

## СЕЛЕКЦИЯ И СЕМЕНОВОДСТВО СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

УДК 633.18: 575.1

DOI: 10.31367/2079-8725-2025-96-1-5-14

### НАСЛЕДОВАНИЕ СОДЕРЖАНИЯ БЕЛКА В ЗЕРНЕ РИСА (ОБЗОР)

**П. И. Костылев**<sup>1</sup>, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории селекции и семеноводства риса, p-kostylev@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-4371-6848;

**Е. В. Краснова**<sup>1</sup>, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник лаборатории селекции и семеноводства риса, ORCID ID: 0000-0002-3392-4774;

**Е. В. Дубина**<sup>2</sup>, доктор биологических наук, заведующая лабораторией информационных, цифровых и биотехнологий, ORCID ID: 0000-0002-8010-0137

<sup>1</sup>ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской»,

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

<sup>2</sup>ФГБНУ «Федеральный научный центр риса»,

350921, Краснодарский край, г. Краснодар, п. Белозерный, д. 3; e-mail: arrri\_kub@mail.ru

Рисовая крупа является важным пищевым продуктом во всем мире, особенно в Азии. Используется обычно шлифованный рис, но гораздо полезнее для здоровья нешлифованный рис без цветковых чешуй. В перикарпе зерновки риса содержатся протеины, которые повышают иммунитет и защищают организм от сердечно-сосудистых и раковых заболеваний, что повысило актуальность этого вопроса. В данной статье представлен обзор исследований по наследованию локусов количественных признаков, контролирующего содержание белка в зерне риса. Исследования проводили в Индии, Китае, Корее и Японии с использованием дигаллоидных и рекомбинантных инбредных линий из гибридов от скрещивания между сортами риса, различающимися по содержанию протеинов. С помощью ДНК-маркеров были обнаружены QTL, контролирующие содержание белка на хромосомах риса. В исследованиях ученых из Азии было обнаружено от 2 до 22 QTL, которые были нанесены на карты хромосом. В результате геномного анализа были выявлены QTL, которые контролировали синтез различных фракций белка, таких как альбумин, проламин, глобулин и глютенин. В исследованиях Тап и др. (2001) было обнаружено, что на содержание белка влияют два QTL на хромосомах 6 и 7. В работе Ну и др. (2004) найдено пять основных QTL содержания белка, расположенных на хромосомах 1, 4, 5, 6 и 7. Ю и др. (2009) установили пять QTL на хромосомах 3, 5, 6 и 10. В исследованиях Zhang и др. (2008) было идентифицировано и картировано 16 QTL для четырех фракций белка на восьми хромосомах. В работе Zheng и др. (2011) было идентифицировано 10 безусловных QTL, значительно влияющих на содержание белка, на девяти хромосомах. Юп и др. (2014) установили, что высокое содержание протеинов определяют три QTL на хромосомах 8, 9 и 10. В работе Zhao и др. (2022) в общей сложности были обнаружены 22 QTL, влияющих на содержание белка, во всех хромосомах, кроме первой. Эти QTL можно с помощью маркерной селекции использовать для пирамидирования благоприятных аллелей в одном генотипе при создании сортов с улучшенным качеством крупы риса.

**Ключевые слова:** рис, сорт, гибрид, линия, зерновка, белки, наследование, ген, QTL, маркер.

**Для цитирования:** Костылев П. И., Краснова Е. В., Дубина Е. В. Наследование содержания белка в зерне риса (обзор) // Зерновое хозяйство России. 2025. Т. 17, № 1. С. 5–14. DOI: 10.31367/2079-8725-2025-96-1-5-14.



### INHERITANCE OF PROTEIN PERCENTAGE IN RICE GRAIN (REVIEW)

**P. I. Kostylev**<sup>1</sup>, 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. Krasnova**<sup>1</sup>, Candidate of Agricultural Sciences, leading researcher of the laboratory for rice breeding and seed production, ORCID ID: 0000-0002-3392-4774;

**E. V. Dubina**<sup>2</sup>, Doctor of Biological Sciences, head of the laboratory for information, digital and bio technologies, ORCID ID: 0000-0002-8010-0137

<sup>1</sup>FSBSI Agricultural Research Center "Donskoy",

347740, Russia, Rostov region, Zernograd, Nauchny Gorodok Str., 3; e-mail: vniizk30@mail.ru;

<sup>2</sup>FSBSI "Federal Research Center of rice"

350921, Krasnodar Krai, Krasnodar, v. of Belozerny, 3; tel.: 8 (861) 229-41-98; e-mail: arrri\_kub@mail.ru

Rice cereal is an important food product all over the world, especially in Asia. White rice is usually used, but brown rice without outer hull is much healthier. The pericarp of rice grains contains proteins that increase immunity and protect the body from cardiovascular diseases and cancer, which has increased the relevance of this issue. The current paper has presented a review of the papers on the inheritance of quantitative trait loci responsible for protein percentage in rice grain. The study was conducted in India, China, Korea and Japan using dihaploid and recombinant inbred lines from hybrids obtained from rice varieties with various protein percentage. Due to DNA markers, there have been identified QTL which control protein percentage in rice chromosomes. The researchers from Asia have identified between 2 and 22 QTL that have been mapped onto chromosomes. Genomic analysis has identified QTL that control the synthesis of various protein fractions, such as albumin, prolamin, globulin, and glutenin. Hu et al. (2004) found three QTL of oil on chromosomes 1, 2, and 5. Yu et al. (2009) found four QTL on chromosomes 3, 5, 6, and 8. Qin et al. (2010) mapped eight QTL on 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 et al. (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 with oil concentration. Tan et al. (2001) found that protein percentage was affected by two QTL on chromosomes 6 and 7. Hu et al. (2004) found five major QTL for protein percentage, located on chromosomes 1, 4, 5, 6, and 7. Yu et al. (2009) identified five QTL on chromosomes 3, 5, 6, and 10. Zhang et al. (2008) identified and mapped 16 QTL for four protein fractions on eight chromosomes. Zheng et al. (2011) identified 10 unconditional QTL significantly affecting protein percentage on nine chromosomes. Yun et al. (2014) found that high protein percentage was determined by three QTL on chromosomes 8, 9, and 10. Zhao et al. (2022) found 22 QTL affecting protein percentage on all chromosomes except chromosome 1. These QTL can be used by marker-assisted selection to pyramid favorable alleles in a single genotype to develop varieties with improved rice grain quality.

