ГЕНЕТИКА РЯДА ПРИЗНАКОВ У ГИБРИДА РИСА СВЕТЛЫЙ × МАВР

П.И. Костылев, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории селекции и семеноводства риса, ORCID ID: 000-0002-4371-6848;

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

А.В. Аксенов, агроном лаборатории селекции и семеноводства риса, ORCID ID: 0000-0002-6641-878X;

Э.С. Балукова, лаборант-исследователь лаборатории селекции и семеноводства риса, ORCID ID: 0000-0001-8976-2703

ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской»,

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

Рис может формировать не только белые, но и красные, коричневые и черные зерна. У черного риса перикарп зернa содержит антоциан, обладающий антиоксидантной активностью и полезный для здоровья человека. Статья посвящена созданию новых линий риса с черным околоплодником на основе гибрида Светлый × Мавр. Цель работы – создание новых линий риса с черным околоплодником на генетическом фоне сорта Светлый. Проведен генетический анализ варьирующих количественных признаков, влияющих на зерновую продуктивность риса. Расщепление по окраске перикарпа проходило по дигибридной схеме по типу рецессивного эпистаза в соотношении 9:3:4. Черная окраска перикарпа формировалась при наличии в генотипе двух доминантных генов Pb и Pp, коричневая определялась геном Pb, белая – остальными комбинациями генов. Наследование высоты растений происходило по типу сверхдоминирования больших значений признака. Родительские формы различались по аллельному состоянию двух пар генов. По длине метелки наблюдались частичное отрицательное доминирование и моногенные различия скрещенных сортов. По числу колосков на метелке установлено сверхдоминирование большей величины признака и взаимодействие двух пар генов. По массе 1000 зерен установлены частичное доминирование больших значений признака и моногенные различия исходных родительских форм. Отобраны лучшие рекомбинантные формы, сочетающие в себе компактную прямостоячую метелку и зерновки с перикарпом черного цвета, создан исходный материал для практической селекции. Исследования проводили в 2018 г. на полях Опытной станции «Пролетарская» Ростовской области.

Ключевые слова: рис, гибрид, перикарп, антоциан, наследование.

GENETICS OF THE TRAITS IN THE RICE HYBRID 'SVETLY X MAVR'

P.I. Kostylev, Doctor of Agricultural Sciences, professor, main researcher of the laboratory of rice breeding and seed-growing, ORCID ID: 000-0002-4371-6848;

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

A.V. Aksenov, agronomist of the laboratory of rice breeding and seed-growing, ORCID ID: 0000-0002-6641-878X;

E.S. Balyukova, assistant researcher of the laboratory of rice breeding and seed-growing, ORCID ID: 0000-0001-8976-2703

FSBSI "Agricultural Research Center "Donskoy",

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

Rice can form not only white, but also red, brown and black kernels. In black rice pericarp contains anthocyanin pigment, which has antioxidant activity and is beneficial to human health. The article is devoted to the development of new rice lines with black pericarp on the basis of the hybrid 'Svetly × Mavr'. The purpose of the work is to develop rice new lines with black seed vessel on the genetic background of the variety 'Svetly'. There has been carried out a genetic analysis of varying quantitative traits that affect rice productivity. Cleavage by pericarp color occurred according to the dihybrid scheme according to the type of recessive epistasis in the ratio 9:3:4. The black color of the pericarp was formed with the presence of two dominant Pb and Pp genes in the genotype, the brown one was determined by the Pb gene, and the white one was determined by the other combinations of genes. Inheritance of plant height occurred according to the overdominance of large values of the trait. Parental forms differed in the allelic state of two pairs of genes. Along the panicle length, there has been determined partial negative dominance and monogenic differences of the hybridized varieties. According to 'number of spikelets per panicle', there has been identified an overdominance of a larger value of the trait and the interaction of two pairs of genes. According to '1000-kernel weight', there has been established partial dominance of large values of the trait and monogenic differences of the initial parental forms. There have been selected the best recombinant forms combining a compact erect panicle and grains with a black seed vessel, and there has been developed starting material for practical breeding. The study was carried out on the fields of the Experimental Station "Proletarskaya" of the Rostov Region in 2018.

Keywords: rice, hybrid, pericarp, anthocyanin pigment, inheritance.

