

УДК 575.1:633.18

НАСЛЕДОВАНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У ГИБРИДОВ РИСА F₂-F₃ СВЕТЛЫЙ × МАВР

П. И. Костылев, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории 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: 0000-0002-3392-4774;

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, г. Зерноград, Научный городок, 3; e-mail: p-kostylev@mail.ru

Рис может формировать не только белые, но и красные, коричневые и черные зерна. У черного риса перикарп зерна 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 форм риса с антоциановым перикарпом. Основные задачи – гибридизация сортов с белым и черным зерном, генетический анализ ряда количественных признаков и отбор лучших растений, формирующих компактные вертикальные метелки с черными зерновками для дальнейшей селекционной работы. Проведен генетический анализ варьирующих количественных признаков, влияющих на зерновую продуктивность риса. Расщепление по окраске перикарпа проходило 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. У гибридов F₂ и F₃ высота растений и количество колосков на метелке наследовались по типу сверхдоминирования больших значений признака, контролируемых двумя локусами, от взаимодействия которых появились трансгрессивные формы. По длине метелки и массе 1000 зерен установлены промежуточное моногенное наследование и двухвершинность кривых распределения частот признаков. Выделены формы риса с черной окраской перикарпа, сочетающие оптимальную высоту растения, повышенные длину метелки, количество колосков в ней и массу 1000 зерен; создан исходный материал для практической селекции. Исследования проводили в 2018–2020 гг. на полях ОП «Пролетарское» Ростовской области.

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

Для цитирования: Костылев П. И., Краснова Е. В., Аксенов А. В., Балукова Э. С. Наследование количественных признаков у гибридов риса F₂-F₃ Светлый × Мавр // Зерновое хозяйство России. 2020. № 3(69). С. 52–57. DOI: 10.31367/2079-8725-2020-69-3-52-57.



INHERITANCE OF QUANTITATIVE TRAITS OF THE RICE HYBRID F₂-F₃ SVETLY × MAVR

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

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

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

E. S. Balyukova, research technician of the laboratory for rice breeding and seed production, ORCID ID: 0000-0001-8976-2703

Agricultural Research Center “Donskoy”,

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

Rice can form not only white, but also red, brown and black kernels. In black rice, pericarp kernels contain anthocyanin, which has an antioxidant effect and is beneficial to human health. The current paper is devoted to the development of new rice lines with black pericarp based on the hybrid Svetly × Mavr. The purpose of the work is to develop new forms of rice with anthocyanin pericarp by a hybridization of varieties with white and black kernels, a genetic analysis of a number of quantitative traits and by a selection of the best variants with compact vertical black-kernel panicles to use them in future breeding work. There has been conducted a genetic analysis of varying quantitative traits affecting the rice productivity. The cleavage by a pericarp color was carried out according to the type of recessive epistasis in a ratio of 9 : 3 : 4. The black color of the pericarp was formed in the presence of two dominant genes Pb and Pp in the genotype, the brown color was due to the Pb gene, the white color was due to the rest combinations of genes. The traits “plant height” and “number of spikelets per panicle” of the hybrids F₂ and F₃ were inherited by the type of superdomination of large values of the trait controlled by two loci, the interaction of which resulted in transgressive forms. According to the traits “panicle length” and “1000 kernel weight”, there has been identified intermediate monogenic inheritance and two-peaked characteristic frequency distribution curves. There have been identified rice forms with black pericarp color, combining the optimal values of the traits “plant height”, increased “panicle length”, “number of spikelets per panicle” and “1000 kernel weight”. On its basis there has been also developed an initial material for practical breeding. The study was carried out in 2018–2020 on the fields of the EP “Proletarskoye” of the Rostov region.

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

Введение. Рис (*Oryza sativa* L.) – одна из самых важных зерновых культур в мире, особенно в азиатских странах. Хотя белый рис является наиболее широко потребляемой формой, существует много специальных сортов риса, которые содержат цветные пигменты, такие как черный, красный и фиолетовый рис. Окраска перикарпа риса считается одним

из наиболее важных признаков улучшения качества зерна благодаря его потенциальному биологическому и фармакологическому применению. Фенотип ядра риса определяется накоплением антоцианов в перикарпе (Pereira-Caro et al., 2013).