**Keywords:** rice, variety, hybrid, line, grain, protein, inheritance, gene, QTL, marker.

**Введение.** Рис является основным злаковым продуктом питания для более половины населения земного шара. Для этих людей данный продукт представляет главный источник белка. Запасной белок в рисе в основном состоит из глютелина, таким образом, он является уникальным среди зерновых благодаря более сбалансированному аминокислотному составу, чем у богатых проламинами запасных белков (Juliano, 1990). Поэтому увеличение содержания белка увеличит и сбалансирует его потребление теми людьми, основным продуктом питания которых является рис.

Кроме того, содержание рисового белка также может влиять на физико-химические свойства вареного риса (Hamaker, Griffin, 1991). Поэтому повышение содержания белка все чаще становится одной из основных селекционных задач, направленных на улучшение питательных качеств риса.

Среди сортов подвиды *Oryza sativa subsp. indica* в КНР были обнаружены существенные различия содержания белка в диапазоне от 4,9 до 19,3 %, а среди сортов *Oryza sativa subsp. japonica* – от 5,9 до 16,5 % (Lin et al., 1993). Также было показано, что эти различия количественно наследуются (Shenou et al., 1991; Shi et al., 1999).

До сих пор генетические исследования содержания белка проводили в основном классическими количественными генетическими методами. С появлением ДНК-маркеров и растущей доступностью генетических карт высокой плотности для большинства основных культурных растений стало возможным разделение количественных признаков на их генетические компоненты, то есть локусы количественных признаков (QTL) (Lander, Botstein, 1989). С тех пор как была разработана стратегия анализа QTL с использованием ДНК-маркеров, был идентифицирован ряд QTL, влияющих на агрономически важные характеристики риса, такие как высота растений, дата цветения, компоненты урожая, устойчивость к болезням и засухе и т. д. Позже были описаны также показатели качества риса, такие как содержание амилозы, липидов, белка (Tan et al., 1999; Tan et al., 2001).

Имеется мало сообщений о генетической основе таких признаков из-за сложности их наследования, влияния окружающей среды и других условий. Например, на содержание белка может сильно влиять степень измель-

чения и условия окружающей среды, например, азотные удобрения и продолжительность роста (Perez et al., 1996). Эта сложность привела к трудностям в селекционной работе по повышению содержания белка в зерне риса (Coffman, Juliano, 1987). Выяснение их генетической основы в значительной степени помогло бы улучшить вышеупомянутые признаки.

Повышение содержания белка в рисе как одним из важных ингредиентов функциональных пищевых и промышленных продуктов стало совершенно новой целью в программах селекции риса по всему миру.

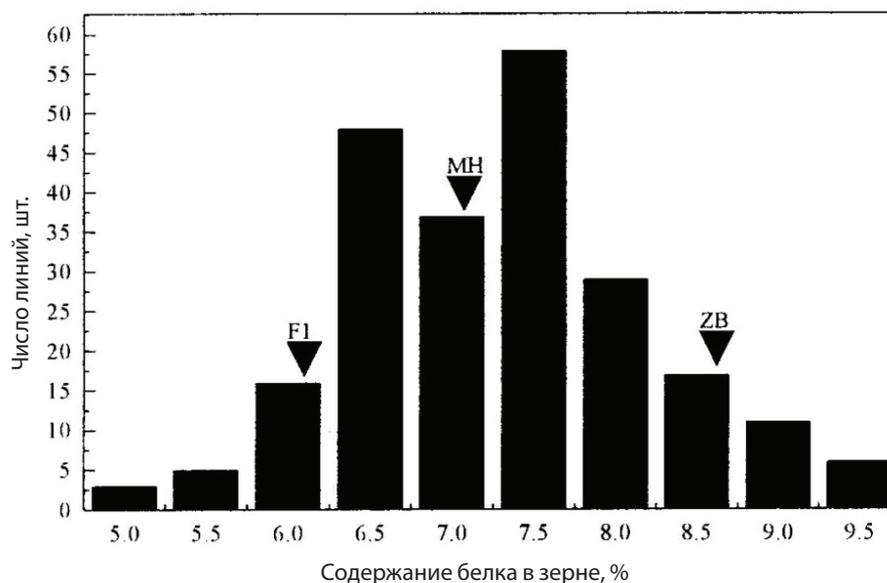
Цель работы – обобщить информацию из литературных источников по исследованию локусов количественных признаков, связанных с содержанием белков в зерне риса. Поскольку пищевая ценность определяется содержанием питательных веществ в зерне риса, знание об их наследовании облегчит выведение сортов риса с улучшенными показателями питательности.

**Основная часть.** Так же как урожайность, количество зерновок на метелке, их масса и др., такой признак качества, как содержание белка в рисе, наследуется количественно.

В исследовании Tan et al. (2001) использовали гибрид риса подвиды *Oryza sativa subsp. indica* Shanyou 63 из Китая в качестве материала для изучения генетической основы содержания белка. Гибрид  $F_1$  был получен от скрещивания сортов Zhenshan 97 (ZB – материнская линия) и Minghui 63 (MH – отцовская линия). Из него была сформирована популяция из 238 рекомбинантных инбредных линий (RIL)  $F_{10}$ , полученных от растений  $F_2$  методом односемянного потомства.

Распределение содержания белка в популяции RIL, а также у родителей и гибрида ( $F_1$ ) показало, что различия между двумя родителями были небольшими (рис. 1).

У сорта риса Zhenshan 97 в среднем было 8,6 % белка, у Minghui 63 – 7,1 %, у гибрида  $F_1$  – 6,1 %, у всех линий – 7,1 % с диапазоном варьирования от 4,7 до 9,3 %. Наблюдалась гибридная депрессия признака. Колоколообразное фенотипическое распределение и широкий диапазон вариаций исследуемого признака указывали на трансгрессивную сегрегацию, что позволяет предположить полигенное наследование признаков. Наследуемость признака содержания белка в зерне составляла 31,5 %.



