

УДК 633.181:631.527.5

ХАРАКТЕРИСТИКА ФОРМООБРАЗОВАТЕЛЬНОГО ПРОЦЕССА У ГИБРИДОВ ПОСЕВНОГО РИСА (*O. SATIVA* L.) С ДИКОРАСТУЩИМИ ВИДАМИ РОДА *ORYZA* L.

ВО ТХЕ КУАН

(Кафедра генетики, селекции и семеноводства полевых культур)

До сих пор, отдаленная гибридизация является единственным методом создания принципиально новых растений, объединяющих в своей наследственной основе наиболее ценные черты и признаки дикорастущих и культурных растений [12]. Ясно, что исследование нового формообразовательного процесса в отдаленных гибридах представляют большой интерес. К сожалению, гибриды риса в этом плане исследованы еще недостаточно. Мы в своей работе постарались дополнить имеющиеся сведения о процессе формообразования у гибридов *O. sativa* с *O. nivara* и *O. punctata*.

Материал и методика

Исследования выполнены в Институте агротехники СРВ и на кафедре генетики и дарвинизма Ханойского педагогического института № 1 в 1978—1980 гг. на гибридах F_1 и F_2 от 6 комбинаций, которые получены нами в прямых и обратных скрещиваниях в 1977 г. [1]. *O. sativa* (IR28) и *E. nivara*, *O. sativa* (GHB) и *O. nivara*, *O. sativa* (TC65) и *O. punctata*.

По методике, разработанной Междуна-

родным институтом риса (на Филиппинах) и Институтом агротехники СРВ, проводили фенологические наблюдения и определяли морфологические характеристики. Учет и оценку проявления гетерозиса осуществляли по Д. С. Омарову [8]. Данные подвергали статистической обработке по методам, изложенным Б. А. Доспеховым [6], Г. Ф. Лакиным [7], П. Ф. Рокицким [9], Бейлем и Аткинсом [13].

Особенности формообразовательного процесса у отдаленных гибридов *O. sativa* с *O. nivara* и *O. punctata*

Характеристика F_1 . Генотип¹ гибридов F_1 в двух комбинациях (прямых и обратных) между TC65 и *O. punctata* определен нами как Ig, Au, Ps; P, Ap, Lh, Ran, а фенотип следующий: наличие лигулы и ушек листа, рыльце и опиклюс фиолетовые, опушенные листья, остистость, ости красные. По углу прикрепления последнего листа отмечен отрицательный гетерозис [14]: $hp = -0,74$ и $-1,32$, т. е. проявилось сверхдоминирование менее продуктивного родительского компонента (в данном случае *O. punctata*). Уменьшение угла прикрепления листа представляет практический интерес, поскольку такая ориентация листьев соответствует требованиям современной селекции к типу растения риса. По признакам высота растения, размер последнего листа проявилось сверхдоминирование *O. punctata* ($hp = 8,29$ и $9,45$).

Гибриды F_1 (от прямых и обратных скрещиваний) между *O. sativa* и *O. nivara* характеризуются такими признаками: наличие лигулы (Lg), ушек листа (Au), опушение листьев, влагалища и цветковых чешуй (Lh), длинное зерно (Lk), цветковые чешуи золотистого цвета (gh). У этих гибридов много признаков дикорастущего вида

¹ При составлении примерного генотипа каждый признак мы обозначали одним символом [21], учитывали также, что диплоидное растение несет по два аллеля каждого гена.

(*O. pivaga*), которые доминировали: фиолетовые рыльце (Ps) и опушение (P), остистость (An), красные ости (Rap), темно-коричневый перикарп (Rcrd). По высоте растения F_1 занимают промежуточное положение (частичное доминирование h_r 0,68 и 0,56), а угол прикрепления последнего листа меньше, чем у *O. pivaga* (отрицательный гетерозис h_r — 0,38 и — 0,48). Размеры последнего листа у гибридов больше, чем у родителей (h_r 5,20 и 5,05).

Общей особенностью гибридов F_1 в изученных комбинациях является сочетание признаков культурного и дикорастущего видов, при этом многие признаки определяются доминантными генами дикого вида, в результате чего возникает возможность улучшения морфологических характеристик сортов культурного вида *O. sativa* (GHB, IR28, TC65). На это указывают и другие авторы [17].

