = 1,36$) и положительной трансгрессией, в F_3 – отсутствием доминирования. Установлены дигенные различия родительских сортов и сегрегация гибридной популяции в отношении 1:4:6:4:1.

4. Количество колосков в метелке наследовалось по типу сверхдоминирования большего значения признака ($hp_2 = 5,47$, $hp_3 = 6,33$) и имело положительную трансгрессию. Родительские сорта имели различия по рецессивным и доминантным аллелям в разных локусах.

5. По массе 1000 зерен расщепление в обоих поколениях было в соотношении 1:4:6:4:1, свидетельствующем о дигенных различиях родителей.

6. Длина зерновки была промежуточной, что свидетельствует об отсутствии доминирования, расщепление произошло в соотношении 1:4:6:4:1, в результате взаимодействия двух пар генов, причем у одного родителя имелись только рецессивные, а у другого – доминантные аллели.

7. По ширине зерен наблюдалось неполное доминирование меньших значений признака ($hp_2 = -0,32$, $hp_3 = -0,36$). Расщепление популяции происходило по моногенной схеме в простом соотношении 3:1.

8. Для дальнейшей селекции отобраны лучшие линии F_3 , имеющие черную окраску перикарпа и оптимальные величины высоты растений, длины метелок, их озерненности и средней массы 1000 зерен.

Библиографические ссылки

1. Мережко А.Ф. Использование менделевских принципов в компьютерном анализе наследования варьирующих признаков // Экологическая генетика культурных растений: Материалы школы молодых ученых РАХН, ВНИИ риса. Краснодар, 2005. С. 107–117.
2. Ciulu M., Cádiz-Gurrea M.L., Segura-Carretero A. Extraction and Analysis of Phenolic Compounds in Rice: A Review // *Molecules*. 2018. Vol. 23(11). P. 2890. <https://doi.org/10.3390/molecules23112890>.
3. Fan C., Yu S., Wang C., Xing Y. A causal C-A mutation in the second exon of GS3 highly associated with rice grain length and validated as a functional marker. *Theor Appl Genet*. 2009. Vol. 118. P. 465–472.
4. Kushwaha U.K.S. Black Rice: Research, History, and Development // *Adv. Plants Agric. Res.* 2016. XX. 192 p. DOI: 10.15406/apar.2016.05.00165.
5. 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. Vol. 214. № 109. P. 1–17.
6. 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 // *Front Plant Sci.* 2016. Vol. 7. Is. 596. P. 1–13. doi: 10.3389/fpls.2016.00596.
7. 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. P. 180. doi:10.3390/agronomy10020180.
8. 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. Is. 11. P. 2693–2702. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx128>.
9. Susilowati M., Aswidinnor 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. P. 155–162. doi: 10.7454/mss.v21i4.6590.
10. 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). P. 299–308. <https://doi.org/10.1111/pbr.12687>.
11. Weng J., Gu S., Wan X., Gao H., Guo T., Su N., et al. Isolation and initial characterization of GW5, a major QTL associated with rice grain width and weight. *Cell Res*. 2008. Vol. 18. P. 1199–1209.
12. 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. Vol. 15(10). P. 2192–2202. doi: 10.1016/S2095-3119(15)61244-8.
13. 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. Vol. 46. P. 41–51. <https://doi.org/10.1016/j.jgg.2019.01.003>.
14. 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. Vol. 11. e0150832. DOI: 10.1371 / journal.pone.0150832.
15. 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 Breed. Appl. Biotechnol.* 2019. Vol. 19. No. 2. <http://orcid.org/0000-0003-3890-9677>.
16. Zhong H, Liu C, Kong W, Zhang Y, Zhao G, Sun T, et al. Effect of multi-allele combination on rice grain size based on prediction of regression equation model. *Mol Genet Genomics*. 2020. Vol. 295. P. 465–474.
17. 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. Vol. 6. P. 29718.

References

1. Merezko A.F. Ispol'zovanie mendeleevskikh principov v komp'yuternom analize nasledovaniya var'iruyushchih priznakov [The use of Mendelian principles in computer analysis of the inheritance of

- varying traits] // *Ekologicheskaya genetika kul'turnykh rastenij: Materialy shkoly molodykh uchenykh RASKHN, VNII risa. Krasnodar, 2005. S. 107–117.*
2. Ciulu M., Cádiz-Gurrea M.L., Segura-Carretero A. Extraction and Analysis of Phenolic Compounds in Rice: A Review // *Molecules*. 2018. Vol. 23(11). P. 2890. <https://doi.org/10.3390/molecules23112890>.
 3. Fan C., Yu S., Wang C., Xing Y. A causal C-A mutation in the second exon of GS3 highly associated with rice grain length and validated as a functional marker. *Theor Appl Genet*. 2009. Vol. 118. P. 465–472.
 4. Kushwaha U.K.S. Black Rice: Research, History, and Development // *Adv. Plants Agric. Res.* 2016. XX. 192 p. DOI: 10.15406/apar.2016.05.00165.
 5. 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. Vol. 214. № 109. P. 1–17.
 6. 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 // *Front Plant Sci*. 2016. Vol. 7. Is. 596. P. 1–13. doi: 10.3389/fpls.2016.00596.
 7. 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. P. 180. doi:10.3390/agronomy10020180.
 8. 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. Is. 11. P. 2693–2702. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx128>.
 9. 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. P. 155–162. doi: 10.7454/mss.v21i4.6590.
 10. 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). P. 299–308. <https://doi.org/10.1111/pbr.12687>.
 11. Weng J., Gu S., Wan X., Gao H., Guo T., Su N., et al. Isolation and initial characterization of GW5, a major QTL associated with rice grain width and weight. *Cell Res*. 2008. Vol. 18. P. 1199–1209.
 12. 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. Vol. 15(10). P. 2192–2202 doi: 10.1016/S2095-3119(15)61244-8.
 13. 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. Vol. 46. P. 41–51. <https://doi.org/10.1016/j.jgg.2019.01.003>.
 14. 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. Vol. 11. e0150832. DOI: 10.1371/journal.pone.0150832.
 15. 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 Breed. Appl. Biotechnol*. 2019. Vol. 19. No. 2. <http://orcid.org/0000-0003-3890-9677>.
 16. Zhong H, Liu C, Kong W, Zhang Y, Zhao G, Sun T, et al. Effect of multi-allele combination on rice grain size based on prediction of regression equation model. *Mol Genet Genomics*. 2020. Vol. 295. P. 465–474.
 17. 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. Vol. 6. P. 29718.

Поступила: 16.07.21; принята к публикации: 4.08.21.

Критерии авторства. Авторы статьи подтверждают, что имеют на статью равные права и несут равную ответственность за плагиат.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Авторский вклад. Костылев П.И. – общее научное руководство, постановка цели и задач, анализ литературных данных, формирование методологии исследования и концепции статьи, анализ данных, написание текста статьи; Краснова Е.В. – посев сортов, руководство технологией выращивания растений, структурный анализ; Сирапионов Г.А. – отбор растений для анализа, промеры и подсчеты, заполнение таблиц.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.