

ГЕНЕТИКА НЕКОТОРЫХ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У ГИБРИДА РИСА CR-1009 (SUB-1) × НОВАТОР

П. И. Костылев, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, зав. лабораторией селекции и семеноводства риса, ORCID ID: 0000-0002-4371-6848;

Е. В. Краснова, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник лаборатории селекции и семеноводства риса, ORCID ID 0000-0002-4716-5676

ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской»

347740, Ростовская обл., г. Зерноград, Научный городок, 3

Большое значение для формирования продуктивности имеют количественные признаки, которые характеризуются широким размахом изменчивости в разных условиях среды. Это высота растений, длина метелок, количество колосков и выполненных зерен на метелке, масса 1000 зерен и др. Изучение генетической базы количественных признаков у риса, представляющих основные элементы структуры урожая, является важной задачей, решение которой необходимо для ускорения селекционного процесса. Статья посвящена определению типа наследования, количества аллельных вариантов генов, участвующих в детерминации ряда количественных признаков, у гибрида риса от скрещивания контрастно различающихся сортов CR-1009 (Sub-1) и Новатор. Для генетического анализа расщепления признаков использовали компьютерную программу Полиген А. Наследование признака «высота растения» происходило по типу неполного доминирования больших значений признака, родительские формы различались по двум парам генов. По длине метелки наблюдали моногенные различия скрещенных сортов. По числу колосков на метелке проявилось полное доминирование большей величины признака. Наблюдалось взаимодействие двух генов, причем у каждой родительской формы были и рецессивные, и доминантные аллели, но в разных локусах. По числу зерен на метелке установлены аллельные различия в двух локусах и расщепление в соотношении 9 : 6 : 1. Расщепление по длине и ширине колоска было трансгрессивным и характеризовалось доминированием меньших значений признака. По массе 1000 зерен установлено неполное доминирование меньших значений признака и моногенные различия исходных родительских форм. По массе зерна с метелки выявлены дигенные различия родительских форм и расщепление в соотношении 15 : 1. Информацию о том, что различия определяются максимум двумя парами основных генов, можно использовать в практической селекции, сократив при этом объем работ для получения рекомбинантов с нужным сочетанием признаков.

Ключевые слова: рис, гибрид, количественные признаки, наследование.



GENETICS OF SOME QUANTITATIVE TRAITS OF THE RICE HYBRID CR-1009 (SUB-1) × NOVATOR

P. I. Kostylev, Doctor of Agricultural Sciences, professor, head of the laboratory of rice breeding and seed-growing, ORCID ID: 0000-0002-4371-6848;

E. V. Krasnova, Candidate of Agricultural Sciences, leading researcher of the laboratory of rice breeding and seed-growing, ORCID ID: 0000-0002-4716-5676

FSBSI "Agricultural Research Center "Donskoy"

347740, Rostov region, Zernograd, Nauchny Gorodok, 3

Quantitative traits which are characterized by a wide range of variability in different locations are of great importance for productivity formation. They are plant height, panicle length, number of spikelets and kernels per panicle, 1000-kernel weight, etc. The study of genetic basis of quantitative traits of rice, which are the main elements of yield structure, is an important problem and its solution is necessary to speed up breeding process. The article deals with the establishing of inheritance type, quantity of allelic variants of genes, which participate in determination of some quantitative traits of the rice hybrid obtained from hybridization of the varieties "CR-1009 (Sub-1)" and "Novator". The genetic analysis of trait splitting has been carried out by the computer program "Polygen A". The inheritance of the trait "plant height" occurred was of the type of incomplete domination of large values of the trait, the parental forms varied in two pairs of genes. By the panicle length, monogenic differences of the crossed varieties were observed. According to the number of spikelets per panicle, full dominance of the greater value of the trait was identified. The interaction of two genes was identified, with each parental form having both recessive and dominant alleles, but in different loci. Estimating number of kernels per panicle, there were allelic differences in two loci and trait splitting was in a ratio of 9 : 6 : 1. Trait splitting along the length and width of the spikelet was transgressive and was characterized by the dominance of smaller values of the trait. According to 1000-kernel weight, incomplete dominance of smaller values of the trait and monogenic differences of the initial parental forms have been established. According to kernel weight per panicle, the digenous differences of the parental forms and the splitting in a ratio of 15 : 1 were identified. The information that differences are determined by two pairs of main genes can be used in practical breeding. It will allow reducing the amount work to obtain recombinants with the desired combination of characteristics.

