

НАСЛЕДОВАНИЕ СОДЕРЖАНИЯ ЛИПИДОВ В ЗЕРНЕ РИСА (ОБЗОР)

П. И. Костылев¹, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории селекции и семеноводства риса, p-kostylev@mail.ru, 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;

Е. В. Дубина², доктор биологических наук, заведующая лабораторией информационных, цифровых и биотехнологий, ORCID ID: 0000-0002-8010-0137

¹ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской», 347740, Ростовская область, г. Зерноград, ул. Научный городок, д. 3; e-mail: vniizk30@mail.ru

²ФГБНУ «Федеральный научный центр риса», 350921, Краснодарский край, Краснодар, п. Белозерный, д. 3; e-mail: arrri_kub@mail.ru

Рис – это важный продукт питания людей. На пищевые цели в основном используют шлифованный белый рис, но используется также нешлифованный. В клетках алейронового слоя и зародыша зерна риса содержатся липиды, присутствие которых в продуктах укрепляет иммунитет и защищает от болезней сердца и рака, что повысило интерес к ним. В статье представлен обзор литературных источников по исследованию локусов количественных признаков, связанных с содержанием липидов в зерне риса. Исследования проводили в Китае, Корее и Японии в 1983–2021 гг. с использованием дигаплоидных линий из гибридов между контрастно различающимися по содержанию липидов сортами риса. С помощью карты микросателлитных маркеров были установлены связи с QTL на 12 хромосомах риса. В исследованиях Hu и др. (2004) найдено три QTL содержания жира, располагавшиеся на хромосомах 1, 2 и 5. Yu и др. (2009) обнаружили четыре QTL на хромосомах 3, 5, 6 и 8. Qin и др. (2010) нанесли на карту хромосом 1, 2, 3, 5, 6, 7 и 9 восемь QTL. Kim и др. (2013) обнаружили значительный QTL, qRLC5, на хромосоме 5. Yun и др. (2014) установили, что высокое содержание липидов определяют три QTL на хромосомах 2, 3 и 6. Ying и др. (2012) на 10 хромосомах идентифицировали 29 QTL, по несколько для семи жирных кислот. Zhou с коллегами (2021) провели геномное исследование состава и концентрации масла в различных группах из 533 культивируемых сортов риса и выявили 99 QTL, из которых 94 были связаны с составом масла, а пять – с его концентрацией. Эти QTL позволяют создать пирамиды благоприятных аллелей для улучшения качества риса с помощью маркерной селекции.

Ключевые слова: рис, сорт, гибрид, зерновка, липиды, наследование, ген, QTL, маркер.

Для цитирования: Костылев П. И., Краснова Е. В., Дубина Е. В. Наследование содержания липидов в зерне риса (обзор) // Зерновое хозяйство России. 2024. Т. 16, № 3. С. 68–77. DOI: 10.31367/2079-8725-2024-92-3-68-77.



INHERITANCE OF LIPID CONTENT IN RICE GRAIN (REVIEW)

P. I. Kostylev¹, Doctor of Agricultural Sciences, professor, main researcher of the laboratory for rice breeding and seed production, p-kostylev@mail.ru, 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;

E. V. Dubina², Doctor of Biological Sciences, head of the department for informational, digital and biological technologies, ORCID ID: 0000-0002-8010-0137

¹FSBSI Agricultural Research Center “Donskoy”, 347740, Russia, Rostov region, Zernograd, Nauchny Gorodok, 3; email: vniizk30@mail.ru

²FSBSI “Federal Research Center of Rice”, 350921, Krasnodar region, Krasnodar, v. of Belozerny, 3; e-mail: arrri_kub@mail.ru

Rice is an important food product for people. Milled white rice is mainly used for food purposes, but unpolished rice is also used. The cells of the aleurone layer and the embryo of the rice grain contain lipids, the presence of which strengthens the immune system and protects against heart disease and cancer, which has increased interest in them. The current paper has provided a review of the information on the study of quantitative trait loci connected with lipid content in rice grain. The study was conducted in China, Korea, and Japan from 1983 to 2021 using dihaploid lines from hybrids among rice varieties with contrasting lipid content. There was identified a correlation with QTL on 12 rice chromosomes with the help of a microsatellite marker map. Hu et al. (2004) found three QTLs for oil content located on chromosomes 1, 2, and 5. Yu et al. (2009) found four QTLs on chromosomes 3, 5, 6, and 8. Qin et al. (2010) mapped eight QTLs to chromosomes 1, 2, 3, 5, 6, 7 and 9. Kim et al. (2013) found a significant QTL, qRLC5, on chromosome 5. Yun et al. (2014) found that high lipid content was determined by three QTL on chromosomes 2, 3 and 6. Ying et al. (2012) identified 29 QTL on 10 chromosomes, several for seven fatty acids. Zhou and his colleagues (2021) conducted a genomic study of oil composition and concentration in different groups of 533 cultivated rice varieties and identified 99 QTL, 94 of which were associated with oil composition and five of them with oil concentration. These QTLs will allow developing pyramids of favorable alleles to improve rice quality using marker-assisted breeding.

Keywords: rice, variety, hybrid, grain, lipids, inheritance, gene, QTL, marker.

Введение. Рис (*Oryza sativa* L.) является основным продуктом питания более чем половины населения мира. В большинстве стран-по-

ребителей риса он является основным источником не только ежедневной энергии, но и пищевых питательных веществ. Улучшение

питательных качеств рисового зерна поможет смягчить проблему недоедания, с которой сталкиваются в этих странах (Juliano, 1993).

Белок и жир являются двумя основными питательными компонентами зерновых культур, из которых содержание жира гораздо меньше, но он содержит примерно в два раза больше калорий, чем в равной сухой массе белка или углеводов. Содержание липидов в рисе низкое, а большая его часть состоит из ненасыщенных жирных кислот. Липиды в основном содержатся в зародыше, отрубях (мучке) и алейроновом слое риса и богаты олеиновой и линолевой кислотой, являясь важными ингредиентами пищевых продуктов. Липиды в рисе, хотя и не в таком большом количестве, как углеводные и белковые компоненты, важны, поскольку они вносят вклад в питательные и функциональные качества и полезны для здоровья. Присутствие липидов в рисовых продуктах укрепляет иммунную систему человека и повышает уровень липопротеинов высокой плотности. Недавние доказательства вклада липидных компонентов риса в защиту от хронических заболеваний, таких как болезни сердца и рак, повысили интерес к ним с точки зрения питания (Godber, Juliano, 2004). Цель работы – обобщить информацию из литературных источников по исследованию локусов количественных признаков, связанных с содержанием липидов в зерне риса. Поскольку пищевая ценность определяется содержанием питательных веществ в зерне риса, знание об их наследовании облегчит выведение сортов риса с улучшенными показателями питательности.