Антоцианины представляют собой природные красители, которые можно разделить на два типа хи-

мических соединений: антоцианы (черный рис) и антоцианидины (красный рис). Они имеют общую базовую структуру ядра, но антоцианидины не содержат сахара, в то время как антоцианы представляют собой гликозилированные формы. Количество антоцианов в перикарпе риса сильно варьирует в зависимости от сорта и среды произрастания. Антоцианины – это разновидность биологически активных флавоноидов, которые обладают сильными антиоксидантными и антимутагенными функциями. Так как крупа риса – это основной продукт питания для многих людей в мире, расширение разнообразия пищевого рациона рисом, окрашенным антоцианом, может оказать полезное влияние на здоровье человека в качестве фитонутриентов. Большое количество антоцианов в черном перикарпе риса полезно людям, у которых имеются заболевания сердца, диабет, риск рака (Goufo and Trindade, 2014).

У риса было идентифицировано несколько генов, связанных с биосинтезом антоцианов, таких как *Pp* и *Pb*, *Rd*, *Kala*. Гены *Kala1*, *Kala3* и *Kala4* локализованы в хромосомах 1, 3, 4 и совместно контролируют черный цвет перикарпа риса. Только формы с доминантными аллелями *Kala* во всех трех локусах формируют черные зерновки. У генотипов с доминантным аллелем *Kala4* и рецессивными аллелями в одном или обоих локусах *Kala1* и *Kala3* формировались коричневые зерновки. У растений с рецессивными аллелями *Kala4* зерновки белые, независимо от аллельного состояния двух других генов (Maeda et al., 2014).

При создании чернозерных сортов риса важно, чтобы они обладали оптимальными величинами морфобиологических признаков, обуславливающих максимальную урожайность.

Высота растений может влиять на урожайность риса за счет устойчивости к полеганию и индекса урожая. По результатам исследований ряда ученых, высота, число побегов на растении и количество дней до созревания являются важными агрономическими признаками и значительно увеличивают урожайность традиционных сортов риса (Ranawake and Amarasinghe, 2014).

В пределах вида длина стебля риса варьирует в широком диапазоне и контролируется несколькими сериями генов короткостебельности и высокорослости. В последнее время была обнаружена фенотипическая корреляция трех признаков: «урожайность зерна» (GY), «число побегов на растении» (TN) и «высота растения» (PH). При этом десять QTL для признака «высота растения» были обнаружены на хромосомах 1, 5, 6, 7 и 11 (Lei et al., 2018).

Длина метелки является важной характеристикой для улучшения ее структуры и урожайности риса. Четыре QTL для этого признака были обнаружены в хромосомах 4, 6 и 9 посредством картирования сцепления в популяции рекомбинантных инбредных линий, полученных из скрещивания между сортами Xiushui79 (короткая метелка) и C-bao (длинная метелка). Лocus *Long panicle 1 (LP1)* находится в длинном плече хромосомы 9 (Liu et al., 2016).

Масса зерновки и их количество на метелке – две важные характеристики, непосредственно опреде-

ляющие урожайность зерна риса. На сегодняшний день идентифицировано много генов, связанных с массой и количеством зерен. Количество зерен на метелке определяется генами *Gn1a*, *DEP1*, *IPA1*, *LP*, *DST* и *FZP*. Для массы зерновки было идентифицировано несколько генов, таких как *Ghd7*, *GS3*, *GS5*, *GW8*, *TGW6*, *GW6a*, *GLW7*, *OsLG3*, *GSE5/GW5*, *WTG1* и *LGY3*. Однако регуляторный механизм, лежащий в основе этих генов, остается в значительной степени неизвестным (Yuan et al., 2019).

Работа по созданию сортов с черным зерном ведется во ВНИИ риса, созданы востребованные сорта (Гончарова и др., 2015). Поэтому выведение сортов для Ростовской области является актуальным, а для этого нужно знать характер наследования признаков у гибридов от скрещивания белозерных и чернозерных сортов.

Цель работы – создание новых форм риса с антоциановым перикарпом. Основные задачи – гибридизация сортов с белым и черным зерном; генетический анализ ряда количественных признаков и отбор лучших растений, формирующих компактные эректоидные метелки и черные зерновки для дальнейшей селекционной работы.