Характеристика расщепления гибридов F_2 между *O. sativa* и *O. pivaga*. В отдаленной гибридизации процесс формирования идет сложно, особенно у гибридов второго и последу-

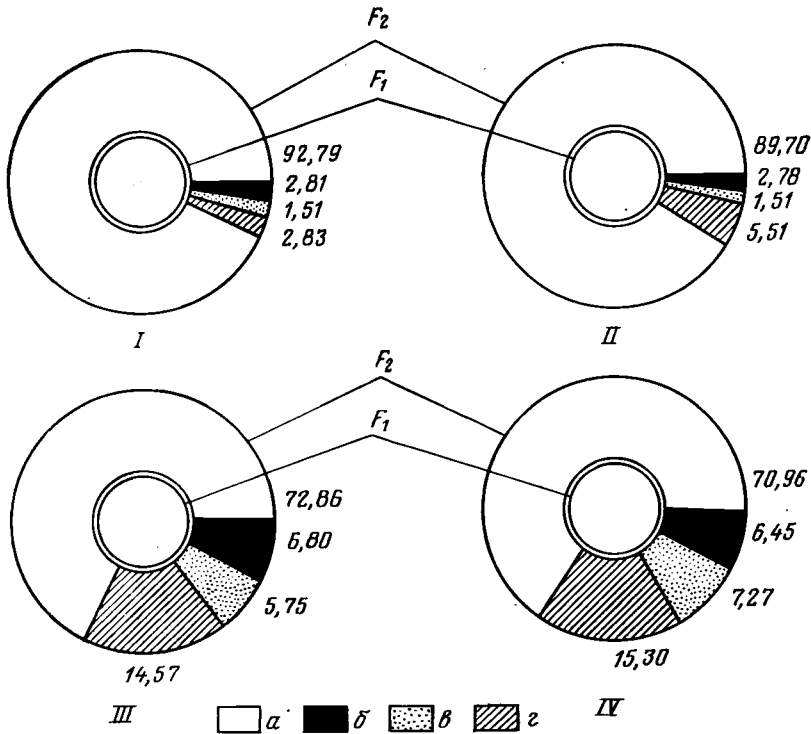


Рис. 1. Остистость (в %) у гибридов IR 28 × *O. pivaga* (I), *O. pivaga* × IR 28 (II); GHB × *O. pivaga* (III) и *O. pivaga* × GHB (IV).
а и б — ости длинные и короткие; в — придатки остей; г — безостые.

ющих поколений. Мы сделали попытку проследить этот процесс по трем признакам: остистость, форма колосков и окраска зерна.

У гибридов F_1 всех четырех комбинаций ости наследуются от *O. pivaga* и контролируются доминантными генами $An_1An_2An_3$ (осты гибридов длиннее, чем у *O. pivaga*); у сортов IR28 и GHB остей нет, что обусловлено наличием рецессивных аллелей $an_1an_2an_3$. Доминирование остистости наблюдали многие исследователи [2, 16].

У гибридов F_2 идет процесс расщепления по этому признаку и условно их можно разделить на четыре группы: ости длинные (больше 3,1 см), ости короткие (1,1—3 см), придатки остей (меньше 1 см), ости отсутствуют. Во всех случаях (рис. 1) число колосков с длинной остью составляло абсолютное большинство (70,96—92,79 %), колосков без остей мало (2,83—15,30 %). Мы не нашли четкого числового от-

ношения в расщеплении у F_2 . Может быть в данном случае отдаленная гибридизация нарушила нормальное менделеевское расщепление, как это часто происходило при скрещивании видов.

Все колоски у гибридов и их родителей удлиненные: отношения длины к ширине более 1,8, что определяется геном lk .

У гибридов F_1 по форме колоска наблюдается промежуточное наследование, но с большим влиянием материнского растения (рис. 2). Так, значение этого показателя у F_1 $O. pívaga \times GNB$ 2,83, а у $O. pívaga$ 2,86, в F_1 $GNB \times O. pívaga$ — 2,70, а у GNB — 2,66. Такой факт отмечен и в других работах [14, 15, 19].

Мы заметили, что колоски гибридов длиннее в тех комбинациях, где материнское растение является формой с колосками более длинными, чем у отцовской формы.