Основная часть. Липиды риса локализованы в клетках алейронового слоя и зародыша. В процессе шлифования зерна алейроновый слой и зародыши переходят в мучку, которая является сырьем для получения рисового масла (Omura, Satoh, 1984).

В исследованиях Goffman et al., (2003) коллекция из 204 генетически разнообразных образцов риса была оценена по общему содержанию масла и составу жирных кислот (ЖК). Содержание масла в рисовых отрубях варьировало от 17,3 до 27,4 % (по массе). Основными ЖК в масле из отрубей были пальмитиновая, олеиновая и линолевая кислоты, которые находились в диапазоне 13,9–22,1, 35,9–49,2 и 27,3–41,0 % соответственно. Соотношение насыщенных и ненасыщенных ЖК было тесно связано с содержанием пальмитиновой кислоты ($r^2 = 0,97$). Линии подвида *japonica* характеризовались низким содержанием пальмитиновой кислоты, а *indica* – высоким.

Повышение содержания липидов в рисе как одним из важных ингредиентов функциональных пищевых и промышленных продуктов стало совершенно новой целью в программах селекции риса по всему миру. В целях увеличения выхода масла ведется селекция на увеличение размеров зародыша и толщины алейронового слоя. В настоящее время был идентифицирован только один ген, отвечаю-

щий за морфологию зародыша. Единственный характерный, связанный с зародышем ген – *ge* (*giant embryo* – гигантский зародыш). Этот признак контролируется рецессивным геном *ge*, локализованным в хромосоме 10 (Yano et al., 1980). Этот ген определяет развитие гигантского зародыша, который в два-три раза крупнее, чем у исходного типа. Содержание липидов у таких мутантов увеличено с 2,5 до 4 % (Matsuo et al., 1987).

Содержание липидов является количественным признаком, контролируемым полигенами, как сообщали Kang et al. (1998), Chen et al. (1998) и Hu et al. (2004). При этом Qi et al. (1983) сообщили, что наследуемость в широком смысле составила 60,9–68,3 %.

Подобно урожайности, такие показатели качества, как содержание белка и жира в зерне риса, наследуются количественно. Chen et al. (1998) провели генетический анализ содержания жира в семенах гибрида риса между подвидами *indica* и *japonica* с использованием генетических моделей, учитывающих взаимодействие генотипа и окружающей среды. Результаты показали, что содержание жира в рисе контролируется в основном за счет прямых и материнских аддитивных эффектов.

В исследованиях Hu et al. (2004) был проведен анализ содержания жира в рисе, который является важным компонентом питательных качеств риса. Фенотипический анализ признаков показал, что разница между родительскими формами Gui 630 и 02428 была незначительной: 2,8 и 3,4 % соответственно. Среди дигаплоидных линий содержание жира варьировало в пределах 1,88–3,92 % при среднем значении 2,91 %. Этот признак непрерывно варьировал и приблизительно соответствовал нормальному распределению с абсолютными значениями асимметрии и эксцесса менее 1,0, указывая на то, что он подходит для картирования QTL. По этому признаку наблюдалась значительная трансгрессивная сегрегация (рис. 1).

Наследуемость содержания жира была оценена в 82 %. Для изучения генетической основы этого признака и поиска QTL использовали дигаплоидную популяцию и карту связей anRFLP, состоящую из 232 маркеров. Всего было найдено три QTL для содержания жира, которые располагались на хромосомах 1, 2 и 5: qRFC-1 (RG541-RG197), qRFC-2 (RG241b-RG324), qRFC-5 (RG470-RG474) (рис. 2). Они в совокупности объясняли 44 % фенотипической вариации. Среди этих локусов qRFC-2 и qRFC-5 с более выраженными эффектами по отдельности составляли 24 и 26 % фенотипических различий соответственно. Положительный аллель QTL qRFC-2 произошел от родительского сорта Gui 630, в то время как qRFC-5 – от образца 02428. Тот факт, что обе родительских формы обладают положительными аллелями QTL для этого признака, дает подходящее объяснение большой трансгрессивной сегрегации, наблюдаемой среди дигаплоидных линий.

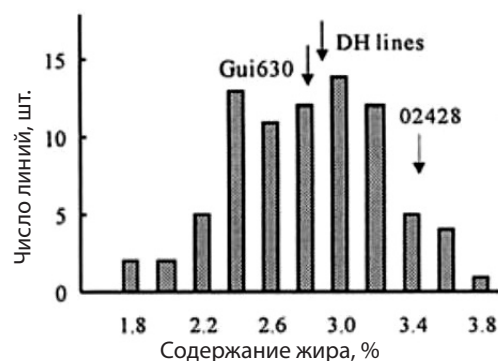


Рис. 1. Распределение частот величин содержания жира в популяции дигамплоидов риса. Средние значения признака для линий и обеих родительских форм указаны стрелками (Hu et al., 2004)

Fig. 1. Frequency distribution of oil content values in a population of rice dihaploids. Mean trait values for lines and both parental forms are shown by arrows (Hu et al., 2004)

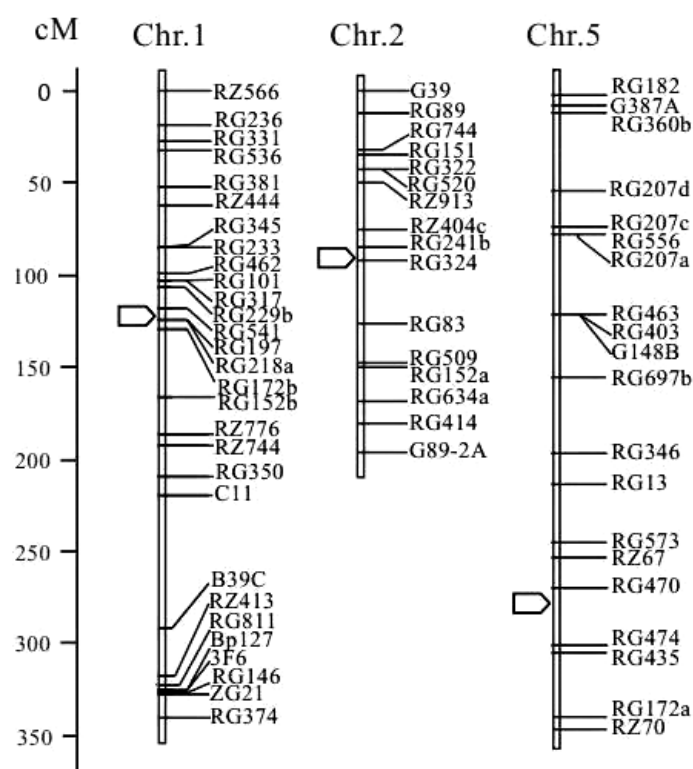


Рис. 2. Хромосомное расположение QTL, определяющих содержание липидов в зерне риса (Hu et al., 2004)