Введение. Рис (*Oryza sativa* L.) – одна из важнейших зерновых культур в мире. Большинство сортов риса формируют зерна с белым околоплодником (перикарпом), но некоторые имеют цветные: красные, коричневые или черные (также известные как фиолетовые). Перикарп цветных рисовых зерен накапливает проантоцианидин (красный рис) или антоциан (черный рис). Эти вещества обладают антиоксидантной активностью, и их польза для здоровья была продемонстрирована не только на рисе, но и на сое, картофеле и других культурах (Jang et al. 2010; Kaspar et al. 2011; Ling et al., 2001).

Чернозерный рис полезен людям с большим сердцем, диабетом, повышенным риском раковых заболеваний, что обусловлено высоким количеством антоцианов (Гончарова и др., 2015). Поскольку рис является основным продуктом питания для многих потребителей во всем мире, ожидается, что введение в рацион питания окрашенного риса может оказать большее глобальное воздействие на здоровье, чем другие продукты, содержащие проантоцианидины и антоцианы.

В Японии были выведены раннеспелые сорта черного риса с устойчивостью к полеганию (Saka et al.

2007; Takita et al. 2001). Однако сорта черного риса по качеству крупы уступают белозерным сортам. Один из подходов к созданию новых сортов с улучшенными пищевыми качествами заключается в получении близко изогенных линий с новыми признаками на генетическом фоне лучшего сорта. Эффективным инструментом в создании таких линий является маркерная селекция, использующая ДНК-маркеры для идентификации растений, несущих желаемые признаки.

Классическая генетика показала, что для черной пигментации необходимы два гена: пурпурный перикарп *A* (*Pp*), расположенный на хромосоме 1, и пурпурный перикарп *B* (*Pb*), расположенный на хромосоме 4 (Yoshimura et al., 1997). Сочетание двух доминантных комплементарных генов *Pb_Pp* дает фиолетовый цвет околоплодника риса, *Pb_pppp* – коричневый, тогда как *ppppPp* или *pppppppp* – белый

(Hsieh, Chang, 1964). Интенсивность фиолетового цвета недавно была подтверждена в зависимости от количества доминантных аллелей *Pp* на хромосоме 1 (Rahman et al., 2015).

Однако эти гены не были достаточно хорошо картированы, чтобы идентифицировать близлежащие ДНК-маркеры. Японские ученые скрестили черnozерный сорт Hong Xie Nuo и популярным белозерным сортом Koshihikari и после четырех обратных скрещиваний провели полное исследование генома с использованием ДНК-маркеров, покрывающих геном риса. Результаты показали, что область на хромосоме 3, в дополнение к областям на хромосомах 1 и 4, может быть связана с черной пигментацией околоплодника (рис. 1). Это первое сообщение о том, что locus гена на хромосоме 3 связан с черной пигментацией в околоплоднике (Maeda et al., 2014).

Рис. 1. Графическое представление хромосом риса. Черные области показывают локусы аллелей черного перикарпа. Горизонтальные полосы указывают позиции 130 SSR-маркеров (Maeda et al., 2014)

Fig. 1. Graphic representation of rice chromosomes. Black areas show loci of black pericarp alleles. Horizontal lines show the location of 130 SSR-markers (Maeda et al., 2014)

Авторы провели генетический анализ изогенных линий черного риса и подтвердили, что три локуса на хромосомах 1, 3 и 4 совместно дают черную пигментацию околоплодника риса (рис. 2). Они назвали эти локусы ключевыми генами черной окраски путем накопления антоциана (*Kala1*, *Kala3* и *Kala4*). Эти гены расположены между маркерами RM7405 и RM7419 на хромосоме 1, RM15008 и RM3400 – на хромосоме 3, RM1354 и RM7210 – на хромосоме 4 соответственно.

Как показано на рисунке 2, только растения, несущие доминантные аллели *Kala* во всех трех локусах, производят черные зерна. Коричневые зерна различных оттенков формировались у растений с аллелем *Kala4* и рецессивными аллелями в одном или обоих локусах *Kala1* и *Kala3*. У растений, которые несли рецессивные аллели *Kala4*, зерна были белыми, независимо от генотипов в двух других локусах (Maeda et al., 2014).