В F_2 идет сложный процесс расщепления и наблюдается тенденция возврата к родительским формам, вместе с тем возникают колоски нового типа, с более крупными зернами. Так, гибриды двух ком-

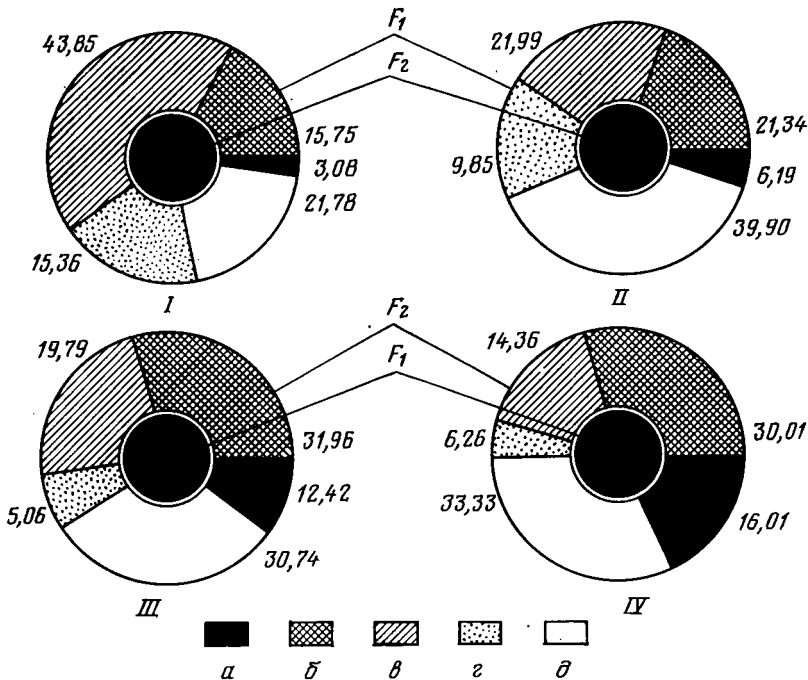


Рис. 2. Форма колоска у гибридов.

а и б — типы промежуточные, напоминающие материнскую форму, соответственно $O. sativa$ и $O. pívaga$; в и г — типы соответственно $O. sativa$ и $O. pívaga$; д — новый тип. Остальные обозначения те же, что на рис. 1. Вверху вместо F_1 следует читать F_2 , вместо F_2 — F_1 .

бинаций между IR28 и $O. pívaga$ мы условно разделили на 3 группы: 1 — форма колоска типа $O. pívaga$ (длина: ширина 2,7—3,5) — 38,53 и 42,26 %; 2 — форма колоска типа IR28 (3,51—4,49) — 52,13 и 55,16 %; 3 — форма колоска нового типа (4,50—5,50) — 2,56 и 9,28 %.

Подобные группы были выделены также у гибридов двух комбинаций между GNB и $O. pívaga$: 1) форма колоска типа GNB (длина: ширина 2,50—2,69) — 27,32 и 21,62 %; 2) форма колоска типа $O. pívaga$ (соотношение 2,70—3,50) — 68,67 и 70,31 %; 3) форма колоска нового типа (соотношение 3,51—4,50) — 4,00 и 8,06 % (рис. 2).

Возникновение колосков нового и культурного типов зависит от сорта риса, участвующего в скрещивании. Если сорт IR28 используется в качестве материнской формы, то колосков нового типа образуется больше, чем при обратном скрещивании, если же материнской формой является местный сорт GNB, то колосков нового типа меньше, чем в обратном скрещивании. В целом в комбинациях с сортом IR28

процент колосков культурного типа больше, чем дикого, а в комбинациях с сортом ГНВ, наоборот. Такое явление, по-видимому, связано с тем, что IR28 — сорт гибридного происхождения и по своему генетическому потенциалу более гибок, легче комбинируется с дикорастущим генотипом, как бы «культивирует» его, и поэтому признак культурного у гибридов в данном случае выражен сильнее.

Белую окраску перикарпа у сротов IR28 и ГНВ контролируют рецессивные аллели *rcrd*, а также гены-ингибиторы I-Rc и I-Rd. У дикорастущего вида *O. pívaga* окраска перикарпа зерновок темно-коричневая, контролируется генами Rс (комплементарное действие) и *rd* [5].