Fig. 2. Chromosomal location of QTL that determine lipid content in rice grain (Hu et al., 2004)

Кроме того, для признака содержания жира было выявлено семь пар эпистатических локусов. Суммарный абсолютный эффект этих взаимодействий составил 0,97 %, что намного больше, чем у QTL с тремя основными эффектами для признака (0,42 %). Информация, представленная авторами, может быть полезна для улучшения качества питательных веществ в зерне риса посредством отбора с помощью маркеров (Hu et al., 2004).

Китайскими учеными Yu et al. (2009) на основе одного растения гибрида F_1 риса Xieqingzao B x Milyang 46 была создана популяция из 209 рекомбинантных инбредных линий F_9 . Анализ локусов количественных признаков позволил обнаружить четыре QTL, контролирующих содержание жира, на хромосомах 3, 5, 6 и 8: qFC-3 (RZ519–RZ328),

qFC-5 (RG480–RM274), qFC-6 (RM190–RZ516), qFC-8 (R1394–RZ66) соответственно (рис. 3).

Среди этих локусов qFC-5 на хромосоме имел наибольший эффект, объясняя 12,9 % фенотипической дисперсии и демонстрируя аддитивный эффект 0,091 %. Остальные три QTL объясняли 5,5–8,7 % фенотипической дисперсии и имели аддитивный эффект 0,059–0,073 %. Усиливающий содержание жира аллель qFC-5 был передан линиям от сорта Xieqingzao B, тогда как остальные три локуса – от Milyang 46 (Yu et al., 2009). Авторы полагают, что лучшее понимание генетической взаимосвязи между признаками урожайности, питательными свойствами и другими качественными показателями имеет решающее значение для разработки стратегии селекции для улучшения питательных свойств риса.

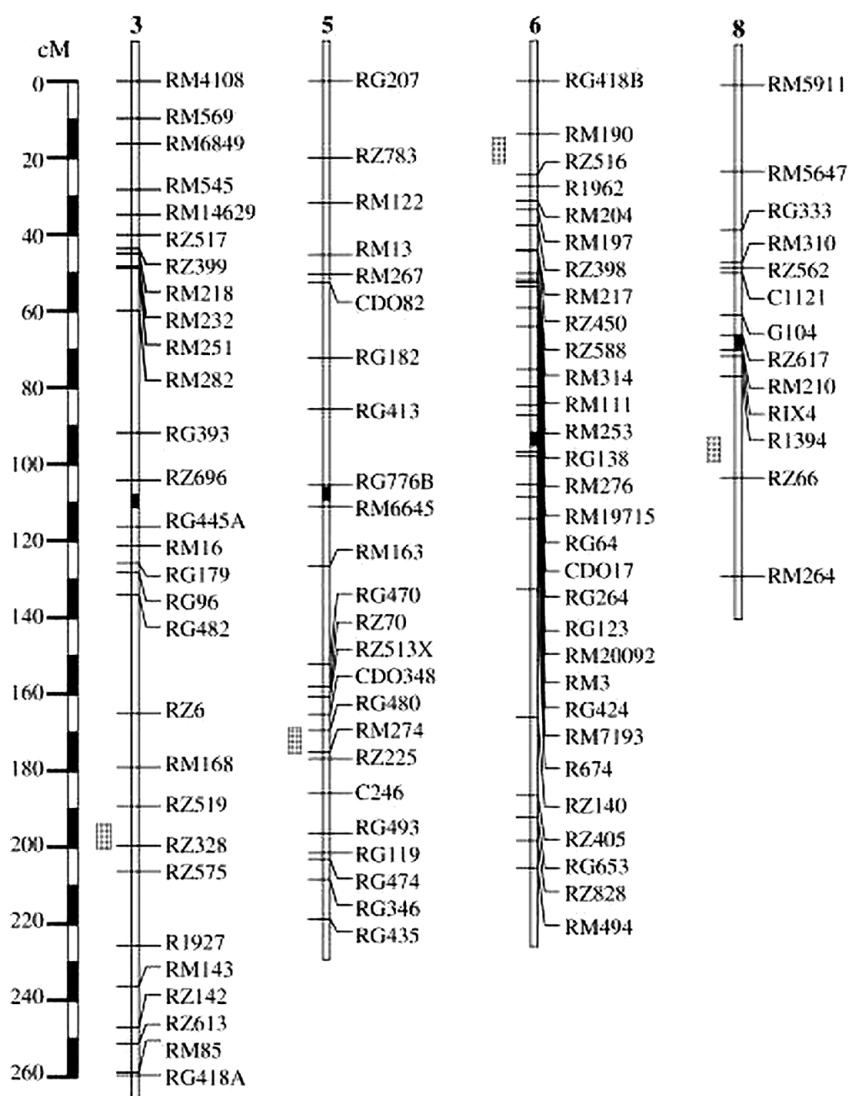


Рис. 3. Хромосомное расположение QTL, определяющих содержание липидов в зерне риса (Yu et al., 2009)
 Fig. 3. Chromosomal location of QTL that determine lipid content in rice grain (Yu et al., 2009)

В исследованиях корейских ученых Qin и др. (2010) с использованием 172 ДНК-маркеров была создана генетическая карта, охватывающая 12 хромосом риса со средним интервалом 10,51 см между маркерами, предназначенных для выяснения генетической основы содержания липидов в нешлифованном рисе. Восемь QTL, связанных с содержанием липидов, были нанесены на карту хромосом 1, 2, 3, 5, 6, 7 и 9 с использованием дигиплоидной популяции, полученной от скрещивания сортов Samgang и Nagdong. Пять из восьми QTL имеют тенденцию к увеличению содержания липидов в генах Samgang. Эпистатические эффекты и влияние окружающей среды сыграли важную роль и объяснили 42,20 % вариаций фенотипа. Три QTL из qLC6.1, qLC7.1 и qLC9.1 в совокупности объясняют более 27 % вариаций фенотипа и увеличили содержание липидов на 0,25 %, демонстрируя эффективность селекции на высокое содержание липидов. Таким образом, это обеспечивает достаточную возможность для реализации пирамидирования QTL и улучшения процесса селекции риса.