Окраска перикарпа		Черная	Коричневая			Белая		
Генотип	<i>Kala4</i>							
	<i>Kala1</i>							
	<i>Kala3</i>							

Рис. 2. Цвета зерна риса, определенные сочетанием трех локусов

Fig. 2. Colors of rice kernels, determined by the combination of three loci

Высота растений риса тесно связана с устойчивостью к полеганию, которая влияет на урожайность и качество зерна. В более ранних исследованиях по наследованию высоты растений у риса в основном рассматривались короткие и длинные типы стебля, указывающие на наличие отдельных генов. В скрещиваниях между короткостебельными и высокорослыми сортами расщепление в F_2 происходило в соотношении 3:1. Высокий стебель доминирует над коротким и контролируется одним основным геном (Wahiduzzaman et al., 1980).

Длина метелки и ее плотность имеют большое значение для формирования зерновой продуктивности растений. Результаты, полученные с использованием мутантов, показали, что длина метелки регулировалась малым числом генов. Установлено, что признак длинной метелки доминирует над короткой; большое количество колосков и первичных веточек на метелке доминирует над альтернативными низкими значениями (Ramiah et al., 1953). Исследования ряда мутантов открыли некоторое количество генов, участвующих в регулировании формирования метелки. Кроме того, есть локус количественных признаков *Ghd7*, который оказывает большой плейотропный эффект на число зерен в метелке, дату выметывания и высоту растения (Хуе et al., 2008).

Поскольку зерно риса развивается внутри цветковых чешуй, размер и форма зерна определяются ими. Размер зерна может быть определен по массе, объему или длине, но длина зерна является наиболее адекватным признаком для анализа наследования размера зерна из-за высокой наследуемости признака. У обычных сортов размер зерна обычно контролируется полигенами. У сортов с необычно большими или мелкими зёрнами и у мутантов размер зерна контролируется основными генами. Доминантный ген мелкого зерна *Mi* уменьшает массу ядра до 2/3 от нормы. Но полностью доминантный ген крупного зерна *Lk-f* увеличивает массу зерновки в 1,4 раза (Takeda, 2008).

Во ВНИИ риса выведены черnozерные сорта Мавр, Гагат, Южная ночь (Гончарова и др., 2015). В АНЦ «Донской» работа в этом направлении только начинается, поэтому анализ наследования признаков у гибридов от скрещивания белозерных и черnozерных сортов является актуальным.

Цель работы – создание новых линий риса с черным околоплодником на генетическом фоне сорта Светлый. В этой селекционной программе основные задачи – подбор исходного материала с нужными ге-

нами, гибридизация для объединения нужных генов в одном генотипе, генетический анализ варьирующих количественных признаков, влияющих на зерновую продуктивность риса, и отбор лучших рекомбинантных форм, сочетающих в себе компактную прямостоячую метелку и зерно черного цвета, создание исходного материала для практической селекции.

Материалы и методы исследований. Материалом исследования послужили гибридные растения второго поколения от скрещивания сортов Светлый и Мавр.

Сорт Светлый – относится к длиннозерным сортам селекции АНЦ «Донской». Подвид *Japonica*, разновидность *Italica Alef.*, средняя высота растений – 80–90 см. Метелка вертикальная, компактная длиной 13–14 см, количество колосков в метелке – 100–120 шт. Отношение длины зерновки к ширине (l/b) – 3.0. Масса 1000 зерен – 26–27 г.

Сорт Мавр выведен во ВНИИ риса, подвид *Japonica*. Разновидность *kolakovskiy Yabr.*, растения относятся к типу короткостебельных, высота – 65–70 см. Метелка поникающая, средне развесистая, длиной 17–20 см. Количество колосков в метелке – 100–150 шт. Отношение длины зерновки к ширине (l/b) – 2,5. Масса 1000 зерен – 29–30 г. Перикарп зерновки темно-фиолетовый, почти черный. Стекловидность – 75–78%. Крупа без шлифования используется для диетического питания (Каталог сортов риса и овощебахчевых культур кубанской селекции, 2016).

Исследования проводили в 2018 г. на полях Опытной станции «Пролетарская» Ростовской области. При закладке опытов руководствовались методикой полевого опыта (Доспехов, 1985). Математическую обработку данных исследований проводили с использованием программы Statistica 6. Для генетического анализа признаков использовали компьютерную программу поиска моделей расщепления Полиген А (Мержеко, 2005).