В F₁ у всех комбинаций окраска перикарпа была темно-коричневой, т. е. у наследственной от дикого вида *O. pívaga*. Наши наблюдения согласуются с данными других авторов о доминировании окра-

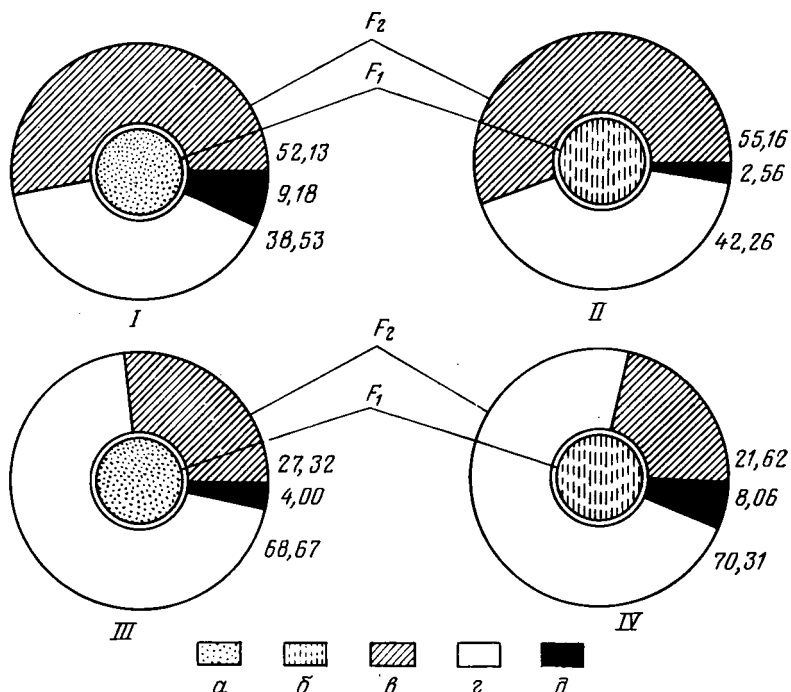


Рис. 3. Окраска перикарпа зерновки у гибридов.

a — темно-коричневая; б — коричневая; в — красная; z — розовая; d — белая.

шенного перикарпа [5, 18]. В F₂ идет сложное расщепление. В зависимости от интенсивности окраски все гибриды F₂ можно разделить на 5 групп: темно-коричневые, коричневые, красные, розовые, белые (рис. 3).

Можно отметить, что в группах с окрашенным зерном у гибридов IR28 и *O. pívaga* красные зерновки преобладают (43,85 и 21,99 %) и мало темно-коричневых (3,08 и 6,19 %). У гибридов, полученных с участием сорта ГНВ, наоборот, чаще встречаются зерновки с коричневым перикарпом (31,96 и 30,01 %) и реже всего розовые (5,06 и 6,29 %). Белые зерновки в каждой комбинации составляют от 21,78 до 39,90 % (рис. 3).

Таким образом, у отдаленных гибридов рода риса происходит сложный формообразовательный процесс, в силу которого не обнаруживается определенных числовых соотношений в расщеплении.

Характеристика гетерозиса у гибридов *O. sativa* и *O. pívaga* по хозяйственно ценным признакам

До сих пор явление гетерозиса у риса изучалось в основном на образцах подвидов индики и японика, т. е. внутри вида риса посевно-

го [3, 4, 10, 11]. В этих работах отмечено проявление гетерозиса по отдельным признакам в различных гибридных комбинациях. Что касается гетерозиса у межвидовых гибридов в роде риса, то этот вопрос еще мало изучен [20].

У гибридов F_1 и F_2 мы учитывали гетерозис гипотетический ($\Gamma_{гип}$), т. е. превышение значений показателей у гибрида над средними значениями их у родительских форм, истинный ($\Gamma_{ист}$), т. е. превышение значений показателей у гибрида над значениями их у лучших родителей; депрессию (деп) у гибридов F_2 по 7 показателям: продолжительность вегетационного периода, высота растения, длина метелки, число метелок на одно растение, число выравненных зерен с метелки, масса выравненных зерен с метелки, масса 1000 зерен (табл. 1).