Материалы и методы исследований. В качестве материала для анализа использовали гибриды 2–3-го поколения комбинации Светлый х Мавр. Оба сорта – длиннозерные полукларки. Мавр отличается от Светлого более поздним цветением, длинной поникающей метелкой и черным зерном.

Исследования проводили в 2018–2019 гг. в ФГБНУ «АНЦ «Донской» на чеках ОП «Пролетарское» Ростовской области. Почва темно-каштановая, тяжелосуглинистая, солонцеватая, малогумусная, в комплексе с солонцами до 25%. Содержание гумуса не превышает 3%; общего азота – 0,2%; фосфора – 0,14%; калия – 2,4%. Родительские сорта и гибридные популяции выращивали на делянках площадью 10 м². В работе использовали методику полевого опыта Б. И. Доспехова (1985). Для математической обработки данных использовали программу Statistica 8, для генетического анализа – программу Полиген А. А. Ф. Мережко (2005).

Агрометеорологические условия для роста и развития риса в годы исследований сложились вполне благоприятно, что способствовало хорошему развитию растений и созреванию зерна.

Результаты и их обсуждение. У гибридов от скрещивания Светлого с Мавром (белое х черное) в первом поколении доминировала черная окраска зерна. Во втором поколении произошло расщепление на 3 цветовых группы в соотношении: 235 с черной окраской перикарпа, 83 – с коричневой, 110 – с белой, или сокращенно 9 : 3 : 4, что соответствует рецессивному эпистазу ($\chi^2 = 0,32$; $0,80 < P < 0,90$) (Костылев и др., 2019).

Семена с самоопыленных растений второго поколения были пересеяны на третье, которое также подверглось биометрической обработке и генетическому анализу. Было установлено, что в третьем поколении произошло аналогичное расщепление по окраске перикарпа в соотношении 9 : 3 : 4 (табл. 1).

1. Наследование окраски зерна у гибрида F₃ Светлый × Мавр (2019 г.)

1. Inheritance of kernels' color of the rice hybrid F₃ Svetly × Mavr (2019)

Окраска зерна	Генная формула	Расщепление		Доля генотипа
		фактическое	теоретическое	
Черная	<i>Pb_Pp_</i>	243	236,8	9
Коричневая	<i>Pb_pppp</i>	70	78,9	3
Белая	<i>pbpbPp_</i> и <i>pbpbpppp</i>	108	105,3	4
Сумма:	–	421	421	16

Примечание: $\chi^2 = 1,23$; $0,50 < P < 0,70$.

Родительские сорта различались между собой по аллельному состоянию генов *Pb* и *Pp*, у сорта Светлый генная формула *pbrb pppr*, а у сорта Мавр – *PbPb PpPp*, при этом доминантные гены определяли черный или коричневый цвет зерновок. Черную окраску перикарпа контролировали в генотипе два доминантных гена *Pb* и *Pp*, коричневую – один ген

Pb, белую – остальные комбинации генов. При этом существует еще третий ген (Maeda et al., 2014), но он и у Светлого, и у Мавра был представлен доминантными аллелями.

По наследованию других признаков второе поколение гибрида и третье имели сходства и различия (табл. 2).

2. Характеристики родительских форм, гибрида и степень доминирования (2018–2019 гг.)

2. Characteristics of the parental forms, hybrid and dominance degree (2018–2019)

Название	Высота растений, см	Длина метелки, см	Количество колосков, шт.			Масса 1000 зерен, г
			полных	пустых	всего	
Светлый, 2018 г.	72,5	12,4	59,0	7,4	66,4	26,1
Светлый, 2019 г.	73,7	12,9	60,1	7,2	67,3	26,0
Мавр, 2018 г.	63,5	17,2	54,9	7,0	61,9	29,5
Мавр, 2019 г.	67,2	17,5	69,4	5,0	74,4	28,4
Гибрид F_2	81,8	14,3	57,1	33,1	90,2	28,2
Гибрид F_3	78,8	16,4	72,1	28,5	100,6	27,3
hp F_2	3,1	–0,2	0,1	132,3	11,6	0,3
hp F_3	2,6	0,5	1,6	20,5	8,4	0,1

Примечание: hp – степень доминирования.