В дальнейшем корейские ученые Kim et al. (2013) провели исследование физико-химических характеристик и выполнили картирование QTL генетических факторов, связанных с содержанием липидов в рисе. Образец риса с высоким содержанием липидов, мутант P31-2-2-2-B-B, был получен из сорта Dongjin путем вставки Т-ДНК. Содержание липидов в нешлифованном зерне P31-2-2-2-B-B составляло 4,42 %, тогда как у обычного сорта-донора Dongjin – 2,56 %. Общее содержание жирных кислот в нешлифованном рисе с высоким содержанием липидов составило 7,82 %, а у Dongjin – 3,43 %. Состав ненасыщенных жирных кислот мутанта составлял 2,73 % олеиновой кислоты, 2,74 % линолевой кислоты и 0,34 % линоленовой кислоты. Напротив, состав жирных кислот сорта-донора Dongjin составлял 1,30 % олеиновой кислоты и 0,99 % линолевой кислоты. Процентное соотношение ненасыщенных жирных кислот к общему количеству жирных кислот у мутанта с высоким содержанием липидов было выше (74,3 %), чем у сорта Dongjin (66,8 %).

Непрерывное распределение частот и трансгрессивное расщепление содержания липидов наблюдалось в семенах потомства F_2 ,

полученных от скрещивания мутанта с высоким содержанием липидов P31-2-2-B-B и обычного сорта Samgang (рис. 4).

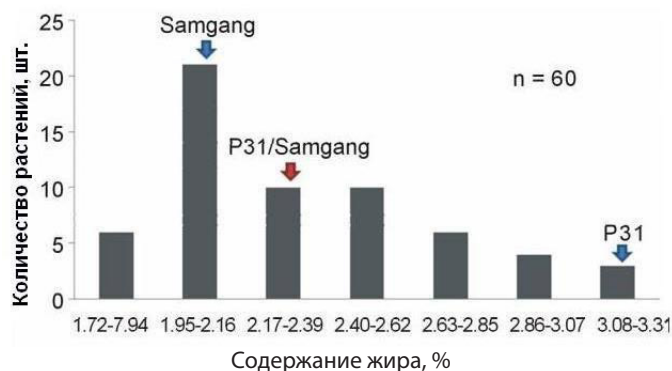


Рис. 4. Распределение частот содержания липидов в семенах F_2 у риса от скрещивания между высокомасличным мутантом P31-2-2-B-B и сортом Samgang (Kim et al., 2013)

Fig. 4. Frequency distribution of lipid content in F_2 rice seeds hybridized between the high-oil mutant P31-2-2-B-B and the variety 'Samgang' (Kim et al., 2013)

Значение содержания липидов варьировало от 1,72 до 3,31 %. Наблюдалось распределение, указывающее на дигенное наследование содержания липидов с расщеплением 9:6:1 и доминирование меньших значений признака.

Этот результат показал, что содержание липидов было количественным признаком,

контролируемым полигенами. Кроме того, наследуемость содержания липидов в широком смысле была оценена в 89,6 % на основе анализа семян F_2 . Значительный QTL, qRLC5, был идентифицирован на хромосоме 5 с показателем LOD 2,37 между маркерами 5007 и 5014 (рис. 5).

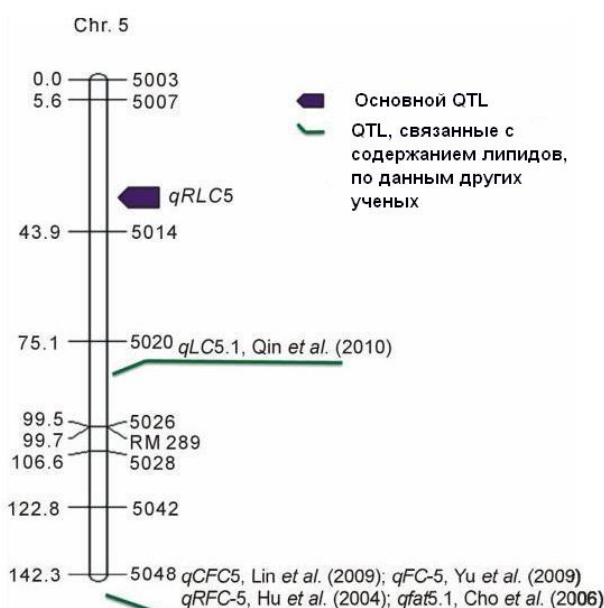


Рис. 5. Хромосомная локализация QTL, связанного с содержанием липидов у риса (Kim et al., 2013)

Fig. 5. Chromosomal location of QTL connected with lipid content in rice grain (Kim et al., 2013)

Интервал qRLC5 между ними был относительно широким (38,3 cM), что связано с небольшим количеством маркеров. Если бы авторы выполнили этот анализ с использованием большего количества полиморфных маркеров, расстояние между маркерами qRLC5 было бы меньшим. Как показано на рисунке 2, qRLC5 был обнаружен в месте, отличающемся от того, о котором сообщили Qin et al. (2010), то есть после маркера 5020. Кроме того, в предыду-

щих исследованиях QTL содержания липидов был определен после маркера 5048 (Liu et al., 2009; Hu et al., 2004; Cho et al., 1998; Yu et al., 2009). Следовательно, точное картирование хромосомы 5 могло бы позволить идентифицировать QTL с высокими показателями LOD, которые влияют на содержание липидов. Этот результат можно использовать в качестве основы для дальнейшего создания сортов риса с высоким содержанием липидов и улучшения пита-

тельных качеств риса с помощью маркерной селекции (Kim et al., 2013).

Корейские ученые (Yun et al., 2014) в своих исследованиях использовали популяцию дигаплоидных линий, полученных из гибрида между сортами Cheongcheong и Nagdong. Содержание липидов у них составило 3,1

и 3,4 % соответственно, в то время как у ДН-линий в среднем – 3,1%. Содержание липидов варьировало в широких пределах (рис. 6), а результаты показали, что признаки, связанные с качеством риса, являются количественными характеристиками, определяемыми множеством генов.