Keywords: rice, hybrid, qualitative traits, inheritance.

Введение. Обеспечение населения РФ крупой риса в полной мере возможно внедрением в производство высокоурожайных сортов и уменьшением затрат на их возделывание. Необходимо создавать и внедрять в производство новые высокоурожайные сорта риса, устойчивые к стресс-факторам среды, например к продолжительному затоплению слоем воды. Ген Sub-1A позволяет рису в странах Юго-Восточной Азии переживать длительные периоды наводнений, а в России его можно использовать в создании сортов для безгербицидных технологий, при которых сорная растительность подавляется большим слоем воды.

Урожайность зерна у риса определяется тремя ее количественными признаками: количеством метелок на растении, числом зерен в метелке и массой зерновки. Достижения картирования и секвенирования генома, а также функциональной геномики стали мощным инструментом для исследования генетических и молекулярных основ этих количественных признаков. Генетический анализ признаков урожайности на основе карт молекулярных маркерных связей выявил сотни локусов количественных признаков (QTL). Анализ мутантов и картографическое клонирование QTL позволили идентифицировать большое количество

генов, необходимых для основных процессов, лежащих в основе инициации и развития побегов и метелок, а также генов, контролирующих количество и размеры зерен и метелок. Молекулярная характеристика этих генов значительно продвинула механистическое понимание регулирования этих признаков, влияющих на урожайность риса. Полученные результаты имеют большое значение для генетического улучшения сельскохозяйственных культур (Xing, 2010).

На урожайность риса влияет величина проявления многих количественных и качественных признаков. Большое значение при формировании продуктивности имеют количественные признаки, которые характеризуются широким размахом изменчивости в разных условиях среды. Изучение генетической базы количественных признаков у риса, представляющих основные элементы структуры урожая, является важной задачей, решение которой необходимо для ускорения селекционного процесса.

В мире увеличение урожайности риса обусловлено работами по изменению морфологии растений, например полукарликовости. Это стимулировало изучение наследования высоты растений для улучшения селекционной работы. Современные устойчивые к полеганию сорта имеют короткие и толстые стебли (Yogobe et al., 2014). Для формирования зерновой продуктивности растений большое значение имеют такие признаки метелки, как ее длина, плотность, число зерен и их размеры.

Индийские ученые идентифицировали QTL для признаков, влияющих на урожайность, используя молекулярные маркеры SSR и AFLP. Было обнаружено пять QTL для высоты растений на хромосомах 1, 7 (два QTL), 8 и 11. Основной QTL (qPH-7b), картированный на хромосоме 7 (между RM1243-RM8263), определял 26,12% фенотипической вариации. Только один QTL был выявлен для длины метелки. Этот QTL (qPL-1) картирован на хромосоме 1 (между RM283-RM8132) и объясняет 9,61% фенотипической дисперсии. Один QTL (qNSP-12) для количества колосков на метелке был расположен на хромосоме 12 (между RM2197-RM212) и объяснял 22,58% фенотипической изменчивости. Обнаружено три QTL для количества выполненных зерен на метелке, которые были картированы на хромосомах 1, 6 и 11. Среди них qNGP-1 на хромосоме 1 (между RM246-RM1268) объяснил 21,03% фенотипической вариации и стал основным QTL для этого признака. Обнаружено два QTL для массы 1000 зерен. Первый QTL (qGW-1), расположенный на хромосоме 1 между RM1-RM283, объяснил 28,34% фенотипической вариации и показал наибольший эффект у этого признака. Второй QTL (qGW-2) на хромосоме 2 объяснил 9,68% фенотипической вариации. Для определения урожая зерна с метелки был идентифицирован QTL (qGY-3), расположенный на хромосоме 3, который объяснил 10,26% фенотипической вариации (Rabiei et al., 2015).

Для селекционной программы создания нового сорта основные задачи – подбор исходного материала с нужными генами и гибридизация для их объединения в сорте в процессе селекционной работы.

Цель работы – определить тип наследования, число и силу генов высоты растений риса, длины метелки, числа и массы 1000 зерен; провести отбор линий, сочетающих в себе комплекс хозяйственно ценных признаков, создать исходный материал для практической селекции.