На основании изучения гетерозиса у отдаленных гибридов мы пришли к заключению, что по всем показателям $\Gamma_{гип}$ у них больше,

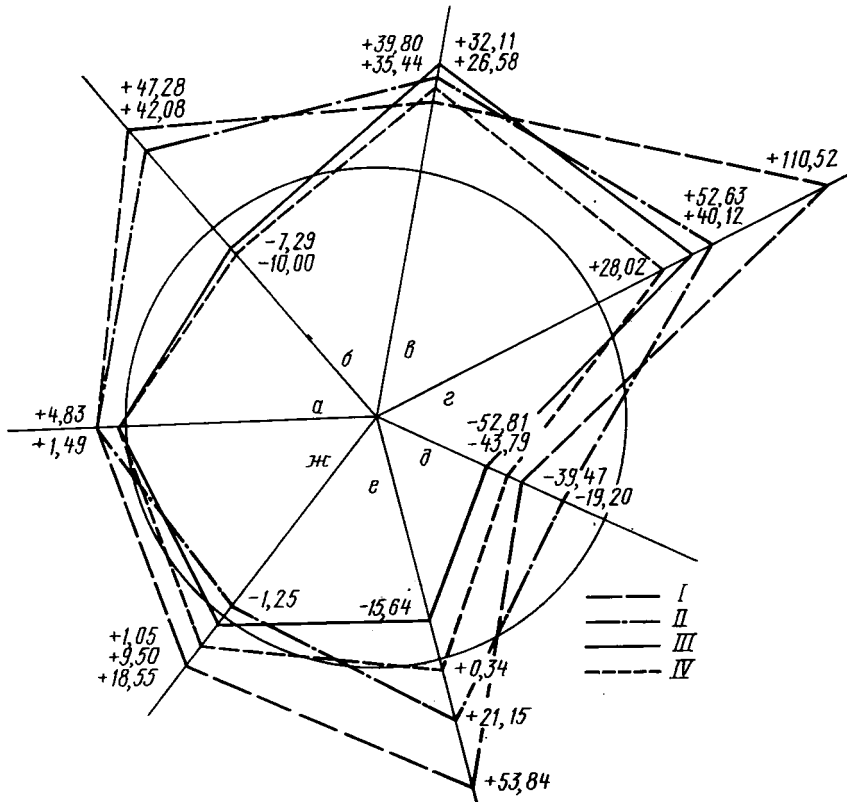


Рис. 4. Гетерозис истинный у гибридов F_1 .

a — продолжительность вегетационного периода; *б* — высота растений; *в* — длина метелки; *г* — число метелок на 1 растение; *д* — число выравненных зерен с метелки; *е* — масса выравненных зерен с 1 растения; *ж* — масса 1000 зерен. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

чем $\Gamma_{ист}$, но поскольку в практической селекции $\Gamma_{ист}$ важнее, так как дает информацию о селекционной ценности гибрида, в дальнейшем мы будем обсуждать именно $\Gamma_{ист}$ (рис. 4).

Отдаленные гибриды F_1 IR28 и *O. nivara* характеризуются высоким гетерозисом по длине метелки, числу метелок на одно растение, а в отдельных комбинациях — по массе выравненных зерен с одного растения (F_1 IR28 и *O. nivara*), по массе 1000 зерен (F_1 IR28 \times *O. nivara* и *O. nivara* \times GNB). Вместе с тем эти гибриды характеризуются отсутствием гетерозиса по числу выравненных зерен с метелки. Подобные данные получены при изучении других комбинаций в роде риса [3, 4, 10, 20].

Как правило, в F_2 гетерозис уменьшается. Такое явление четко отмечалось по многим показателям (депрессия от 9,05 до 71,11 %).

Характеристика гетерозиса у гибридов F_1 (числитель) и F_2 (знаменатель)