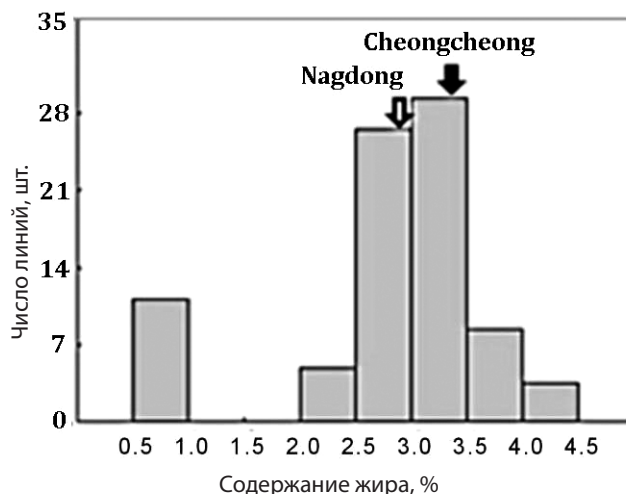


Рис. 6. Распределение частот величин содержания жира в популяции дигаплоидов риса.

Средние значения признака родительских форм указаны стрелками, слева – Nagdong, справа – Cheongcheong (Yun et al., 2014)

Fig. 6. Frequency distribution of oil content values in a population of rice dihaploids.

Mean trait values for parental forms are shown by arrows, Nagdong on the left, Cheongcheong on the right (Yun et al., 2014)

С помощью анализа 222 микросателлитных маркеров, распределенных по 12 хромосомам, было установлено, что высокое содержание

липидов определяли три QTL на хромосомах 2, 3 и 6 (рис. 7).

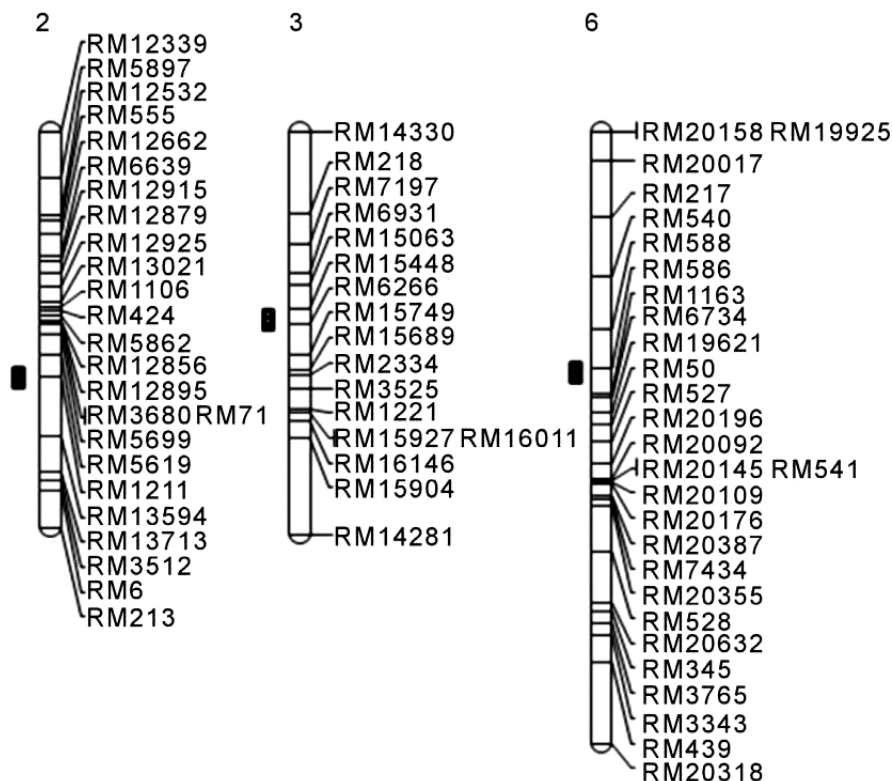


Рис. 7. Хромосомное расположение QTL, определяющих содержание липидов в зерне риса (Yun et al., 2014)

Fig. 7. Chromosomal location of QTL that determine lipid content in rice grain (Yun et al., 2014)

Эти маркеры QTL – qLip-2 (RM5619-RM1211), qLip-3 (RM15448-RM6266), qLip-6 (RM586-RM1163) показали совпадение с высоким содержанием липидов в зерне на 70–80 %.

Признаки масличности определяются локусами количественных признаков (QTL), но для риса не были известны значения QTL для определения состава жирных кислот. В исследованиях китайских ученых Ying и др. (2012) был проведен анализ QTL в потомстве F_2 и F_3 от скрещивания сортов подвидов *indica* (FAZ1) и *japonica* (JZ1560). В геноме риса, за исключением хромосом 9 и 10, были идентифицированы 29 ассоциированных QTL. Пять локусов плейотропно контролировали различные признаки, способствуя сложному взаимодействию масла с жирными кислотами и между жирными кислотами. Картировано 11 QTL, кодирующих ключевые ферменты липидного обмена. Авторы эффективно выявили гены-кандидаты для картирования QTL, которые контролируют состав жирных кислот и концентрацию масла, предоставляя информацию для улучшения качества рисового зерна с помощью селекции с использованием маркеров.

Были идентифицированы семь жирных кислот (миристиновая, пальмитиновая, стеариновая, олеиновая, линолевая, линоленовая, арахиновая), а их сумма была рассчитана как общая концентрация масла. По сравнению с родительскими сортами, популяции F_2 и F_3 имели промежуточные уровни содержания всех жирных кислот и показали непрерывную сегрегацию с отсутствием существенной трансгрессии и полигенным контролем признаков. Авторами было проведено картирование QTL.

Миристиновая кислота составляла от 0,92 до 2,46 % от общего количества масла. Ее содержание контролируют пять QTL на хромосомах 2, 6, 11 и 12. Их эффекты объясняли 44,61 и 43,83 % фенотипической изменчивости в популяциях F_2 и F_3 соответственно.

Пальмитиновая кислота является насыщенной жирной кислотой с большим содержанием в семенах риса – от 27,83 до 32,53 %. Пять QTL были картированы на хромосомах 1, 3, 4 и 6, составляя в совокупности 45,86 и 39,95 % от общей дисперсии в популяциях. Основной QTL, *pal6*, с наибольшим генетическим эффектом был идентифицирован в верхней части хромосомы 6.