Величина признаков у сорта Светлый мало различалась по годам, тогда как у сорта Мавр отличия были больше, особенно по высоте растений и количеству колосков в метелке, что связано со средовыми факторами.

Величины признаков у гибридов также различались по годам: в третьем поколении отмечено увеличение длины метелки, числа колосков и зерен в ней, но уменьшение массы 1000 семян и числа пустых колосков.

По высоте растений родительские формы незначительно различались, на 6,5–9 см (рис. 1). У сорта Светлый она составила в данном опыте 72,5–73,7 см, у сорта Мавр – 63,5–67,2 см. Кривые распределения частот (далее – КРЧ) гибридов F_2 и F_3 показывают одинаковое количество положительных трансгрессий (12% от общего количества растений F_2 и F_3).

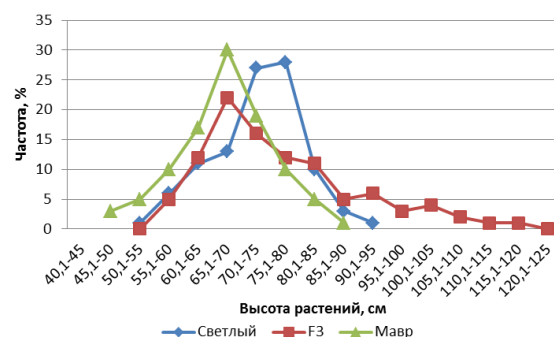
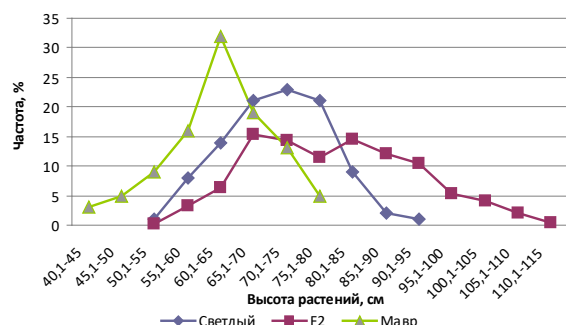


Рис. 1. Распределение частот признака «высота растений» в F_2 - F_3 гибрида риса Светлый × Мавр и его родительских форм (2018–2019 гг.)

Fig. 1. Distribution of frequency of the trait "plant height" in the rice hybrid F_2 - F_3 Svetly × Mavr and its parental forms (2018–2019)

Такое смещение КРЧ вправо приводит к сверхдоминированию больших значений признака: $hpF_2 = 3,1$; $hpF_3 = 2,6$. Компьютерная программа Полиген А показала различия родительских форм по аллельному состоянию двух пар генов (*AAbb* и *aaBB*), рекомбинация которых привела к выщеплению более высокорослых растений.

В научной литературе описано более 20 признаков, характеризующих метелку. При этом признаки метелки разделены на соцветие и факторы колоска (зерновки) (Дзюба и др., 2012, 2019).

Средняя длина метелки сорта Светлый составила 12,4–12,9 см, Мавр – 17,2–17,5 см, у гибридов были промежуточные значения признака. Длина метелки F_2 составила в среднем 14,3 см, степень доминирования $hp = -0,19$, то есть частичное отрицательное доминирование. В F_3 метелка стала длиннее – 16,4 см,

а степень доминирования $hp = 0,49$ стала частичной положительной.

КРЧ обоих поколений гибридов были двухвершинными, хотя их конфигурации несколько различались. Длины метелок всех гибридных форм находились в интервалах изменчивости родительских сортов. Одна из вершин соответствовала сорту Светлый, другая – сорту Мавр (рис. 2). В F_2 были установлены моногенные различия сортов и расщепление в соотношении 3 : 1. В F_3 преобладали более длинные метелки, что объясняется влиянием отбора. Имеется небольшая положительная трансгрессия, у двадцати растений длина метелки превышала 21 см.

По числу колосков в метелке исходные родительские формы были очень близки, в среднем за 2 года этот признак у Светлого составил 66,9 шт., а у Мавра – 68,1 шт., хотя последний значительно варьировал по годам.