Материалы и методы исследований. Материалом исследования послужили гибридные растения второго поколения и их родительские сорта – CR-1009 (Sub-1) и Новатор.

Позднеспелый сорт CR-1009 (Sub-1) создан в IIRI как улучшенная версия индийского сорта CR-1009,

в генотип которого ввели ген устойчивости к затоплению Sub-1. Подвид *indica*, разновидность *gilanica*. Сорт созревает за 155 дней. Высота растений – 65–80 см (рис. 1). Метелка длиной 19–20 см, количество колосков в метелке – 100–120 шт. Зерновки овальные, отношение длины зерна к ширине (*l/b*) – 2,8. Масса 1000 зерен – 21–22 г. Крупа имеет высокое содержание амилозы. Урожайность зерна в Индии – 5,8–8,1 т/га. Сорт устойчив к бурой пятнистости, пирикулярриозу, коричневой (BPH) и белоспинной (WBPH) цикадкам (New crop varieties, 2015).



Рис. 1. Сорт риса CR1009 Sub-1, обладающий геном устойчивости к длительному затоплению (New crop varieties, 2015)

Fig. 1. Rice variety CR1009 Sub-1 with the gene resistant to long-term submersion (New crop varieties, 2015)

Раннеспелый сорт Новатор выведен во ВНИИ риса. Подвид *japonica*, разновидность *italica*. Вегетационный период – 110 дней, растения низкорослые, высота – 85–90 см. Метелка компактная, вертикальная или слегка наклонная, длина – 15–16 см. Количество колосков в метелке – 130–135. Отношение длины зерновки к ширине (*l/b*) – 2,5; масса 1000 зерен – 29–31 г.

Гибриды F_2 – F_5 выращивали в 2014–2017 гг. на полях Опытной станции «Пролетарская» Ростовской области. В работе руководствовались методикой полевого опыта (Доспехов, 2012). Математическую обработку данных исследований проводили с использованием программы Statistica 6. Для генетического анализа признаков использовали компьютерную программу Полиген А (Мережко, 2005).

Результаты и их обсуждение. По признаку «высота растений» родительские формы значительно различались, в среднем на 30 см (рис. 2). Кривая распределения частот (далее – КРЧ) гибрида выходила за пределы изменчивости родительских форм, наблюдалось выщепление небольшого количества положительных трансгрессивных форм (5% от общего количества растений F_2).

Вершина КРЧ F_2 смещена вправо к большей родительской форме Новатор, что указывает на неполное доминирование больших значений признака ($h_r = 0,52$). Анализ данных в программе Полиген А позволил установить, что исходные родительские формы различались по двум парам генов, средняя сила которых составляла 15 см.

Средняя длина метелки сорта Новатор составила 15,4 см; CR-1009 (Sub-1) – 19,4 см; гибрид был близок к среднему значению признака между ними, длина его метелки составила 17,7 см (рис. 2). КРЧ гибрида имела трехвершинную конфигурацию и находилась в пределах изменчивости исходных родительских форм, что свидетельствует о моногенных различиях сортов, взятых в скрещивание. Степень доминирования составила 0,14, сила гена – 4 см.