Стеариновая кислота, типичная насыщенная жирная кислота, составляет 2,31–3,17 % от общего содержания жирных кислот в нешлифованном рисе. Четыре QTL были обнаружены на хромосомах 1, 4 и 8. Самый большой QTL, *ste4*, объясняет 14,67 % фенотипической дисперсии в популяциях F_2 .

Олеиновая кислота является преобладающей мононенасыщенной жирной кислотой в масле семян риса: от 29,49 до 33,73 %. Три QTL, влияющие на концентрацию 18:1, были картированы на хромосомах 1, 6 и 8. Все значения QTL в совокупности объясняют 46,07 и 42,01 %

общей фенотипической дисперсии в популяциях F_2 и F_3 соответственно.

Линолевая кислота составляет 27,95–34,84 % от общего содержания масла. Были обнаружены два QTL с положительными эффектами на различных маркерных интервалах хромосомы 6. Процент фенотипических различий, объясняемых этими QTL, составил 39,65 и 43,47 % в популяциях F_2 и F_3 соответственно.

Линоленовая кислота – это полиненасыщенная жирная кислота, концентрация которой составляет 0,96–1,13 % от общего содержания жирных кислот риса. Были идентифицированы два QTL, которые расположены на хромосомах 2 и 4. Эти QTL (*linn2* и *linn4*) составили 15,53 и 11,83 % от дисперсии соответственно.

Арахиновая кислота – это насыщенная жирная кислота с очень длинной цепью, содержащаяся в рисе в небольшом количестве: 0,45–0,54 %. Три QTL, контролирующие содержание 20:0, были обнаружены на хромосомах 5 и 8 в популяции F_2 , что в совокупности объясняет 33,87 % общей фенотипической изменчивости.

Масло содержалось в нешлифованном зерне риса в концентрации 3,25–3,76 %. Пять QTL, отвечающих за концентрацию масла, были сопоставлены с хромосомами 1, 3, 7, 8 и 11. Три QTL (*oil3*, *oil7* и *oil8*) были обнаружены в популяции F_2 и объяснили 11,86, 16,32 и 7,67 % дисперсии соответственно. Два QTL (*oil1* и *oil11*) были обнаружены в популяции F_3 и объясняли 13,88 и 12,49 % фенотипической дисперсии соответственно.

Эти QTL и связанные с ними маркеры позволяют создать пирамиду благоприятных аллелей для улучшения качества рисового зерна с помощью MAS (Ying et al., 2012).

Таким образом, было проведено большое число работ по выяснению наследования содержания масла в рисовом зерне. Однако генетическая основа биосинтеза масла в рисовых зернах долго оставалась неясной. В исследовании Zhou с коллегами (2021) с помощью комбинации методов генетического, трансгенного и биоинформатического анализа было проведено изучение состава и концентрации масла в различных группах из 533 культивируемых сортов риса. Наблюдалась высокая вариабельность по 11 признакам, связанным с содержанием масла, а состав масла в зернах риса продемонстрировал различия между сортами. Концентрация масла варьировала от 2,3 до 4,1 %. Из 10 идентифицированных жирных кислот доля пальмитиновой, олеиновой и линолевой кислот в масле составляет более 90 %.

Авторы идентифицировали 46 локусов, которые в значительной степени связаны с концентрацией или составом масла в зерне, 16 из которых были обнаружены в трех популяциях рекомбинантных инбредных линий. Из этих 46 локусов были идентифицированы двадцать шесть генов-кандидатов, кодирующих ферменты, участвующие в метаболизме масла, четыре

из которых (PAL6, LIN6, MYR2 и ARA6), как было установлено, способствуют естественной изменчивости состава масла и демонстрируют дифференциацию между популяциями. Авторы клонировали четыре гена, влияющих на состав масла в зернах риса, и подтвердили их влияние на биосинтез масла. Основываясь на этих результатах, был предложен возможный путь биосинтеза масла в зернах риса.

В целом в ходе GWAS и анализа сцепления было выявлено 99 QTL, из которых 94 были связаны с составом масла, а пять – с его концентрацией. Физические местоположения этих QTL представлены на рисунке 8. Множественные QTL были расположены в отдельных кластерах на 1-3 МБ и 23-25 МБ на хромосоме 6. Большая часть QTL связана с генами, участвующими в синтезе жирных кислот.

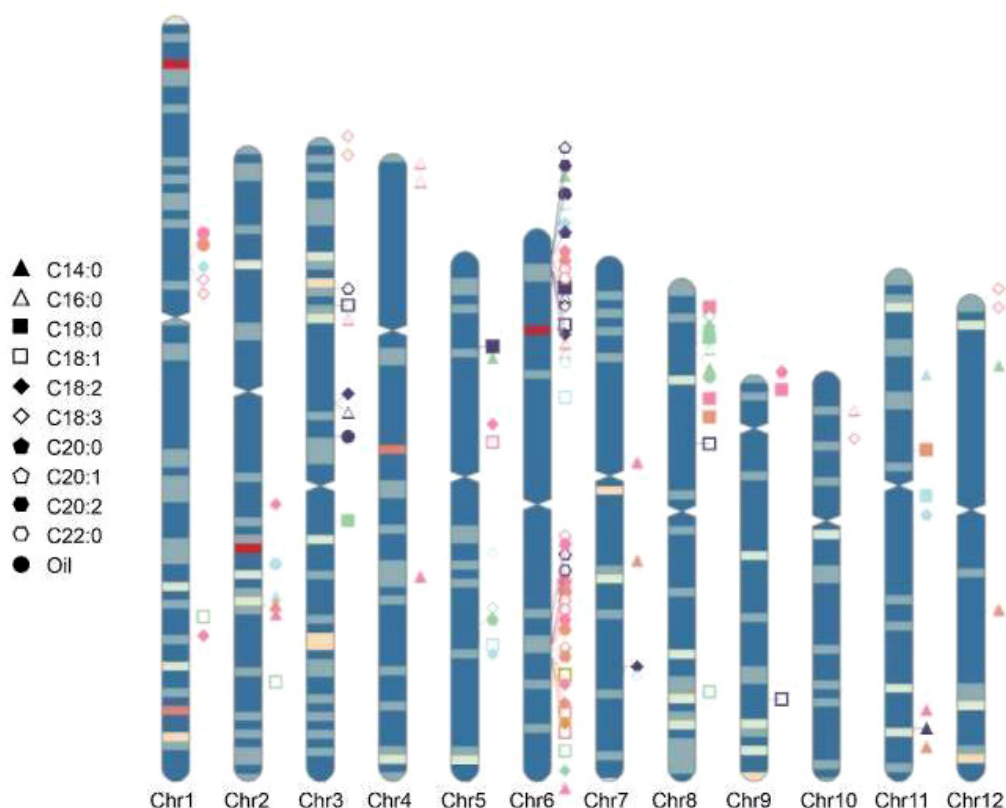


Рис. 8. Кариотип, показывающий QTL для 11 признаков, связанных с жиром.