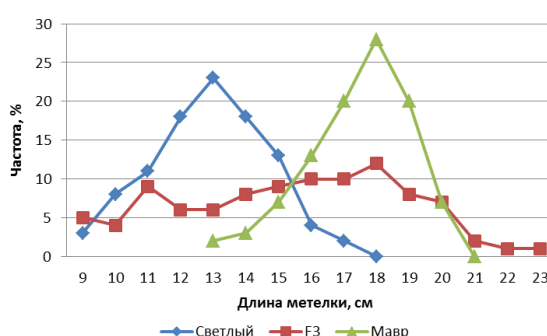
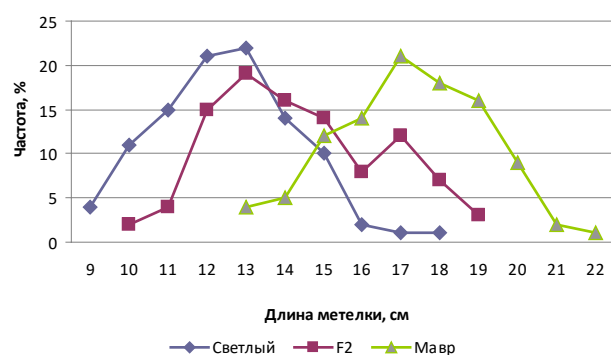


Рис. 2. Распределение частот признака «длина метелки» у гибрида риса F_2 - F_3 Светлый $\times$ Мавр и его родительских форм (2018–2019 гг.)

Fig. 2. Distribution of frequency of the trait “panicle length” in the rice hybrid F_2 - F_3 Svetlyy $\times$ Mavr and its parental forms (2018–2019)

Сходство обоих распределений состояло в том, что КРЧ гибридов показывали трансгрессивное расщепление. Наблюдалось сверхдоминирование большего числа колосков: степень доминирования в F_2 составила 11,55; в F_3 – 8,4. Кривые смещены вправо по отношению к вариациям родительских сортов, выщеплялось некоторое количество растений с хорошо озерненными метелками (рис. 3). Частота трансгрессивных форм с количеством колосков на метелке более 140 шт. составила во втором поколении 6,1%;

в третьем – 16,6%. Происходило взаимодействие рецессивных и доминантных аллелей в разных локусах двух пар генов, в результате чего появились новые комбинации генов, обусловившие гетерозис и появление форм с большим количеством колосков на метелке, в том числе и с черным зерном.

При этом среднее количество выполненных зерен в метелке F_3 увеличилось до 72,1 шт. по сравнению с F_2 , сформировавшим 57,1. Это связано с увеличением размеров метелки и снижением стерильности колосков.

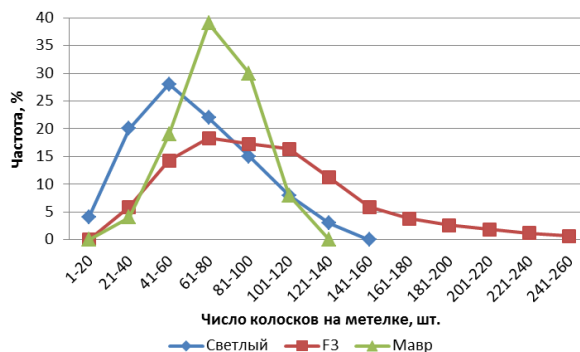
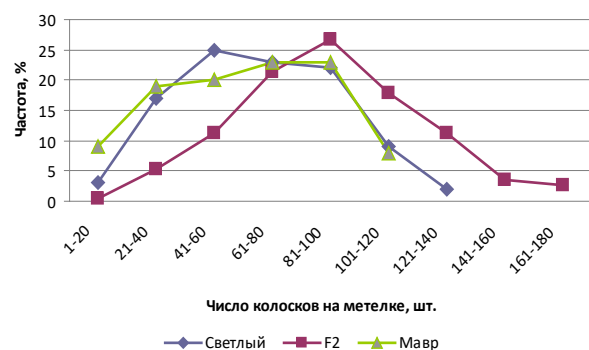


Рис. 3. Распределение частот признака «число колосков» у гибрида риса F_2 - F_3 Светлый $\times$ Мавр и его родительских форм (2018–2019 гг.)