Результаты и их обсуждение. В наших исследованиях при скрещивании белозерного сорта Светлый с черnozерным сортом Мавр в F_1 формировалось черное зерно. Второе поколение расщепилось на три типа окраски, среди которых появилась коричневая. У 428 проанализированных растений черная окраска перикарпа была выявлена у 235, коричневая – у 83, белая – у 110 (табл. 1). Различия между родительскими сортами заключались в аллельном состоянии генов *Pb* и *Pp*, у Светлого генная формула – *pbbppppp*, у Мавра – *PbPbPpPp*, причем доминантные гены определяли окраску зерна.

1. Наследование окраски зерна у гибрида F_2 Светлый × Мавр (2018 г.) 1. Inheritance of kernel color from the hybrid F_2 'Svetly x Mavr' (2018)

Окраска зерна	Генная формула	Расщепление		Доля генотипа
		фактическое	теоретическое	
Черная	<i>Pb_Pp_</i>	235	240,75	9
Коричневая	<i>Pb_pppp</i>	83	80,25	3
Белая	<i>pbbpPp_</i> <i>pbbppppp</i>	110	107,0	4
Сумма:		428	428	16

$$\chi^2 = 0,32; 0,80 < P < 0,90$$

Расщепление проходило по дигибридной схеме по типу рецессивного эпистаза в соотношении 9:3:4. Черная окраска перикарпа формировалась при наличии в генотипе двух доминантных генов *Pb* и *Pp*, коричневая определялась геном *Pb*, белая – остальными комбинациями генов. По-видимому, третий ген в хромосоме 3, о котором сообщали Maeda H. et al.

(Maeda et al., 2014), у обоих сортов находился в доминантном состоянии.

По признаку «высота растений» родительские формы незначительно различались, в среднем на 9 см (рис. 3). У сорта Светлый она составила в данном опыте 72,5 см, у сорта Мавр – 63,5 см. Кривая распределения частот (далее КРЧ) гибрида выходила

за пределы изменчивости родительских форм, наблюдалось выщепление значительного количества положительных трансгрессивных форм (12% от общего количества растений F_2).

Рис. 3. Распределение частот признака «высота растений» у гибрида риса F_2 Светлый × Мавр и его родительских форм (2018 г.)

Fig. 3. Distribution of frequency of the trait 'plant height' of the rice hybrid F_2 'Svetly x Mavr' and its parental forms (2018)

КРЧ F_2 имеет две вершины, одна из которых находится между родительскими, а другая смещена вправо, что указывает на сверхдоминирование больших значений признака ($h_r=3,09$). Анализ данных в программе Полиген А позволил установить, что исходные родительские формы различались по аллельному состоянию двух пар генов разной силы ($AAbb$ и $aaBB$), рекомбинация которых привела к выщеплению доли 9/16 растений с двумя доминантными генами ($A_B_$), удлинившими стебель на 15 см. Расщепление происходило в соотношении 7:9.

Средняя длина метелки сорта Светлый составила 12,4 см, Мавр – 17,2 см, гибрид был близок к среднему значению признака между ними, длина его метелки составила в среднем 14,3 см. Степень доминирования составила $h_r = -0,19$, т.е. наблюдалось частичное отрицательное доминирование.

КРЧ гибрида имела двухвершинную конфигурацию и находилась в пределах изменчивости исходных родительских форм, при этом большая вершина находилась слева, а меньшая справа, в пределах классов сортов, взятых в скрещивание, что свидетельствует о моногенных различиях и расщеплении 3:1 (рис. 4). Сила гена составила 4,8 см.

Рис. 4. Распределение частот признака «длина метелки» у гибрида риса F_2 Светлый × Мавр и его родительских форм (2018 г.)

Fig. 4. Distribution of frequency of the trait 'panicle length' of the rice hybrid F_2 'Svetly x Mavr' and its parental forms (2018)

По признаку «число колосков» исходная родительская форма Мавр (61,9 шт.) уступала сорту Светлый (66,4 шт.) на 4,5 шт., а их КРЧ находились в одних и тех же классах (рис. 5).