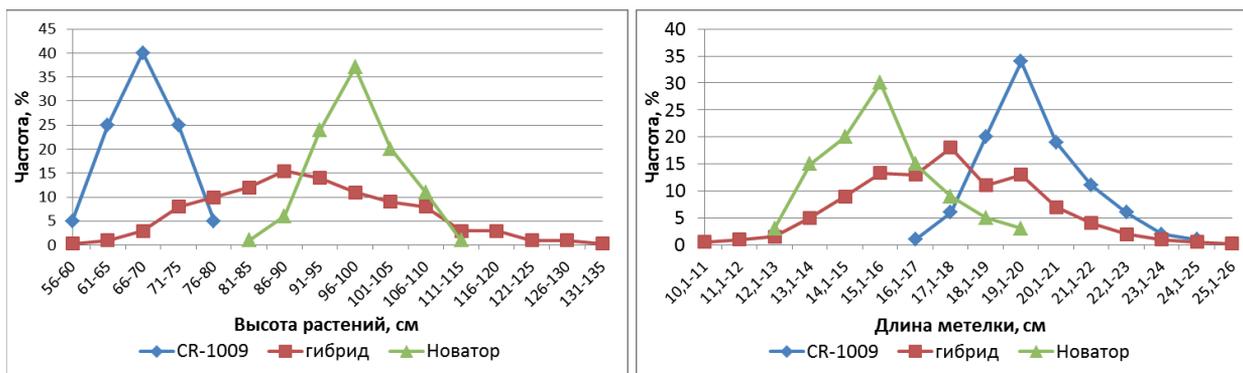


Рис. 2. Распределение частот признаков «высота растений» и «длина метелки» у гибрида риса F₂ CR-1009 (Sub-1) × Новатор и его родительских форм (2014 г.)

Fig. 2. Distribution of frequency of the trait "plant height" and "panicle length" in rice hybrid F₂ CR-1009 (Sub-1) × Novator and its parental forms (2014)

По признаку «число колосков на метелке» исходная родительская форма CR-1009 (116,4 шт.) уступала сорту Новатор (133,8 шт.) на 17,4 шт., а вершины их КРЧ находились в соседних классах (рис. 3). КРЧ гибрида выходила за пределы изменчивости родительских форм. Наблюдалось выщепление небольшого числа более озеренных форм, свидетельствующее о трансгрессивном расщеплении. Степень доминирования составила 1,01, что свидетельствует о полном доминировании большей величины признака. Степень трансгрессии составила 65,4%, частота – 6,54%. Наиболее оптимальной моделью, описывающей взаимодействие генов исходных форм, оказалось взаимодействие двух генов, причем у каждой родительской формы были и рецессивные, и доминантные аллели, но в разных локусах.

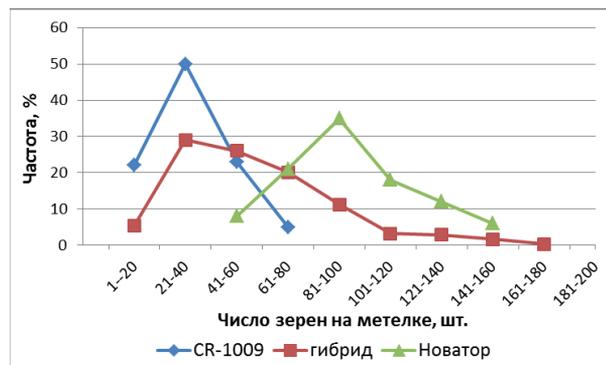


Рис. 3. Распределение частот признаков «число колосков и зерен на метелке» гибрида риса F₂ CR-1009 (Sub-1) × Новатор и родительских форм (2014 г.)

Fig. 3. Distribution of frequency of the trait "number of spikelets and kernels per panicle" in rice hybrid F₂ CR-1009 (Sub-1) × Novator and its parental forms (2014)

Расщепление по длине и ширине колоска было трансгрессивным и характеризовалось доминированием меньших значений признака (рис. 3).

По признаку «длина колоска» исходные родительские формы различались незначительно – на 1 мм (у CR-1009 – 7,9; у Новатора – 8,9). Величина признака в F₂ варьировала в пределах от 6,8 до 9,8 мм (в среднем – 8,0 мм). Вершина КРЧ гибрида находилась в одном классе с вершиной родительской формы CR-1009, что свидетельствует о неполном доминировании меньших значений признака ($h_r = -0,70$). Родительские формы различались по аллельному состоянию двух пар генов со средней силой 0,5 мм.

По признаку «ширина колоска» родительские сорта различались незначительно – на 0,40 мм

Из-за больших генетических различий между подвидами фертильность колосков у гибридных растений составила в среднем лишь 36,8% (от 0 до 95%). Поэтому количество выполненных зерен было значительно меньше, чем колосков, что и отразилось на конфигурации кривой распределения признака (рис. 3). У сорта CR-1009 (Sub-1) на метелке завязалось в среднем 32,2 зерновки; у Новатора – 94,6; у гибрида – 50,3. Выявлена правосторонняя асимметрия ($A_s = 0,93$), свидетельствующая о неполном доминировании меньших значений признака ($h_r = -0,42$). На долю гибрида приходилось примерно 1/16 часть частот рецессивной родительской формы Новатор, что указывает на аллельные различия в двух локусах и расщепление в соотношении 9 : 6 : 1.