**Рис. 1.** Распределение частот величин содержания белка в популяции RIL риса. Средние значения признака для обеих родительских форм Zhenshan 97 (ZB), Minghui 63 (MH) и гибрида F<sub>1</sub> указаны стрелками (Tan et al., 2001)

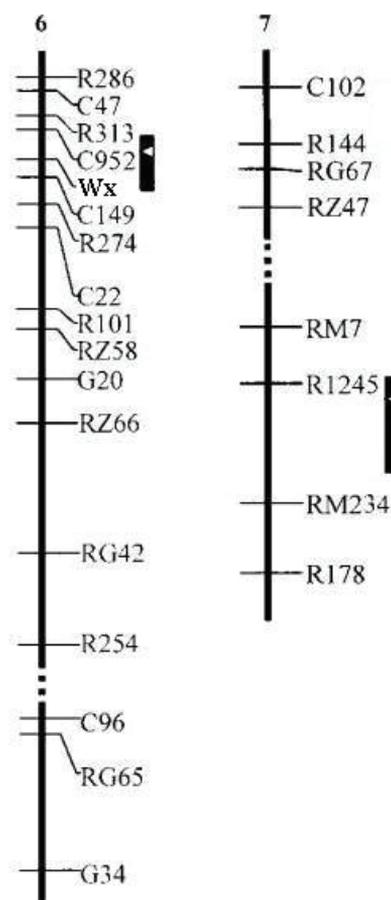
**Fig. 1.** Frequency distribution of protein percentage values in the rice population RIL. The mean trait values for both parental forms 'Zhenshan 97' (ZB), 'Minghui 63' (MH) and the hybrid F<sub>1</sub> are indicated by arrows (Tan et al., 2001)

Карта сцепления состояла из 162 маркеров RFLP (полиморфизм длины рестрикционных фрагментов) и 48 SSR (простые повторяющиеся последовательности), охватывающих 12 хромосом. Было обнаружено, что на содержание белка влияют два интервала QTL. Один из них отображен в интервале C952 – Wx на хромосоме 6, причем больший эффект объясняет 13,0 % фенотипической дисперсии и LOD = 6,8. В этом локусе аллель MH увеличивал содержание белка на 0,61 %. Другой, с меньшим эффектом, был обнаружен на хромосоме 7 в интервале R1245 – RM234 (рис. 2). В общей сложности два QTL объяснили 17,7 % фенотипической дисперсии при LOD = 9,2.

LOD (логарифм оценки шансов) – это статистическая оценка сцепления двух генетических локусов достаточно близко друг к другу на определенной хромосоме и их совместного наследования.

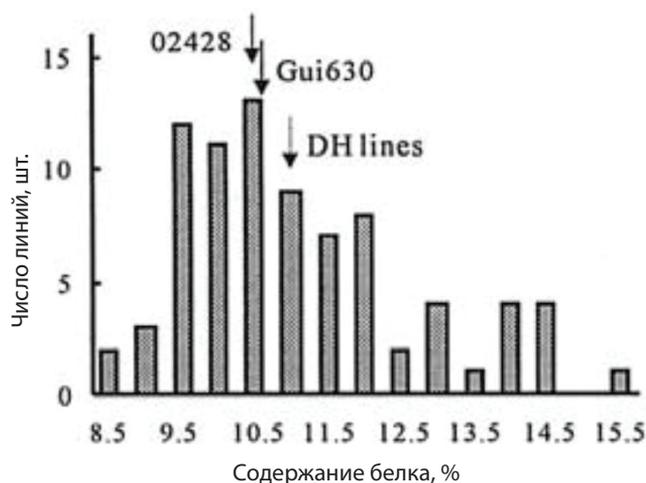
В исследованиях Hu et al. (2004) был проведен анализ содержания белка в зерне риса, который является важным компонентом его питательных качеств. Фенотипический анализ признаков выявил весьма существенные различия по содержанию белка между дигаплоидными линиями, которое варьировало от 8,67–15,79 % при среднем значении 10,96 % (рис. 3).

Величины признака у родительских форм Gui 630 и 02428 были идентичными – около 10,5 %. 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. 3).