КРЧ гибрида выходила вправо за пределы изменчивости родительских форм, наблюдалось выщепление небольшого числа более озерненных форм, что указывает на трансгрессивное расщепление. Степень доминирования составила 11,55, что свидетельствует о сверхдоминировании большей величины признака. Степень трансгрессии составила 73%, частота – 6,1%. В данном случае наблюдалось взаимодействие двух пар генов, причем у каждой родительской формы были и рецессивные, и доминантные аллели, но в разных локусах. Их перекомбинирование привело к появлению гетерозиса и выщеплению более продуктивных форм, что повышает шансы создания урожайного чернозерного сорта риса.

Рис. 5. Распределение частот признака «число колосков» у гибрида риса F_2 Светлый × Мавр и его родительских форм (2018 г.)

Fig. 5. Distribution of frequency of the trait 'number of spikelets' of the rice hybrid F_2 'Svetly x Mavr' and its parental forms (2018)

По признаку «масса 1000 зерен» исходные родительские формы различались на 3,4 г (табл. 1). Масса 1000 зерен в F_2 варьировала в пределах от 24 до 31 г (в среднем 28,2 г). КРЧ гибрида была трехвершинной, причем две крайние вершины находились в одних классах с вершинами родительских форм, а центральная – посередине между ними (рис. 6). При этом частоты мелкозерных классов были несколько ниже, чем крупнозерных, что свидетельствует о частичном доминировании больших значений признака ($h_r = 0,26$).

Рис. 6. Распределение частот признака «масса 1000 зерен» у гибрида риса F_2 Светлый × Мавр и его родительских форм (2018 г.)

Fig. 6. Distribution of frequency of the trait '1000-kernel weight' of the rice hybrid F_2 'Svetly x Mavr' and its parental forms (2018)

Расщепление происходило в соотношении 1:2:1. В гибридной популяции выщеплялось примерно по 25% особей с размерами зерновок как у родительских форм, следовательно, они различаются аллельным состоянием одной пары генов. Сила гена составила 3,4 г.

2. Характеристика лучших форм F₂ в комбинации Светлый × Мавр (2018 г.)
2. Characteristics of the best forms F₂ in the hybrid 'Svetly × Mavr' (2018)

№ растения	Высота растения, см	Длина метелки, см	Общее число колосков, шт.	Масса 1000 зерен, г
Светлый	72,5	12,4	66,4	26,1
Мавр	63,5	17,2	61,9	29,5
51	80	13,5	157	30
52	78	14	116	31
101	84	15	111	30
195	86	16	110	30
204	95	18	133	30
214	75	15	136	30
225	78	14	128	30
241	75	18	113	31
277	85	14	111	30
300	98	17	110	30
345	85	16	104	30
353	87	13,5	103	30
426	85	14	137	30
σ	12,2	2,3	31,5	1,5

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

В третьем поколении будет продолжен отбор лучших в хозяйственно-биологическом отношении форм с последующим созданием раннеспелых сортов с черным перикарпом зерновки.

Выводы

1. Расщепление по окраске перикарпа проходило по дигибридной схеме по типу рецессивного эпистаза в соотношении 9:3:4. Черная окраска перикарпа формировалась при наличии в генотипе двух доминантных генов *Pb* и *Pp*, коричневая определялась геном *Pb*, белая – остальными комбинациями генов.

2. Наследование признака «высота растения» происходило по типу сверхдоминирования больших значений признака (*h*_p=3,09). Исходные родительские формы различались по аллельному состоянию двух пар генов, что привело к расщеплению 7:9

и появлению 12% положительных трансгрессивных форм F₂.

3. По длине метелки наблюдалось частичное отрицательное доминирование. КРЧ гибрида была двухвершинной, причем большая вершина находилась левее меньшей, что свидетельствует об отрицательном доминировании, моногенных различиях скрещенных сортов и расщеплении 3:1. Сила гена составила 4,8 см.

4. По числу колосков на метелке установлено сверхдоминирование большей величины признака (*h*_p = 11,55). Наблюдалось взаимодействие двух пар генов, причем у каждой родительской формы были и рецессивные, и доминантные аллели, но в разных локусах. Выделены более продуктивные формы, чем родительские сорта.