(у CR-1009 – 2,95; у Новатора – 3,35). Величина признака в F₂ варьировала в пределах от 2,5 до 4,0 мм (в среднем – 3,09 мм). Вершина КРЧ гибрида была в одном классе с вершиной CR-1009, что указывает на неполное доминирование меньших значений признака ($h_r = -0,30$) и расщепление в соотношении 3 : 1 (рис. 4). Родительские формы различались по аллельному состоянию одной пары генов силой 0,2 мм.

По признаку «масса 1000 зерен» исходные родительские формы различались значительно – на 8,4 г (рис. 5). Масса 1000 зерен в F₂ варьировала в пределах от 12 до 36 г (в среднем – 23,2 г). Вершина КРЧ гибрида находилась посередине между вершинами родительских форм, однако частоты мелкосемянных классов были несколько выше, чем крупносемянных,

что свидетельствует о доминировании меньших значений признака ($h_r = -0,56$, то есть оно было неполным). На долю гибрида приходилось примерно 1/4 частот большей родительской формы, следовательно,

родительские формы различаются аллельным состоянием одной пары генов. Расщепление происходило в соотношении 1 : 2 : 1.

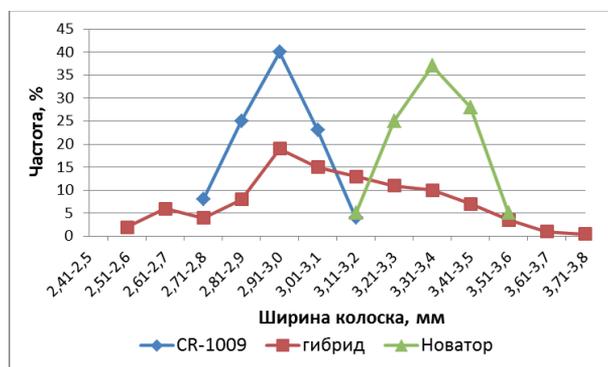
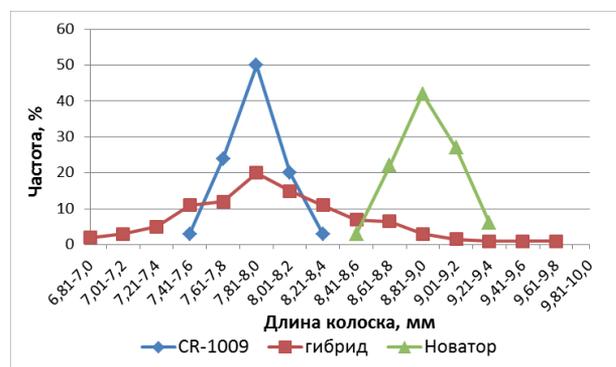


Рис. 4. Распределение частот признаков «длина и ширина колосков» у гибрида риса F_2 CR-1009 (Sub-1) × Новатор и его родительских форм (2014 г.)

Fig. 4. Distribution of frequency of the trait “length and width of spikelets” in rice hybrid F_2 CR-1009 (Sub-1) × Novator and its parental forms (2014)

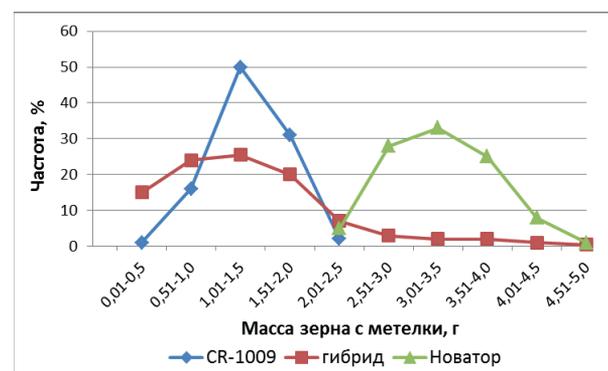
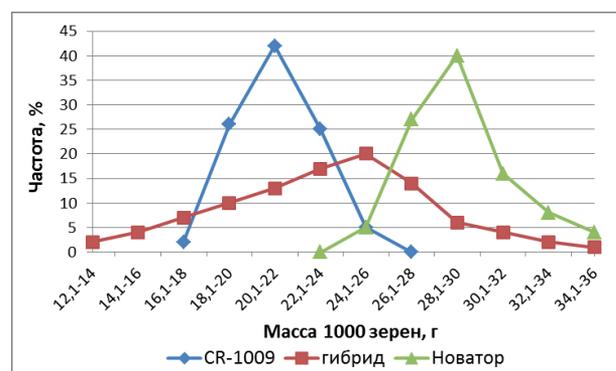


Рис. 5. Распределение частот признаков «масса 1000 зерен» и «масса зерна с метелки» у гибрида риса F_2 CR-1009 (Sub-1) × Новатор и его родительских форм (2014 г.)