**Рис. 2.** Хромосомное расположение QTL, определяющих содержание белка в зерне риса (Tan et al., 2001)

**Fig. 2.** Chromosomal location of QTL determining protein percentage in rice grain (Tan et al., 2001)

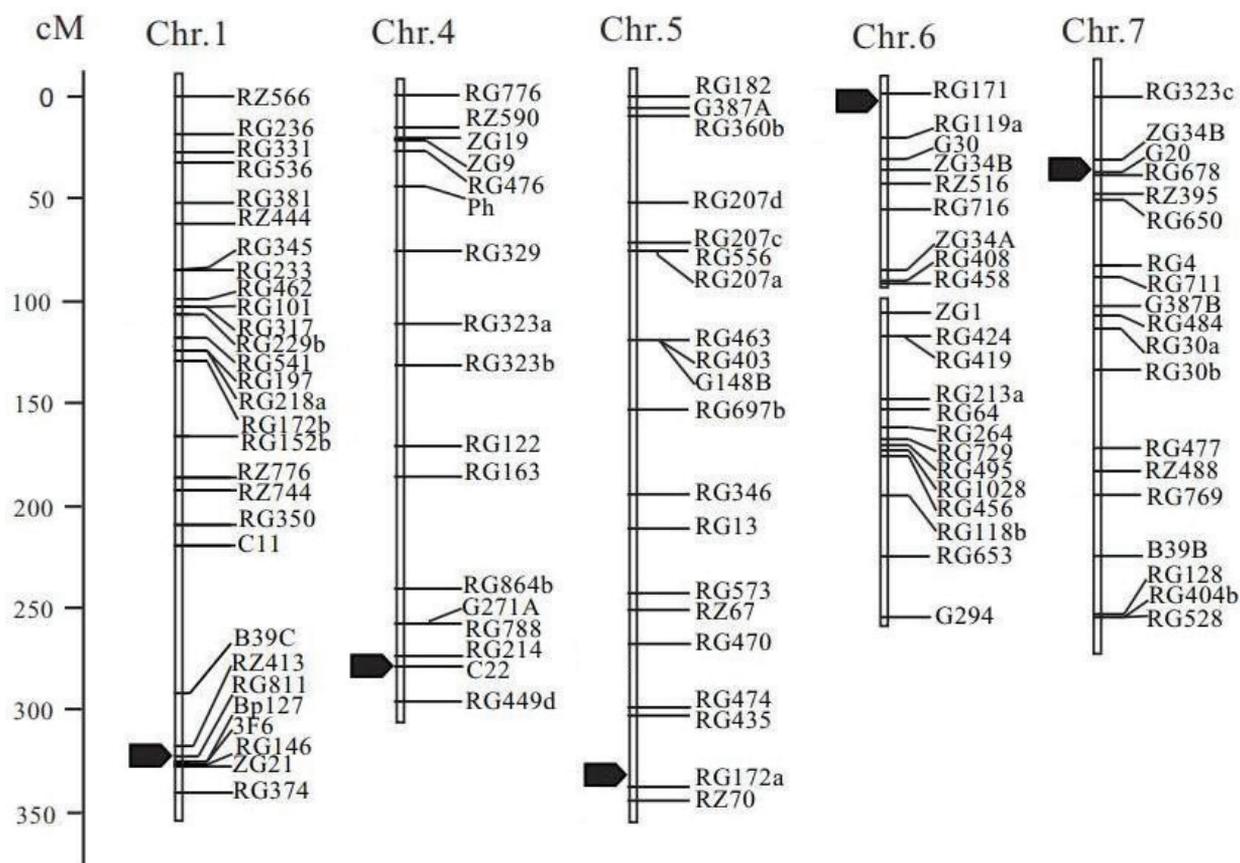


**Рис. 3.** Распределение частот величин содержания белка в популяции дигаплоидов риса. Средние значения признака для линий и обеих родительских форм указаны стрелками (Hu et al., 2004)

**Fig. 3.** Frequency distribution of protein percentage values in the rice dihaploid population. The mean trait values for the lines and both parental forms are indicated by arrows (Hu et al., 2004)

Для изучения генетической основы этого признака и поиска QTL использовали дигаплоидную популяцию и карту связей RFLP, состоящую из 232 маркеров. В общей сложности

было установлено пять основных QTL для содержания белка, которые в совокупности объясняли 74 % фенотипических вариаций при LOD = 15,2 (рис. 4).



**Рис. 4.** Хромосомное расположение QTL, определяющих содержание белка в зерне риса (Hu et al., 2004)

**Fig. 4.** Chromosomal arrangement of QTL determining protein percentage in rice grain (Hu et al., 2004)

Среди этих QTL основной QTL qRPC-5 с наибольшим эффектом был отображен в интервале маркеров RG435 – RG172a на хромосоме 5. На его долю приходилось 35 % фенотипической

вариации с LOD, равным 16,7. В этом локусе аллель от родительского сорта Gui 630 увеличил содержание белка на 1,32 %. Второй QTL qRPC-7 был картирован в интервале ZG34B – G20

на хромосоме 7. Это объясняет 23 % фенотипической дисперсии при LOD 6,1. Его положительные аллели, также от родительского сорта Gui 630, увеличили содержание белка на 1,05 %. Что касается остальных трех QTL на хромосомах 1, 4 и 6, их аддитивные эффекты были относительно невелики, а все их положительные аллели были унаследованы от родительского гена образца 02428.

Кроме того, для признака содержания белка было выявлено две пары эпистатических локусов. Наряду с наблюдением, что содержание белка показало высокую наследуемость (78 %), эти результаты демонстрируют, что оно

в популяции дигиплоидов может контролироваться относительно небольшим количеством QTL с большими основными эффектами. Информация, представленная авторами, может быть полезна для улучшения качества питательных веществ в зерне риса посредством селекции с помощью маркеров (Hu et al., 2004).

Китайскими учеными Yu et al. (2009) на основе гибрида F1 риса Xieqingzao B x Milyang 46 была создана популяция из 209 рекомбинантных инбредных линий F9. Анализ локусов количественных признаков позволил обнаружить пять QTL для содержания белка на хромосомах 3, 4, 5, 6 и 10 (рис. 5).