5. По признаку «масса 1000 зерен» установлены частичное доминирование больших значений признака (*h*_p = 0,26), расщепление 1:2:1 и моногенные различия исходных родительских форм. Сила гена составила 3,4 г.

6. Выделены формы F₂, сочетающие оптимальную высоту растения, длину метелки, повышенную озерненность и массу 1000 зерен, а также черную окраску перикарпа.

Библиографические ссылки

1. Гончарова Ю.К., Бушман Н.Ю., Верещагина С.А. Сорта риса с окрашенным перикарпом // Рисоводство. 2015. № 1–2 (26–27). С. 9–11.
2. Доспехов, Б.А. Методика полевого опыта // 5 изд., М.: Агропромиздат, 1985. 351 с.
3. Каталог сортов риса и овощебахчевых культур кубанской селекции. Краснодар: ЭДВИ, 2016. С. 86–87.
4. Мерезко 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.
5. Hsieh S.C. and Chang T. M. Genic analysis in rice. IV. Genes for purple pericarp and other characters. Japan J. Breed., 1964. No. 14. P. 141–149.
6. Jang H., Ha U.S., Kim S.J., Yoon B.I., Han D.S., Yuk S.M., Kim S.W. Anthocyanin extracted from black soybean reduces prostate weight and promotes apoptosis in the prostatic hyperplasia-induced rat model // J. Agric. Food Chem. 2010. No. 58. P. 12686–12691.
7. Kaspar K.L., Park J.S., Brown C.R., Mathison B.D., Navarre D.A., Chew B.P. Pigmented potato consumption alters oxidative stress and inflammatory damage in men // J. Nutr. 2011. No. 141. P. 108–111.
8. Ling W.H., Cheng Q.X., Ma J., Wang T. Red and black rice decrease atherosclerotic plaque formation and increase antioxidant status in rabbits // J. Nutr. 2001. No 131. P. 1421–1426.

9. Maeda H., Yamaguchi T., Omoteno M., Takarada T., Fujita K., Murata K., Iyama Y., Yoichiro Kojima, Morikawa M., Ozaki H., Mukaino N., Kidani Y., Ebitani T. Genetic dissection of black grain rice by the development of a near isogenic line // *Breed Sci.* 2014. No. 64(2). P. 134–141. DOI: 10.1270/jsbbs.64.134
10. Ramiah K., Rao N. B. In Rice breeding and genetics // *Ind. Counc. Agr. Res. Sci.* 1953. P. 306.
11. Rahman M.M., Lee K.E., Kang S.G. (2015) Studies on the effects of pericarp pigmentation on grain development and yield of black rice // *Indian J. Genet.* No. 75(4). P. 426–433. DOI: 10.5958/0975-6906.2015.00069.3
12. Saka N., Terashima T., Kudo S., Kato T., Sugiura K., Endo I., Shiota M., Inoue M., Otake T. A new purple grain glutinous rice variety "Minenomurasaki" for rice processing // *Res. Bull. Aichi Agric. Res. Ctr.* 2007. No. 39. P. 111–120.
13. Takeda K. Inheritance of grain size and its implications for rice breeding // *Rice Genetics Collection*. In: *Rice Genetics II*. 2008. P. 181–189. https://doi.org/10.1142/9789812814272_0018
14. Takita T., Higashi T., Yamaguchi M., Yokogami N., Kataoka T., Tamura Y., Kowata H., Oyamada Z., Sunohara Y. Breeding of a new purple grain cultivar "Okuno-murasaki" // *Bull. Tohoku Natl. Agric. Exp. Stn.* 2001. No. 98. P. 1–10.
15. Wahiduzzaman M., Ahmad M.S. Inheritance of plant height in seven crosses of rice // *Cereal Research Communications*. 1980. Vol. 8. No. 3. P. 527–532.
16. Xue W., Xing Y., Weng X., Zhao Y., Tang W. et al. Natural variation in Ghd7 is an important regulator of heading date and yield potential in rice // *Nat. Genet.* 2008. 40. P. 761–767.
17. Yoshimura A., Ideta O., Iwata N. Linkage map of phenotype and RFLP markers in rice // *Plant Mol. Biol.* 1997. No. 35. P. 49–60.