Fig. 5. Distribution of frequency of the trait “1000-kernel weight” and “kernel weight per panicle” in rice hybrid F_2 CR-1009 (Sub-1) × Novator and its parental forms (2014)

Средняя масса зерна с метелки у Новатора составила 3,28 г, а у CR-1009 и гибрида – по 1,33 г. КРЧ этого признака имела значительную правостороннюю асимметрию ($As = 1,3$), а большинство гибридных растений было в одном классе с меньшей родительской формой CR-1009, что свидетельствует об отрицательном доминировании ($h_r = -1,0$) (рис. 5). С помощью программы Полиген А удалось установить дигенные

различия родительских форм и расщепление в соотношении 15 : 1.

В таблице 1 представлена характеристика выделенных форм F_2 , которые сочетают оптимальную высоту растения и массу 1000 зерен с высокой озерненностью метелки. Эти формы были высеяны индивидуально в гибридном питомнике для получения третьего поколения.

1. Характеристика лучших форм F_2 в комбинации CR-1009 (Sub-1) × Новатор (2014 г.)
1. Characteristics of the best forms F_2 in combination CR-1009 (Sub-1) × Novator (2014)

Образец	Высота растения, см	Длина метелки, см	Общее число колосков, шт.	Масса 1000 зерен, г
Новатор	98,0	15,4	120	29,8
CR-1009	68,0	19,4	100	21,4
Все F_2 в среднем	90,7	17,7	134	23,2
109	116,0	19,0	130	29,4
125	112,0	18,0	171	31,4
155	100,5	17,0	171	26,8
189	107,5	20,0	153	27,0
287	103,5	19,5	111	28,1
294	80,2	13,0	195	26,2
361	96,7	18,4	158	29,8
366	74,7	14,5	136	26,6
390	82,0	17,5	142	27,7

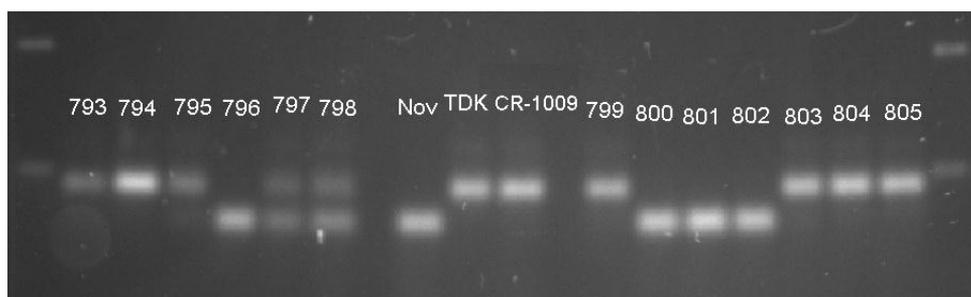


Рис. 6. Электрофореграмма образцов CR-1009 x Новатор F₄, показывающая аллельное состояние гена Sub-1A: доминантные аллели у № 793, 794, 795, TDK, CR-1009, 799, 803, 804, 805; рецессивные – у 796, Nov (Новатор), 800, 801, 802; гетерозиготы – 797 и 798 (анализ ЮФУ)

Fig. 6. Electrophoregram of the samples CR-1009 x Novator F₄, showing the allele state of the Sub-1A gene, i. e. dominant alleles in No. 793, 794, 795, TDK, CR-1009, 799, 803, 804, 805; recessive alleles in 796, Nov (Innovator), 800, 801, 802; heterozygous alleles 797 and 798 (analysis of SFedU)

В третьем – пятом поколениях был продолжен отбор лучших в хозяйственно-биологическом отношении форм с последующим ПЦР-анализом и выделением носителей гена Sub-1A в гомозиготном состоянии.