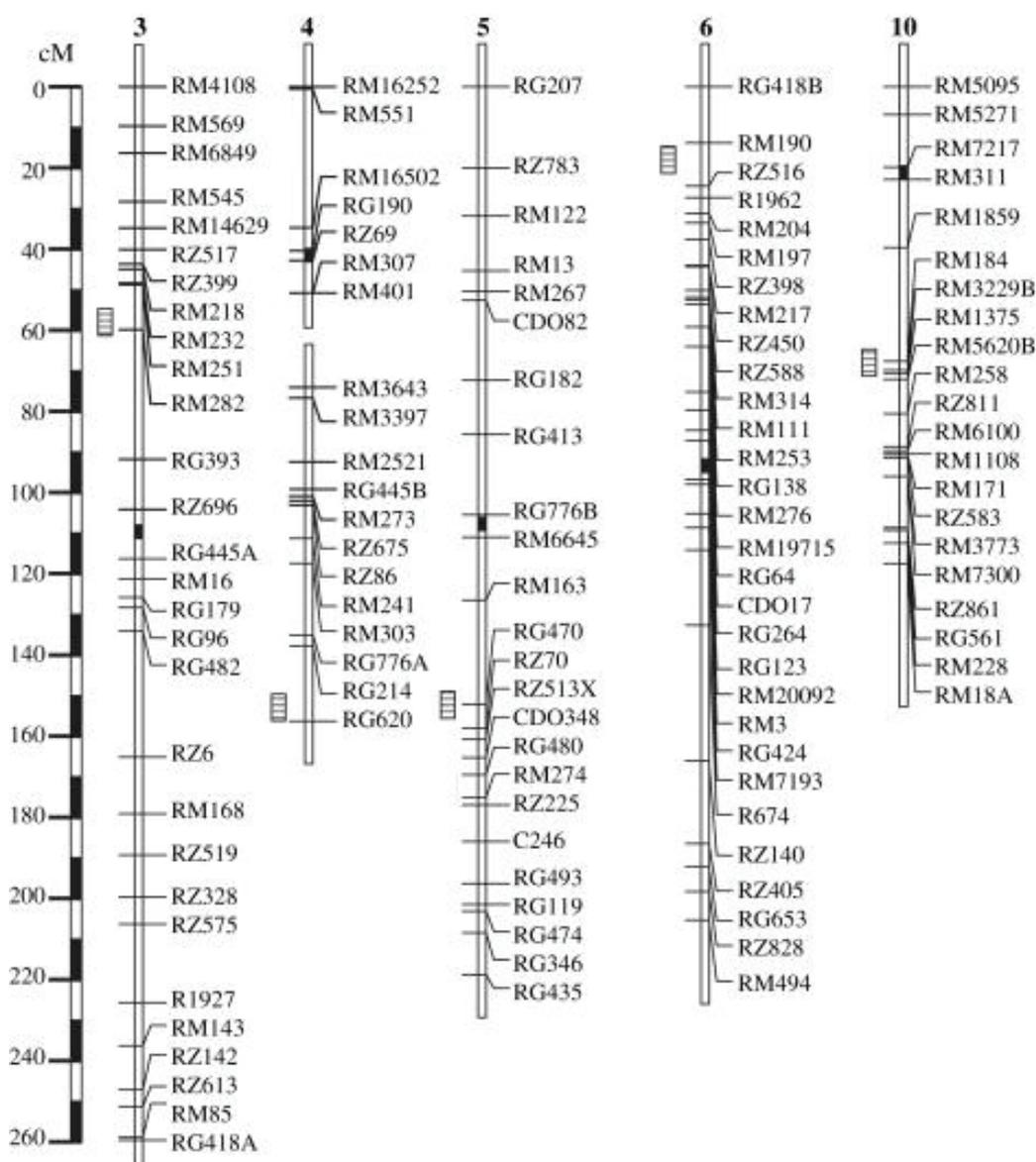


Рис. 5. Хромосомное расположение QTL, определяющих содержание белка в зерне риса (Yu et al., 2009)  
Fig. 5. Chromosomal arrangement of QTL determining protein percentage in rice grain (Yu et al., 2009)

Среди этих локусов основной QTL qPC-6 был расположен рядом с маркерами RM190 и RZ516 на коротком плече 6-й хромосомы риса, объясняя 19,3 % фенотипической дисперсии и демонстрируя аддитивный эффект в 0,471 %. Остальные четыре QTL объясняли

3,9–10,5 % фенотипической дисперсии и имели аддитивный эффект 0,213–0,343 %. Все QTL имели усиливающие аллели из Milyang 46. Авторы считают, что использование этих QTL может быть полезным для улучшения питательных качеств сортов риса и это может быть особенно

верно для qPC-3 и qPC-4, поскольку они не связаны с неблагоприятным воздействием на другие признаки (Yu et al., 2009).

Улучшение качества белков, необходимых для хранения риса, важно для селекции риса, обеспечивающего высокие питательные качества. Белок риса состоит из фракций: альбумин, проламин, глобулин и глютеин. В исследованиях Zhang et al. (2008) 71 рекомбинантная инбредная линия, полученные в результате скрещивания японского сорта Asominori с индийским сортом IR24, была использована для изучения наследования содержания сырого белка и белковых фракций у риса. В общей сложности было идентифицировано и картировано 16 QTL для этих четырех фракций на восьми хромосомах. Каждый вариант белка кодируется своими генами. Несколько QTL, влияющих на содержание различных белковых фракций, были картированы в одном и том же участке хромосомы. В частности, были идентифицированы два QTL, которые оказывают значительное влияние на содержание проламина и глютеина одновременно. Один QTL, обозначенный как qCP-12, влияющий на содержание сырого протеина, находился в той же области, что и QTL qGLT-12, влияющий на содержание глютеина, что согласуется с положительной корреляцией между уровнем глютеина и содержанием белка (Zhang et al., 2008).

В дальнейшем китайские ученые использовали эти же линии для анализа еженедельной динамики накопления белка в течение месяца налива с помощью методов картирования QTL (Zheng et al., 2011).

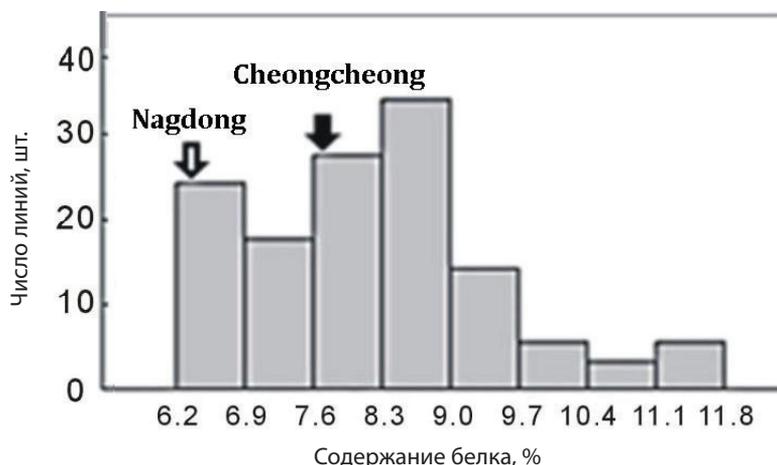
Значения содержания белка были выше у сорта IR24 по сравнению с Asominori на большинстве этапов. На ранних этапах было высокое накопление белка, затем оно снизилось на втором, прежде чем достичь максимума на четвертом. К полному наливу в зерне сор-

та Asominori накопилось 9,42 % белка, сорта IR24 – 11,45 %, у линий – от 8,47 до 14,13 %, в среднем 11,44 %. Наблюдалась трансгрессивная сегрегация содержания белка в популяции линий на всех стадиях.

Всего на четырех этапах налива зерна было идентифицировано 10 безусловных QTL, которые значительно влияли на содержание белка, причем на первых трех этапах их было выявлено больше, чем на заключительном этапе. Они находились на девяти из 12 хромосом и не присутствовали на хромосомах 2, 5 и 11. На заключительном этапе были обнаружены три QTL между маркерами R886 и R1485 на хромосоме 1 (qPC-1) и XNpb212-G1318 на хромосоме 3 (qPC-3.1), а также между маркерами C483 и C259 на хромосоме 8 (qPC-8). В этих локусах аллели с повышенным содержанием белка qPC-1 и qPC-3.1 были получены от сорта Asominori, а qPC-8 – от сорта IR24 (Zheng et al., 2011).

Авторы отметили, что несколько найденных QTL были тесно связаны с опубликованными ранее. Например, qPC-3.2 и qPC-3.3 были очень близки к QTL в интервале RM251 и RM282, о которых ранее сообщали Yu et al. (2009). Аналогичным образом qPC-6 был локализован в области гена Wx, аналогично описанному Tan et al. (2001). Другие примеры этого включают qPC-7.1 и qPI-7.1 вблизи QTL, наблюдаемых Hu et al. (2004), то есть между ZG34B и G20.