Комбинация скрещивания	Характер проявления гетерозиса, %					
	$\Gamma_{гип}$	$\Gamma_{ист}$	деп	$\Gamma_{гип}$	$\Gamma_{ист}$	деп
	Продолжительность вегетационного периода			Высота растения		
O. nivara × GHB	5,42	1,49	—	17,45°	—10,00°	—
	<u>8,52</u>	<u>4,47</u>	<u>—2,92</u>	<u>—1,29</u>	<u>—24,43°</u>	<u>15,95°</u>
GHB × O. nivara	5,42	1,49	—	21,11°	—7,27°	—
	<u>6,97</u>	<u>2,98</u>	<u>—1,47</u>	<u>6,76</u>	<u>—18,25°</u>	<u>11,84°</u>
O. nivara × IR28	4,83	4,83	—	49,96°	42,08°	—
	<u>8,87</u>	<u>8,87</u>	<u>—3,84</u>	<u>5,55</u>	<u>0,00</u>	<u>29,61°</u>
IR28 × O. nivara	4,83	4,83	—	55,46°	47,28°	—
	<u>8,87</u>	<u>8,87</u>	<u>—3,84</u>	<u>—2,01</u>	<u>—7,16°</u>	<u>36,97°</u>
	Длина метелки			Число метелок на 1 растение		
O. nivara × GHB	34,49°	32,11°	—	32,23 ⁺	28,02 ⁺	—
	<u>17,08°</u>	<u>15,63°</u>	<u>12,46°</u>	<u>4,60</u>	<u>1,27</u>	<u>20,89⁺</u>
GHB × O. nivara	42,31°	39,80°	—	44,73°	40,12°	—
	<u>17,91°</u>	<u>16,46°</u>	<u>16,76°</u>	<u>3,94</u>	<u>6,36</u>	<u>28,18°</u>
O. nivara × IR28	41,09°	35,44°	—	55,18°	52,63°	—
	<u>4,17°</u>	<u>0,00</u>	<u>26,16°</u>	<u>—7,69</u>	<u>—9,21</u>	<u>40,51°</u>
IR28 × O. nivara	31,86°	26,58°	—	114,04°	110,52°	—
	<u>—6,37*</u>	<u>—10,12°</u>	<u>29,00°</u>	<u>7,69</u>	<u>5,92</u>	<u>49,68°</u>
	Число выравненных зерен с метелки			Масса выравненных зерен с 1 растения		
O. nivara × GHB	—6,15°	—43,79°	—	62,53°	0,34	—
	<u>—26,49°</u>	<u>—55,97°</u>	<u>21,66°</u>	<u>—27,82°</u>	<u>—55,44°</u>	<u>55,59°</u>
GHB × O. nivara	—21,21°	—52,81°	—	36,63°	—15,64°	—
	<u>—31,76°</u>	<u>—59,13°</u>	<u>13,39°</u>	<u>—17,90°</u>	<u>—49,31°</u>	<u>39,91°</u>
O. nivara × IR28	22,57°	—19,20°	—	91,48°	21,15°	—
	<u>—38,57°</u>	<u>—59,51°</u>	<u>49,88°</u>	<u>—44,68°</u>	<u>—65,00°</u>	<u>71,11°</u>
IR28 × O. nivara	—7,71*	—39,17°	—	143,16°	53,84°	—
	<u>—49,71°</u>	<u>—66,85°</u>	<u>45,51°</u>	<u>—24,01*</u>	<u>—51,92°</u>	<u>68,75°</u>
	Масса 1000 зерен					
O. nivara × GHB	20,54°	9,50°	—			
	<u>—6,97°</u>	<u>—15,49°</u>	<u>22,82°</u>			
GHB × O. nivara	11,24	1,5	—			
	<u>1,16</u>	<u>—8,09°</u>	<u>9,05°</u>			
IR28 × O. nivara	4,31	—1,25	—			
	<u>—5,31</u>	<u>—10,37⁺</u>	<u>9,23⁺</u>			
	<u>25,24°</u>	<u>18,55°</u>	<u>—</u>			
	<u>22,25°</u>	<u>15,72°</u>	<u>2,38</u>			

Примечание. *, +, ° — гетерозис и депрессия существенны соответственно на 5,1 и 0,1 % уровне значимости.

Особенно сильно снижаются число выравненных зерен с метелки и масса выравненных зерен с одного растения. Так, у гибридов между O. nivara и IR28 депрессия по массе выравненных зерен с одного растения достигает 68,75—71,11 % по сравнению с этой массой в F_1 . Как отмечает В. А. Дзюба [3], более высокий гетерозис в F_1 , чем в F_2 , указывает на частичную гомозиготизацию изучаемых признаков в F_2 .

Продолжительность вегетационного периода у гибридов F_2 несколько больше, чем у F_1 (от —1,47 до —3,84 %), что объясняется одновременностью наступления цветения у гибридов F_2 .