Fig. 3. Distribution of frequency of the trait “number of spikelets” in the rice hybrid F_2 - F_3 Svetlyy $\times$ Mavr and its parental forms (2018–2019)

По массе 1000 зерен исходные родительские формы различались на 2,4–3,4 г: у сорта Светлый – 26,0–26,1 г; у сорта Мавр – 28,4–29,5 г (табл. 1). Масса 1000 зерен варьировала в пределах изменчивости родительских сортов: в F_2 – от 24 до 31 г (в среднем 28,2 г), а в F_3 – от 22 до 32 г (в среднем 27,3 г). КРЧ

гибрида F_2 была трехвершинной, а в F_3 – двухвершинной (рис. 4). В обоих поколениях установлено частичное доминирование больших значений признака ($h_p = 0,26$ и $0,14$ соответственно). Наблюдалось моногибридное расщепление.

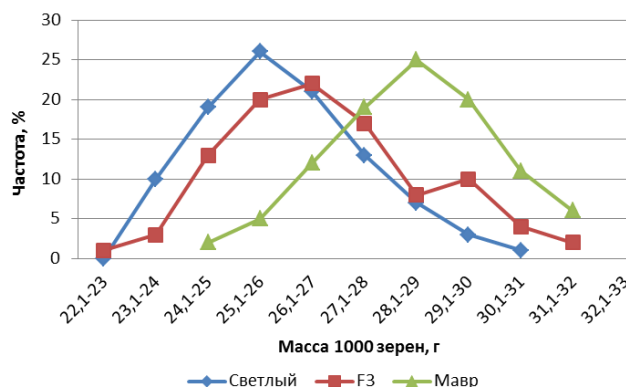
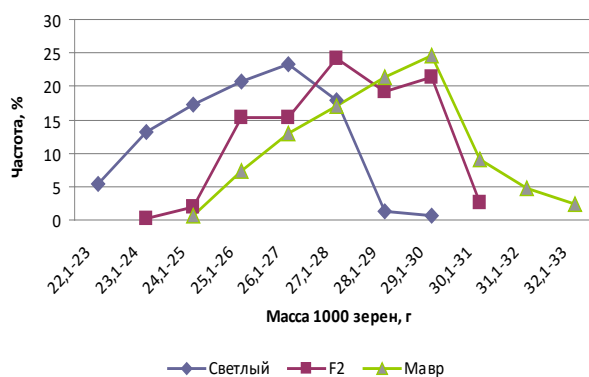


Рис. 4. Распределение частот признака «масса 1000 зерен» у гибрида риса F_2 - F_3 Светлый $\times$ Мавр и его родительских форм (2018–2019 гг.)

Fig. 4. Distribution of frequency of the trait “1000-kernel weight” in the rice hybrid F_2 - F_3 Svetlyy $\times$ Mavr and its parental forms (2018–2019)

В таблице 3 представлена характеристика выделенных форм F_3 с черной окраской перикарпа, которые сочетают оптимальную высоту растения, по-

вышенные длину метелки, количество колосков в ней и массу 1000 зерен.

3. Характеристика лучших форм F_3 в комбинации Светлый × Мавр (2019 г.)
3. Characteristics of the best forms F_3 in the combination Svetly × Mavr (2019)

№ растения	Высота растения, см	Длина метелки, см	Общее число колосков, шт.	Масса 1000 зерен, г
Светлый	73,7	12,9	67,3	26,0
Мавр	67,2	17,5	74,4	28,4
9	80	21	108	28
25	68	18	137	29
39	69	19	114	28
40	70	18	129	29
44	100	19	108	30
46	65	20	128	29
107	87	19	136	31
116	81	18	132	28
148	90	17	131	32
155	78	14	134	28
166	97	20	141	32
176	94	19	189	31
σ	14,7	2,9	33,7	1,6

Эти формы пересейны на четвертое поколение в гибридном питомнике для отбора лучших в хозяйственно-биологическом отношении форм и последующего создания эксклюзивных раннеспелых продуктивных сортов риса с черным перикарпом зерновки.