Корейские ученые (Yun et al., 2014) исследовали популяцию 133 дигаплоидных линий, выделенных из гибридной комбинации Cheongcheong x Nagdong. Содержание белка у них составило 7,7 % и 6,4 % соответственно, в то время как у ДН-линий в среднем 8,2 %. Содержание белка широко варьировало (рис. 6), а результаты показали, что этот признак является количественным и определяется несколькими генами.

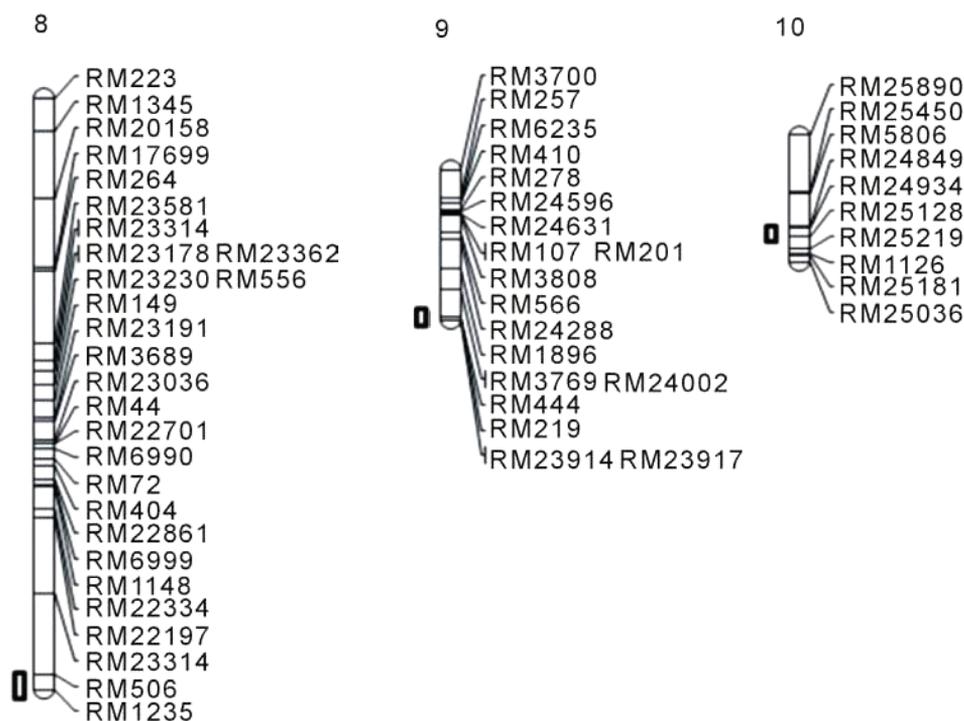


**Рис. 6.** Распределение частот величин содержания белка в популяции дигаплоидов риса. Средние значения признака родительских форм указаны стрелками, слева – Nagdong, справа – Cheongcheong (Yun et al., 2014)

**Fig. 6.** Frequency distribution of protein percentage values in the dihaploid rice population. The mean values of the trait of the parental forms are indicated by arrows, on the left – Nagdong, on the right – Cheongcheong (Yun et al., 2014)

С помощью анализа 222 микросателлитных маркеров, распределенных по 12 хромосомам, было установлено, что три QTL, контролирующие содержание белка, были расположены на RM506-RM1235 на хромосоме 8 с показателем LOD, равным 2,57, RM219-RM23914 – на хромосоме 9 с показателем LOD, равным

2,66, и RM24934-RM25128 – на хромосоме 10 с показателем LOD, равным 6,13, соответственно. Эти QTL назывались qPro-8, qPro-9 и qPro-10 (рис. 7). Эти маркеры показали совпадение с высоким содержанием белка в зерне на 75–80 %.



**Рис. 7.** Хромосомное расположение QTL, определяющих содержание белка в зерне риса (Yun et al., 2014)  
**Fig. 7.** Chromosomal arrangement of QTL determining protein percentage in rice grain (Yun et al., 2014)

Таким образом, в мире проводилось много исследований по анализу наследования содержания белка в зернах риса. Хотя было обнаружено множество QTL для этого признака у риса (Peng et al., 2017; Takayuki et al. 2018), были клонированы только некоторые из них, и знания о регуляторном механизме, лежащем в основе содержания белка в зерне, все еще не очень ясны.

Из полученной информации следует, что идентификация и точное картирование стабильных аллелей с последующим распределением их по пирамидам с помощью маркерной селекции для увеличения содержания белка без ущерба для других важных агрономических признаков очень важны и необходимы.

В работе Zhao et al. (2022) были охарактеризованы QTL, влияющие на содержание белка, в популяции линий с замещенными сегмен-

тами хромосом, полученных от скрещивания образца 9311 (в качестве реципиента) и сорта Nipponbare (в качестве донора).

Изученная популяция состояла из 119 линий BC<sub>4</sub>F<sub>2</sub>. Для выявления QTL были использованы генотипические данные по 250 полиморфным локусам, включая 211 SSR и 39 сайтов-меток последовательностей. Среднее за 2 года содержание белка у Nipponbare составило 8,14 %, а у 9311 – 7,3 %. Среди линий содержание белка непрерывно распределялось 6,07 до 8,38 %, в среднем за два года 7,15 %. Двухнаправленная трансгрессия предполагает, что содержание белка является количественным признаком, контролируемым полигенами.

В общей сложности 22 QTL для содержания белка были обнаружены в 2016 и 2017 гг. на всех хромосомах, кроме первой (рис. 8).