Жирные кислоты: C14:0 – миристиновая; C16:0 – пальмитиновая; C18:0 – стеариновая; C18:1 – олеиновая; C18:2 – линолевая; C18:3 – линоленовая; C20:0 – арахидовая; C20:1 – гадолеиновая; C20:2 – эйкозодиеновая; C22:0 – бегеновая; Oil – содержание масла (Zhou et al., 2021)

Fig. 8. Karyotype showing QTL for 11 oil-related traits.

Note: fatty acids C14:0 – tetradecic; C16:0 – palmitic; C18:0 – stearic; C18:1 – oleic; C18:2 – linoleic; C18:3 – linolenic; C20:0 – eicosanic; C20:1 – gadoleic; C20:2 – eicosapentaenoic; C22:0 – behenic; Oil – oil content (Zhou et al., 2021)

В совокупности эти результаты дают новое представление о генетических основах биосинтеза масла в зернах риса и могут способствовать выведению сортов риса с улучшенным качеством масла и зерна на основе маркеров (Zhou et al., 2021).

Заключение. В процессе обзора литературных источников по исследованию локусов количественных признаков, связанных с содержанием липидов в зерне риса, проведенных в Китае, Корее и Японии в 1983–2021 гг. с использованием дигиплоидных линий из гибридов между контрастно различающимися по содержанию липидов сортами риса,

было установлено, что с помощью микросателлитных маркеров были найдены QTL, контролирующие содержание жира на 12 хромосомах риса. В исследованиях ряда азиатских ученых было обнаружено от 1 до 99 QTL, которые надели на карту хромосом. В результате геномного исследования состава и концентрации масла в различных группах из 533 культивируемых сортов риса выявлено 99 QTL, из которых 94 были связаны с составом масла, а пять – с его концентрацией. Эти QTL позволят создать пирамиды благоприятных аллелей для улучшения качества риса с помощью маркерной селекции.

Библиографические ссылки

1. Chen J. G., Zhu J., Zang R. C. Genetic analysis of fat content in indica-japonica inter-subspecific hybrid rice (*Oryza sativa* L.) // *Journal of Tropical and Subtropical Botany*. 1998. Vol. 6, № 4. P. 347–351. DOI: 10.3969/j.issn.1005-3395.1998.4.011

2. Cho Y.G., Kang H.J., Lee Y.T., McCouch S.R., Eun M.Y. QTL Analysis of rice quality using a recombinant inbred population // *Journal of Agricultural Science Chungbuk Nat'l Univ.* 2006. Vol. 23, P. 147–164.
3. Godber J.S., Juliano B.O. Rice lipids. In book: *Rice Chemistry and Technology*. 2004. P. 163–190.
4. Goffman F., Pinson S.R.M., Bergman C. Genetic diversity for lipid content and fatty acid profile in rice bran // *Oil & Soap*. 2003. Vol. 80(5), P. 485–490. DOI: 10.1007/s11746-003-0725-x
5. Hu Z.L., Li P., Zhou M.Q., Zhang Z.H., Wang L.X., Zhu L.H., Zhu Y.G. Mapping of quantitative trait loci (QTLs) for rice protein and fat content using doubled haploid lines // *Euphytica*. 2004. Vol. 135(1), P. 47–54. DOI: 10.1023/B:EUPH.0000009539.38916.32
6. Juliano, B. O. Rice in human nutrition // *FAO Food Nutrition Series*. Rome. 1993. № 26. 164 p.
7. Kang H.J., Cho Y.G., Lee Y.T., Kim Y.D., Eun M.Y., Shim J.U. QTL Mapping of genes related with grain chemical properties based on molecular map of rice // *Korean Journal of Crop Science*. 1998. Vol. 43, № 4. P. 199–204.
8. Kim N.H., Sohn J.K., Kim K.M. Physico-chemical characteristics and QTL mapping associated with the lipid content of high-lipid rice // *American Journal of Plant Sciences*. 2013. Vol. 4, № 10. P. 1949–1953. DOI: 10.4236/ajps.2013.410241
9. Liu W., Zeng J., Jiang G., He Y. QTLs identification of crude fat content in brown rice and its genetic basis analysis using DH and two backcross populations // *Euphytica*. 2009. Vol. 169, № 2. P. 197–205. DOI: 10.1007/s10681-009-9922-7
10. Matsuo T., Satoh H., Omura T. Oil content and fatty acid composition of a giant embryo mutant in rice // *Japanese Journal of Breeding*. 1987. Vol. 37, P. 185–191.
11. Omura T., Satoh H. Biology of rice // *The Biology of Rice*. Tokio, Elsevier, Amsterdam, 1984. Vol. 7, P. 293–303.
12. Qi Z.B., Li B.J., Yang W.G., Wu X.F. A study on the genetic of exterior quality and fat of the rice grains // *Acta Genetica Sinica*. 1983. Vol. 10, № 6. P. 452–458.
13. Qin Y., Kim S.M., Zhao X.H., Lee H.S., Jia B., Kim K.M., Eun M.Y., Sohn J.K. QTL Detection and MAS selection efficiency for lipid content in brown rice (*Oryza sativa* L.) // *Genes & Genomics*. 2010. Vol. 32, № 6. P. 506–512. DOI: 10.1007/s13258-010-0026-5
14. Yano M., Satoh H., Omura T. Gene analyses on the endosperm mutants induced by MNU treatment in rice // *Japanese Journal of Breeding*. 1980. Vol. 30 (Suppl. 1), P. 260–261.
15. Ying J.Z., Shan J.X., Gao J.P., Zhu M.Z., Shia M., Lin H.X. Identification of quantitative trait loci for lipid metabolism in rice seeds // *Molecular Plant*. 2012. Vol. 5, № 4. P. 865–875. DOI: 10.1094/1891127349.007
16. Yu Y.H., Li G., Fan Y.Y., Whang K.Q., Min J., Zhu Z.W., Zhuang J.Y. Genetic relationship between grain yield and the contents of protein and fat in a recombinant inbred population of rice // *Journal of Cereal Science*. 2009. Vol. 50, № 1. P. 121–125. DOI: 10.1016/j.jcs.2009.03.008
17. Yun B.W., Kim M.G., Handoyo T., Kim K.M. Analysis of rice grain quality-associated quantitative trait loci by using genetic mapping // *American Journal of Plant Sciences*. 2014. Vol. 5, P. 1125–1132. DOI: 10.4236/ajps.2014.59125
18. Zhou H., Xia D., Li P., Ao Y., Xu X., Wan S., Li Y., Wu B., Shi H., Wang K., Gao G., Zhang Q., Wang G., Xiao J., Li X., Yu S., Lian X., He Y. Genetic architecture and key genes controlling the diversity of oil composition in rice grains // *Molecular Plant*. 2021. Vol. 14, P. 456–469. DOI: 10.1016/j.molp.2020.12.001