References

1. Goncharova YU.K., Bushman N.YU., Vereshchagina S.A. Sorta risa s okrashennym pe-rikarpom [Varieties of rice with colored pericarp] // *Risovodstvo*. 2015. № 1-2(26-27). S. 9–11.
2. Dospekhov B.A. Metodika polevogo opyta [Methodology of a field trial] // 5 izd., M.: Agropromizdat, 1985. 351 s.
3. Katalog sortov risa i ovoshchebahchevykh kul'tur kubanskoj selekcii [Catalogue of rice varieties and vegetable and melon crops of Kuban breeding]. Krasnodar: EDVI, 2016. S. 86–87.
4. Merezko A.F. Ispol'zovanie mendelevskikh principov v komp'yuternom ana-lize nasledovaniya var'iruyushchih priznakov [The use of Mendel principles in computer-based analysis of the inheritance of varying traits] // *Ekologicheskaya genetika kul'turnykh raste-nij: Materialy shkoly molodykh uchenykh RASKHN, VNII risa*. Krasnodar, 2005. S. 107–117.
5. Hsieh S.C. and Chang T. M. Genic analysis in rice. IV. Genes for purple pericarp and other characters. *Japan J. Breed.*, 1964. No. 14. P. 141–149.
6. Jang H., Ha U.S., Kim S.J., Yoon B.I., Han D.S., Yuk S.M., Kim S.W. Anthocyanin extracted from black soybean reduces prostate weight and promotes apoptosis in the prostatic hyperplasia-induced rat model // *J. Agric. Food Chem.* 2010. No. 58. P. 12686–12691.
7. Kaspar K.L., Park J.S., Brown C.R., Mathison B.D., Navarre D.A., Chew B.P. Pig-mented potato consumption alters oxidative stress and inflammatory damage in men // *J. Nutr.* 2011. No. 141. P. 108–111.
8. Ling W.H., Cheng Q.X., Ma J., Wang T. Red and black rice decrease atherosclerotic plaque formation and increase antioxidant status in rabbits // *J. Nutr.* 2001. No 131. P. 1421–1426.
9. Maeda H., Yamaguchi T., Omoteno M., Takarada T., Fujita K., Murata K., Iyama Y., Yoichiro Kojima, Morikawa M., Ozaki H., Mukaino N., Kidani Y., Ebitani T. Genetic dissection of black grain rice by the development of a near isogenic line // *Breed Sci.* 2014. No. 64(2). P. 134–141. DOI: 10.1270/jsbbs.64.134
10. Ramiah K., Rao N. B. In Rice breeding and genetics // *Ind. Counc. Agr. Res. Sci.* 1953. P.306.
11. Rahman M.M., Lee K.E., Kang S.G. (2015) Studies on the effects of pericarp pigmentation on grain development and yield of black rice // *Indian J. Genet.* No. 75(4). P. 426–433. DOI: 10.5958/0975-6906.2015.00069.3
12. Saka N., Terashima T., Kudo S., Kato T., Sugiura K., Endo I., Shiota M., Inoue M., Otake T. A new purple grain glutinous rice variety "Minenomurasaki" for rice processing // *Res. Bull. Aichi Agric. Res. Ctr.* 2007. No. 39. P. 111–120.
13. Takeda K. Inheritance of grain size and its implications for rice breeding // *Rice Ge-netics Collection*. In: *Rice Genetics II*. 2008. P. 181–189. https://doi.org/10.1142/9789812814272_0018
14. Takita T., Higashi T., Yamaguchi M., Yokogami N., Kataoka T., Tamura Y., Kowata H., Oyamada Z., Sunohara Y. Breeding of a new purple grain cultivar "Okuno-murasaki" // *Bull. Tohoku Natl. Agric. Exp. Stn.* 2001. No. 98. P. 1–10.
15. Wahiduzzaman M., Ahmad M.S. Inheritance of plant height in seven crosses of rice // *Cereal Research Communications*. 1980. Vol. 8. No. 3. P. 527–532.
16. Xue W., Xing Y., Weng X., Zhao Y., Tang W. et al. Natural variation in Ghd7 is an important regulator of heading date and yield potential in rice // *Nat. Genet.* 2008. 40. P. 761–767.
17. Yoshimura A., Ideta O., Iwata N. Linkage map of phenotype and RFLP markers in rice // *Plant Mol. Biol.* 1997. No. 35. P. 49–60.

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.