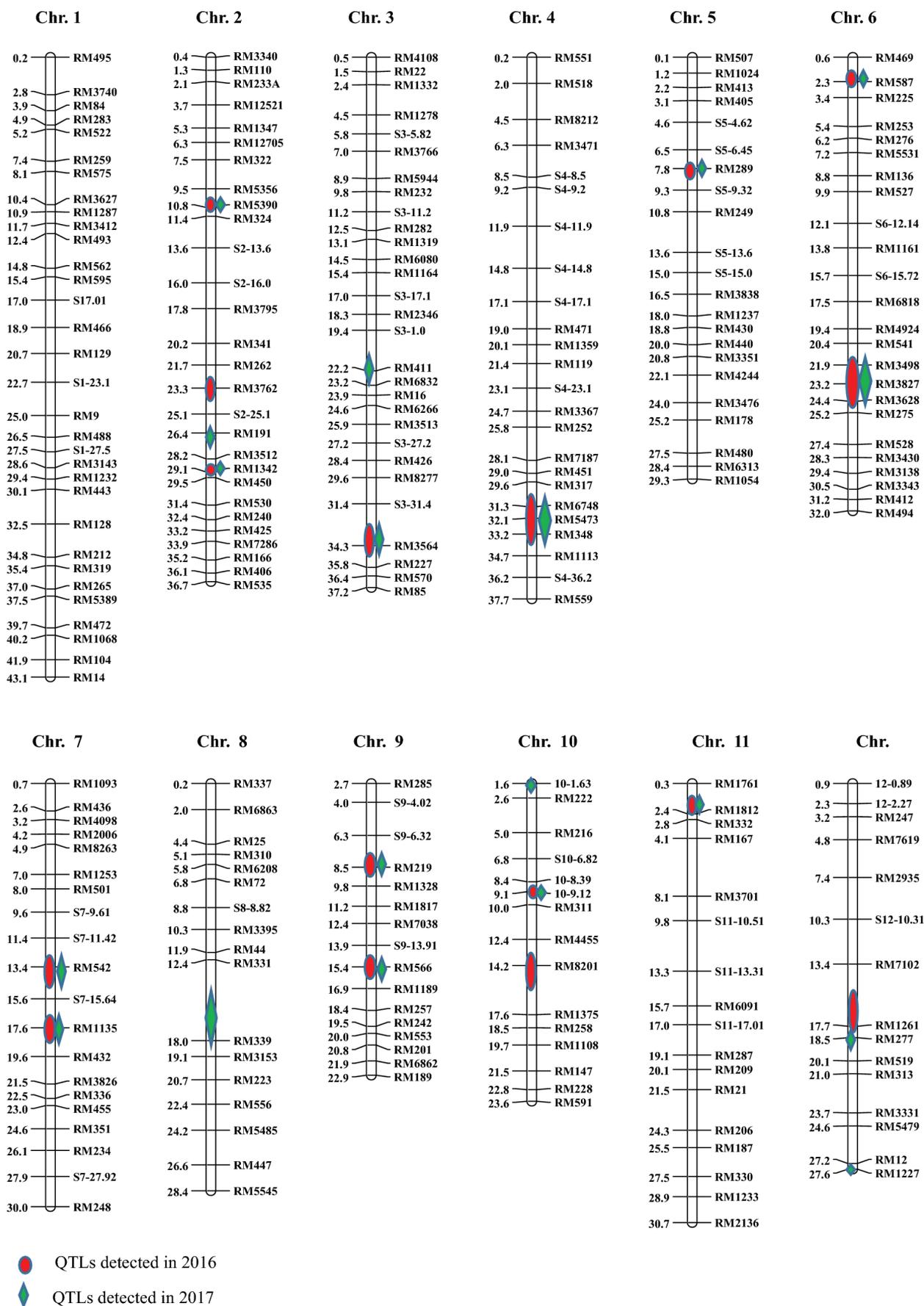


Рис. 8. Хромосомные карты с QTL содержания белка в зерне риса (Zhao et al., 2022)  
 Fig. 8. Chromosomal maps with QTL determining protein percentage in rice grain (Zhao et al., 2022)

Из них 13 QTL были выявлены в оба года со средним аддитивным эффектом 4,3. Аллели с положительным влиянием на содержание белка qGPC3-1, qGPC7-1, qGPC8 и qGPC12-1 были получены от сорта Nirponbare. Другие аллели оказывали негативное влияние на содержание белка и были получены из образца 9311. Аллели qGPC7-1 и qGPC10-1 показали наибольший аддитивный эффект по содержанию белка.

Самыми важными локусами, ассоциированными с содержанием белка, являются qGPC9-2 и qGPC10-2, на хромосомах 9 и 10. Они демонстрировали более 4 % аддитивных эффектов.

Эти результаты улучшили понимание генетической основы содержания белка, что будет полезно для улучшения пищевых качеств риса с помощью маркерной селекции в будущем.

**Заключение.** В процессе обзора литературных источников по исследованию локусов количественных признаков, связанных с со-

держанием белка в зерне риса, проведенных в Индии, Китае, Корее и Японии с использованием дигиплоидных и рекомбинантных инбредных линий из гибридов от скрещивания между различающимися по содержанию протеинов сортов риса было установлено, что с помощью ДНК-маркеров обнаружены QTL, контролирующие содержание белка на хромосомах риса. В исследованиях ученых из Азии было обнаружено от 2 до 22 QTL, которые были нанесены на карты хромосом. В результате геномного анализа были выявлены QTL, которые контролировали синтез различных фракций белка, таких как альбумин, проламин, глобулин и глютен. Эти QTL можно с помощью маркерной селекции использовать для пирамидирования благоприятных аллелей в одном генотипе при создании сортов с улучшенным качеством крупы риса.