References

1. Chen J.G., Zhu J., Zang R.C. Genetic analysis of fat content in indica-japonica inter-subspecific hybrid rice (*Oryza sativa* L.) // *Journal of Tropical and Subtropical Botany*. 1998. Vol. 6, № 4. P. 347–351. DOI: 10.3969/j.issn.1005-3395.1998.4.011
2. Cho Y.G., Kang H.J., Lee Y.T., McCouch S.R., Eun M.Y. QTL Analysis of rice quality using a recombinant inbred population // *Journal of Agricultural Science Chungbuk Nat'l Univ.* 2006. Vol. 23, P. 147–164.
3. Godber J.S., Juliano B.O. Rice lipids. In book: *Rice Chemistry and Technology*. 2004. P. 163–190.
4. Goffman F., Pinson S.R.M., Bergman C. Genetic diversity for lipid content and fatty acid profile in rice bran // *Oil & Soap*. 2003. Vol. 80(5), P. 485–490. DOI: 10.1007/s11746-003-0725-x
5. Hu Z.L., Li P., Zhou M.Q., Zhang Z.H., Wang L.X., Zhu L.H., Zhu Y.G. Mapping of quantitative trait loci (QTLs) for rice protein and fat content using doubled haploid lines // *Euphytica*. 2004. Vol. 135(1), P. 47–54. DOI: 10.1023/B:EUPH.0000009539.38916.32
6. Juliano, B. O. Rice in human nutrition // *FAO Food Nutrition Series*. Rome. 1993. № 26. 164 p.
7. Kang H.J., Cho Y.G., Lee Y.T., Kim Y.D., Eun M.Y., Shim J.U. QTL Mapping of genes related with grain chemical properties based on molecular map of rice // *Korean Journal of Crop Science*. 1998. Vol. 43, № 4. P. 199–204.
8. Kim N.H., Sohn J.K., Kim K.M. Physico-chemical characteristics and QTL mapping associated with the lipid content of high-lipid rice // *American Journal of Plant Sciences*. 2013. Vol. 4, № 10. P. 1949–1953. DOI: 10.4236/ajps.2013.410241
9. Liu W., Zeng J., Jiang G., He Y. QTLs identification of crude fat content in brown rice and its genetic basis analysis using DH and two backcross populations // *Euphytica*. 2009. Vol. 169, № 2. P. 197–205. DOI: 10.1007/s10681-009-9922-7
10. Matsuo T., Satoh H., Omura T. Oil content and fatty acid composition of a giant embryo mutant in rice // *Japanese Journal of Breeding*. 1987. Vol. 37, P. 185–191.
11. Omura T., Satoh H. Biology of rice // *The Biology of Rice*. Tokio, Elsevier, Amsterdam, 1984. Vol. 7, P. 293–303.

12. Qi Z. B., Li B. J., Yang W. G., Wu X. F. A study on the genetic of exterior quality and fat of the rice grains // *Acta Genetica Sinica*. 1983. Vol. 10, № 6. P. 452–458.
13. Qin Y., Kim S. M., Zhao X. H., Lee H. S., Jia B., Kim K. M., Eun M. Y., Sohn J. K. QTL Detection and MAS selection efficiency for lipid content in brown rice (*Oryza sativa* L.) // *Genes & Genomics*. 2010. Vol. 32, № 6. P. 506–512. DOI: 10.1007/s13258-010-0026-5
14. Yano M., Satoh H., Omura T. Gene analyses on the endosperm mutants induced by MNU treatment in rice // *Japanese Journal of Breeding*. 1980. Vol. 30 (Suppl. 1), P. 260–261.
15. Ying J. Z., Shan J. X., Gao J. P., Zhu M. Z., Shia M., Lin H. X. Identification of quantitative trait loci for lipid metabolism in rice seeds // *Molecular Plant*. 2012. Vol. 5, № 4. P. 865–875. DOI: 10.1094/1891127349.007
16. Yu Y. H., Li G., Fan Y. Y., Whang K. Q., Min J., Zhu Z. W., Zhuang J. Y. Genetic relationship between grain yield and the contents of protein and fat in a recombinant inbred population of rice // *Journal of Cereal Science*. 2009. Vol. 50, № 1. P. 121–125. DOI: 10.1016/j.jcs.2009.03.008
17. Yun B. W., Kim M. G., Handoyo T., Kim K. M. Analysis of rice grain quality-associated quantitative trait loci by using genetic mapping // *American Journal of Plant Sciences*. 2014. Vol. 5, P. 1125–1132. DOI: 10.4236/ajps.2014.59125
18. Zhou H., Xia D., Li P., Ao Y., Xu X., Wan S., Li Y., Wu B., Shi H., Wang K., Gao G., Zhang Q., Wang G., Xiao J., Li X., Yu S., Lian X., He Y. Genetic architecture and key genes controlling the diversity of oil composition in rice grains // *Molecular Plant*. 2021. Vol. 14, P. 456–469. DOI: 10.1016/j.molp.2020.12.001

Поступила: 03.05.24; доработана после рецензирования: 30.05.24; принята к публикации: 04.06.24.

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. – научное руководство, постановка цели и задач, концептуализация исследования, написание текста статьи; Краснова Е. В. – сбор и анализ данных; Дубина Е. В. – анализ литературных источников.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.