Выводы. При анализе наследования окраски перикарпа в F_2 и F_3 выявлен рецессивный эпистаз, так как сегрегация происходила в соотношении 9 : 3 : 4. Перикарп черного цвета формировался под контролем двух доминантных генов *Pb* и *Pr*, коричневого – гена *Pb*, белого – других комбинаций.

У гибридов F_2 и F_3 сверхдоминировали большие значения высоты растений ($h_r = 3,1$ и $2,6$). У родительских сортов имелись аллельные различия в двух локусах, в результате чего в гибридных популяциях выщепилось 12% более высокорослых трансгрессивных растений.

По длине метелки наблюдалось частичное доминирование. Кривые распределения частот признака у обоих поколений гибрида находились в интервалах изменчивости родительских сортов с небольшой положительной трансгрессией в F_3 и были двухвершинными. Выявлены моногенные различия исходных форм.

По числу колосков на метелке установлено трансгрессивное расщепление. Наблюдалось сверхдоминирование большего числа колосков: степень доминирования в F_2 составила 11,55; в F_3 – 8,4. Выделены формы с хорошо озерненными метелками.

По массе 1000 зерен установлены частичное доминирование больших значений признака ($h_r = 0,14$ – $0,26$) и моногибридное расщепление.

Выделены формы F_3 с черной окраской перикарпа, которые сочетают оптимальную высоту растения, повышенные длину метелки, количество колосков в ней и массу 1000 зерен.

Библиографические ссылки

1. Дзюба В. А., Есаулова Л. В., Чухирь И. Н., Коротенко Т. Л., Зеленский А. Г. Генетика признаков соцветия риса // Зерновое хозяйство России. 2019. № 1(61). С. 44–48. DOI: 10.31367/2079-8725-2019-61-1-44-48.
2. Дзюба В. А., Есаулова Л. В., Чухирь И. Н., Лапина Е. Н. К методике проведения гибридологического анализа гибридов зерновых культур // Зерновое хозяйство России. 2012. № 3(21). С. 8–13.
3. Костылев П. И., Краснова Е. В., Аксенов А. В., Балюкова Э. С. Генетика ряда признаков у гибрида риса Светлый × Мавр // Зерновое хозяйство России. 2019. № 3(63). С. 30–35. DOI: 10.31367/2079-8725-2019-63-3-30-35.
4. Goufo P., Trindade H. Rice antioxidants: Phenolic acids, flavonoids, anthocyanins, proanthocyanidins, tocopherols, tocotrienols, γ -oryzanol, and phytic acid // Food Sci. Nutr. 2014. No. 2. Pp. 75–104.
5. Lei L., Zheng H. L., Wang J. G., Liu H. L., Sun J., Zhao H. W., Yang L. M., Zou D. T. Genetic dissection of rice (*Oryza sativa* L.) tiller, plant height, and grain yield based on QTL mapping and metaanalysis // Euphytica. 2018. Vol. 214, no. 109. Pp. 1–17.
6. Liu E., Liu Y., Wu G., Zeng S., Thu G., Thi T. G. T., Liang L., Liang Y., Dong Z., She D., Wang H., Zaid I. U., Hong D. Identification of a candidate gene for panicle length in rice (*Oryza sativa* L.) via association and linkage analysis // Front Plant Sci. 2016. Vol. 7, no. 596. Pp. 1–13. DOI: 10.3389/fpls.2016.00596.
7. Maeda H., Yamaguchi T., Omoteno M., Takarada T., Fujita K., Murata K., Iyama Y., Yoichiro K., 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). Pp. 134–141. DOI: 10.1270/jsbbs.64.134.

8. Pereira-Caro G., Cros G., Yokota T., Crozier A. Phytochemical profiles of black, red, brown, and white rice from the Camargue region of France // *J. Agric. Food Chem.* 2013. No. 61. Pp. 7976–7986.
9. Ranawake A. L., Amarasinghe U. G. S. Changes in yield potential of traditional rice cultivars with variability in plant height, tillers per plant, fertility and days to maturity // *Journal of Scientific Research and Reports*. 2014. No. 4(2). Pp. 114–122. DOI: 10.9734/JSRR/2015/12042.
10. Yuan H., Qin P., Hu L., Zhan S., Wang S., Gao P., Li J., Jin M., Xu Z., Gao Q., Du A., Tu B., Chen W., Ma B., Wang Y., Li S. OsSPL18 controls grain weight and grain number in rice // *Journal of Genetics and Genomics*. 2019. No. 46. Pp. 41–51. DOI: 10.1016/j.jgg.2019.01.003.