#### Библиографический список

1. Coffman W. R., Juliano B. O. Rice. In: Olson RA (ed) Nutritional quality of cereal grains. Genetic and agronomic improvement. Agronomy Society of America, Madison, Wisconsin, 1987. P. 101–129.
2. Hamaker B. R., Griffin V. K. Potential influence of a starch granule-associated protein on cooked rice stickiness Journal of food science. 1991. Vol. 56(5), P. 1327–1329.
3. 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
4. Juliano, B. O. Rice grain quality: problems and challenges // Cereal Foods World. 1990. Vol. 35, P. 245–253.
5. Lander E. S., Botstein D. Mapping Mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps // Genetics. 1989. Vol. 121, P. 185–199.
6. Lin R., Luo Y., Liu D., Huang C. Determination and analysis on principal qualitative characters of rice germplasm // In: C. Ying (Ed.), Rice Germplasm Resources in China. 1993. P. 83–93.
7. Peng B., Sun Y. F., Pang R. H., Kong D. Y., Song X. H., Li H. L., Li J. T., Zhou Q. Y., Duan B., Liu L., Song S. Z. Genetic of rice seed protein content, a review // J. Southern Agri. 2017. Vol. 48(3), P.401–407.
8. Perez C. M., Juliano B. O., Liboon S. P., Alcantara J. M., Cassman K. G. Effects of late nitrogen fertilization application on head rice yield, protein content, and grain quality of rice // Cereal Chem. 1996. Vol. 73, P. 556–560.
9. Shenoy V. V., Seshu D. V., Sachan J. K. S. Inheritance of protein per grain in rice // Indian Journal of Genetics and Plant Breeding. 1991. Vol. 51(2), P. 214–220.
10. Shi C.H., Zhu J., Yang X.E., Yu Y.G., Wu J. Genetic analysis for protein content in indica rice // Euphytica. 1999. Vol. 107(2). P. 135–140.
11. Takayuki K., Jun M. Identification and characteristics of quantitative trait locus for grain protein content, TGP12, in rice (*Oryza sativa* L.) // Euphytica. 2018. Vol. 214(9), P. 165.
12. Tan Y. F., Li J. X., Yu S. B., Xing Y. Z., Xu C. G., Zhang Q. The three important traits for cooking and eating quality of rice grains are controlled by a single locus in an elite rice hybrid, Shanyou 63 // Theoretical and Applied Genetics. 1999. Vol. 99, P. 642–648.
13. Tan Y. F., Sun M., Xing Y. Z., Hua J. P., Sun X. L., Zhang Q. F., Corke H. Mapping quantitative trait loci for milling quality, protein content and color characteristics of rice using a recombinant inbred line population derived from an elite rice hybrid // Theoretical and Applied Genetics. 2001. Vol. 103, P. 1037–1045.
14. 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
15. 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
16. Zheng L., Zhang W., Chen X., Ma J., Chen W., Zhao Z., Zhai H., Wan J. Dynamic QTL analysis of rice protein content and protein index using recombinant inbred lines // Journal of Plant Biology. 2011. Vol. 54, P. 321–328. DOI: 10.1007/s12374-011-9170-y
17. Zhang W., Bi J., Chen L., Zheng L., Ji S., Xia Y., Xie K., Zhao Z., Wang Y., Liu L., Jiang L., Wan J. QTL mapping for crude protein and protein fraction contents in rice (*Oryza sativa* L.) // Journal of Cereal Science. 2008. Vol. 48, Article number: 539e547. DOI: 10.1016/j.jcs.2007.11.010
18. Zhao L., Zhao C. F., Zhou L. H., Yao S., Zhao Q. Y., Chen T., Zhu Z., Zhang Y. D., Wang C. L. Mapping QTLs for rice (*Oryza sativa* L.) grain protein content via chromosome segment substitution lines // Cereal Research Communications. 2022. Vol. 50, P. 699–708. DOI: 10.1007/s42976-021-00237-y

## References

1. Coffman W. R., Juliano B. O. Rice. In: Olson RA (ed) Nutritional quality of cereal grains. Genetic and agronomic improvement. Agronomy Society of America, Madison, Wisconsin, 1987. P. 101–129.
2. Hamaker B. R., Griffin V. K. Potential influence of a starch granule-associated protein on cooked rice stickiness Journal of food science. 1991. Vol. 56(5), P. 1327–1329.
3. 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
4. Juliano, B. O. Rice grain quality: problems and challenges // Cereal Foods World. 1990. Vol. 35, P. 245–253.
5. Lander E. S., Botstein D. Mapping Mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps // Genetics. 1989. Vol. 121, P. 185–199.
6. Lin R., Luo Y., Liu D., Huang C. Determination and analysis on principal qualitative characters of rice germplasm // In: C. Ying (Ed.), Rice Germplasm Resources in China. 1993. P. 83–93.
7. Peng B., Sun Y. F., Pang R. H., Kong D. Y., Song X. H., Li H. L., Li J. T., Zhou Q. Y., Duan B., Liu L., Song S. Z. Genetic of rice seed protein content, a review // J. Southern Agri. 2017. Vol. 48(3), P.401–407.
8. Perez C. M., Juliano B. O., Liboon S. P., Alcantara J. M., Cassman K. G. Effects of late nitrogen fertilization application on head rice yield, protein content, and grain quality of rice // Cereal Chem. 1996. Vol. 73, P. 556–560.
9. Shenoy V. V., Seshu D. V., Sachan J. K. S. Inheritance of protein per grain in rice // Indian Journal of Genetics and Plant Breeding. 1991. Vol. 51(2), P. 214–220.
10. Shi C.H., Zhu J., Yang X.E., Yu Y.G., Wu J. Genetic analysis for protein content in indica rice // Euphytica. 1999. Vol. 107(2), P. 135–140.
11. Takayuki K., Jun M. Identification and characteristics of quantitative trait locus for grain protein content, TGP12, in rice (*Oryza sativa* L.) // Euphytica. 2018. Vol. 214(9), P. 165.
12. Tan Y. F., Li J. X., Yu S. B., Xing Y. Z., Xu C. G., Zhang Q. The three important traits for cooking and eating quality of rice grains are controlled by a single locus in an elite rice hybrid, Shanyou 63 // Theoretical and Applied Genetics. 1999. Vol. 99, P. 642–648.
13. Tan Y. F., Sun M., Xing Y. Z., Hua J. P., Sun X. L., Zhang Q. F., Corke H. Mapping quantitative trait loci for milling quality, protein content and color characteristics of rice using a recombinant inbred line population derived from an elite rice hybrid // Theoretical and Applied Genetics. 2001. Vol. 103, P. 1037–1045.
14. 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
15. 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
16. Zheng L., Zhang W., Chen X., Ma J., Chen W., Zhao Z., Zhai H., Wan J. Dynamic QTL analysis of rice protein content and protein index using recombinant inbred lines // Journal of Plant Biology. 2011. Vol. 54, P. 321–328. DOI: 10.1007/s12374-011-9170-y
17. Zhang W., Bi J., Chen L., Zheng L., Ji S., Xia Y., Xie K., Zhao Z., Wang Y., Liu L., Jiang L., Wan J. QTL mapping for crude protein and protein fraction contents in rice (*Oryza sativa* L.) // Journal of Cereal Science. 2008. Vol. 48, Article number: 539e547. DOI: 10.1016/j.jcs.2007.11.010
18. Zhao L., Zhao C. F., Zhou L. H., Yao S., Zhao Q. Y., Chen T., Zhu Z., Zhang Y. D., Wang C. L. Mapping QTLs for rice (*Oryza sativa* L.) grain protein content via chromosome segment substitution lines // Cereal Research Communications. 2022. Vol. 50, P. 699–708. DOI: 10.1007/s42976-021-00237-y

Поступила: 03.09.24; доработана после рецензирования: 26.09.24; принята к публикации: 30.09.24.

**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.**