Образцы риса № 793, 794, 795, 799, 803, 804, 805, несущие доминантный аллель Sub-1A в гомозиготном состоянии, размножены для дальнейшего изучения их по устойчивости к затоплению и комплексу морфо-биологических признаков.

Выводы

Наследование признака «высота растения» происходило по типу неполного доминирования больших значений признака. Исходные родительские формы различались по двум парам генов, средняя сила которых составляла 15 см. По длине метелки наблюдали моногенные различия скрещенных сортов. Степень доминирования составила 0,14; сила гена – 4 см.

По числу колосков на метелке степень доминирования составила 1,01, что свидетельствует о полном доминировании большей величины признака. Наблюдалось взаимодействие двух генов, причем у каждой

родительской формы были и рецессивные, и доминантные аллели, но в разных локусах. По числу зерен на метелке установлены аллельные различия в двух локусах и расщепление в соотношении 9 : 6 : 1.

Расщепление по длине и ширине колоска было трансгрессивным и характеризовалось доминированием меньших значений признака. По длине колоска установлены различия аллельного состояния двух пар генов со средней силой 0,5 мм, а по ширине – одной с силой 0,2 мм.

Установлены неполное доминирование меньших значений признака «масса 1000 зерен» и моногенные различия исходных родительских форм. По массе зерна с метелки выявлены дигенные различия родительских форм и расщепление в соотношении 15 : 1.

Установленные в ходе генетического анализа выводы о том, что различия определяются максимум двумя парами основных генов, можно использовать в практической селекции, сократив при этом объем работ для получения рекомбинантов с нужным сочетанием признаков.

Библиографические ссылки

1. Мережко А. Ф. Использование менделеевских принципов в компьютерном анализе наследования варьирующих признаков // Экологическая генетика культурных растений: материалы школы молодых ученых РАСХН, ВНИИ риса. Краснодар, 2005. С. 107–117.
2. New crop varieties and agricultural implements // Directorate of Research Tamil Nadu Agricultural University Coimbatore. 2015. P. 3.
3. Rabiei B., Kordrostami M., Sabouri A., Sabouri H. Identification of QTLs for yield related traits in indica type rice using SSR and AFLP markers // Agriculturae Conspectus Scientificus. 2015. Vol. 80, No. 2. Pp. 91–100.
4. Xing Y., Zhang Q. Genetic and molecular bases of rice yield // Annu. Rev. Plant. Biol. 2010. Vol. 61. Pp. 421–442.
5. Yorobe J., Pede V. O., Rejesus R. M., Ali J. Yield and Income Effects of the Green Super Rice (GSR) Varieties: Evidence from a Fixed-Effects Model in the Philippines // Conference: Selected Paper prepared for presentation at the Agricultural & Applied Economics Association's 2014 AAEA Annual Meeting. Minneapolis, MN, USA, 2014. Pp. 25–28.

References

1. Merezko A. F. Ispol'zovanie mendeleevskih principov v komp'yuternom analize nasledovaniya var'iruyushchih priznakov [The use of Mendeleev's principles in the computer analysis of the inheritance of variable characteristics] // Ehkologicheskaya genetika kul'turnyh rastenij: materialy shkoly molodyh uchenyh RASKHN, VNII risa. Krasnodar, 2005. S. 107–117.
2. New crop varieties and agricultural implements // Directorate of Research Tamil Nadu Agricultural University Coimbatore. 2015. P. 3.
3. Rabiei B., Kordrostami M., Sabouri A., Sabouri H. Identification of QTLs for yield related traits in indica type rice using SSR and AFLP markers // Agriculturae Conspectus Scientificus. 2015. Vol. 80, No. 2. Pp. 91–100.
4. Xing Y., Zhang Q. Genetic and molecular bases of rice yield // Annu. Rev. Plant. Biol. 2010. Vol. 61. Pp. 421–442.
5. Yorobe J., Pede V. O., Rejesus R. M., Ali J. Yield and Income Effects of the Green Super Rice (GSR) Varieties: Evidence from a Fixed-Effects Model in the Philippines // Conference: Selected Paper prepared for presentation at the Agricultural & Applied Economics Association's 2014 AAEA Annual Meeting. Minneapolis, MN, USA, 2014. Pp. 25–28.

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.