References

1. Dzyuba V. A., Esaulova L. V., Chuhir' I. N., Korotenko T. L., Zelenskij A. G. Genetika priznakov socvetiya risa [Genetics of rice inflorescence traits] // *Zernovoe hozyajstvo Rossii*. 2019. № 1(61). S. 44–48. DOI: 10.31367/2079-8725-2019-61-1-44-48.
2. Dzyuba V. A., Esaulova L. V., Chuhir' I. N., Lapina E. N. K metodike provedeniya gibrnologicheskogo analiza gibrinov zernovykh kul'tur [On the methodology for conducting hybridological analysis of grain hybrids] // *Zernovoe hozyajstvo Rossii*. 2012. № 3(21). S. 8–13.
3. Kostylev P. I., Krasnova E. V., Aksenov A. V., Balyukova E. S. Genetika ryada priznakov u gibrida risa Svetlyj × Mavr [Genetics of a number of traits in the rice hybrid Svetlyj × Mavr] // *Zernovoe hozyajstvo Rossii*. 2019. № 3(63). S. 30–35. DOI: 10.31367/2079-8725-2019-63-3-30-35.
4. Goufo P., Trindade H. Rice antioxidants: Phenolic acids, flavonoids, anthocyanins, proanthocyanidins, tocopherols, tocotrienols, γ-oryzanol, and phytic acid // *Food Sci. Nutr.* 2014. No. 2. Pp. 75–104.
5. Lei L., Zheng H. L., Wang J. G., Liu H. L., Sun J., Zhao H. W., Yang L. M., Zou D. T. Genetic dissection of rice (*Oryza sativa* L.) tiller, plant height, and grain yield based on QTL mapping and metaanalysis // *Euphytica*. 2018. Vol. 214, no. 109. Pp. 1–17.
6. Liu E., Liu Y., Wu G., Zeng S., Thu G., Thi T. G. T., Liang L., Liang Y., Dong Z., She D., Wang H., Zaid I. U., Hong D. Identification of a candidate gene for panicle length in rice (*Oryza sativa* L.) via association and linkage analysis // *Front Plant Sci.* 2016. Vol. 7, no. 596. Pp. 1–13. DOI: 10.3389/fpls.2016.00596.
7. Maeda H., Yamaguchi T., Omoteno M., Takarada T., Fujita K., Murata K., Iyama Y., Yoichiro K., 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). Pp. 134–141. DOI: 10.1270/jsbbs.64.134.
8. Pereira-Caro G., Cros G., Yokota T., Crozier A. Phytochemical profiles of black, red, brown, and white rice from the Camargue region of France // *J. Agric. Food Chem.* 2013. No. 61. Pp. 7976–7986.
9. Ranawake A. L., Amarasinghe U. G. S. Changes in yield potential of traditional rice cultivars with variability in plant height, tillers per plant, fertility and days to maturity // *Journal of Scientific Research and Reports*. 2014. No. 4(2). Pp. 114–122. DOI: 10.9734/JSRR/2015/12042.
10. Yuan H., Qin P., Hu L., Zhan S., Wang S., Gao P., Li J., Jin M., Xu Z., Gao Q., Du A., Tu B., Chen W., Ma B., Wang Y., Li S. OsSPL18 controls grain weight and grain number in rice // *Journal of Genetics and Genomics*. 2019. No. 46. Pp. 41–51. DOI: 10.1016/j.jgg.2019.01.003.

Поступила: 12.05.20; принята к публикации: 24.05.20.

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

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Авторский вклад. Костылев П. И. – общее научное руководство, постановка цели и задач, анализ литературных данных, формирование методологии исследования и концепции статьи, анализ данных, написание текста статьи; Краснова Е. В. – руководство технологическими процессами по выращиванию растений риса; Аксенов А. В. – закладка опыта, комплектация питомников, посев сортов и образцов, структурный анализ; Балукова Э. С. – отбор растений для анализа, промеры и подсчеты, заполнение таблиц.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.