Полученные нами данные подтвердили положение о том, что степень гетерозиса зависит от признака, направления скрещивания и форм, участвующих в комбинации. Так, гетерозис по числу метелок

с растения у гибридов F_1 IR28 \times O. pivaга (110,52 %), оказался почти в 2 раза больше, чем в обратной комбинации (52,63 %). Такое же явление отмечено и у F_1 комбинации GNB и O. pivaга. Из этого можно заключить, что проявление гетерозиса сильнее, когда дикорастущий вид используется в качестве отцовского компонента. Подобная же разница потомства от прямого и обратного скрещиваний обнаружена нами и по массе 1000 зерен, причем размеры ее зависели от сорта риса посевного. Так, при скрещивании O. pivaга с местным сортом GNB гетерозис по массе 1000 зерен был больше, чем при обратном их скрещивании (9,50 против 1,05 %), при участии в скрещивании гибридного IR28 более сильный гетерозис отмечен в случае, когда этот сорт был материнской формой (18,55 против — 1,25 %).

Выводы

1. У F_1 гибридов между O. sativa и O. punctata доминируют признаки дикорастущего вида O. punctata: фиолетовые рыльца и опикюлюс, остистость, красные ости, высота растения и размер последнего листа. Признак угол прикрепления флагового листа наследовался по типу отрицательного гетерозиса.

2. Гибриды F_1 O. sativa и O. pivaга наследуют признаки O. pivaга по окраске рыльца, опикюлюса, ости и перикарпа, по остистости. По типу частичного доминирования наследовалась высота растения, а по типу отрицательного гетерозиса — угол прикрепления флагового листа.

3. У F_2 между O. sativa и O. pivaга идет сильное расщепление по признаку остистости (ости длинные, короткие, придатки остей и безостые), по форме колосков (признаки, свойственные родителям, и нового типа), по окраске зерновок (темно-коричневая, коричневая, красная, розовая и белая). Не обнаружено менделеевского числового расщепления по этим признакам.

4. У гибридов F_1 проявился гетерозис по ряду ценных хозяйственных признаков: длине метелки, числу метелок на растении и массе выравненных зерен с одного растения (у гибридов между IR28 и O. pivaга). В F_2 гетерозис резко снижается. Степень его проявления зависит от признака, направления скрещивания и форм, участвующих в комбинации. В частности, число метелок на растении больше в комбинации, где дикорастущий вид — отцовское растение.

Автор выражает свою глубокую признательность и благодарность кандидатам биологических наук Нгуен Данг Хой и С. В. Ивановой за большую помощь в осуществлении работы и обсуждении фактического материала.

ЛИТЕРАТУРА

1. Во Т хе Ку а н. Цитогенетическая характеристика гибридов посевного риса (O. sativa L.) с дикорастущими видами рода Oryza. — Изв. ТСХА, 1984, вып. 4, с. 46—54. — 2. Гу щ и н Г. Г. Рис. М.: Сельхозгиз, 1938. — 3. Д з ю б а В. А. Изучение гетерозиса у гибридов риса. — Бюл. науч.-техн. информ. ВНИИриса, 1975, вып. 15, с. 3—7. — 4. Д з ю б а В. А., Ш и л о в с к и й В. Н. Наследование ряда признаков у риса. — Бюл. науч.-техн. информ. ВНИИриса, 1976, вып. 18, с. 3—8. — 5. Д з ю б а В. А., С м е т а н и н А. П. Изменчивость окраски перикарпа риса. — Бюл. науч.-техн. информ. ВНИИриса, 1975, вып. 23, с. 12—16. — 6. Д о с п е х о в Б. А. Методика опытного дела. Изд. 4-е. М.: Колос, 1979. — 7. Л а к и н Г. Ф. — Биометрия. М.: Высшая школа, 1980. — 8. О м а р о в Д. С. К методике учета и оценки гетерозиса у растений. — С.-х. биол., 1975, т. 10, № 1, с. 123—127. — 9. Р о к и ц к и й П. Ф. Введение в статистическую генетику / Изв. 2-е. Минск: Высшая школа, 1978. — 10. С и н г и л ь д и н Г. А. Гетерозис и его проявление у риса. — В кн.: Краткий отчет о науч.-исслед. работе ВНИИриса за 1967—1970 гг. Краснодар; 1971, с. 8—9. — 11. С и н г и л ь д и н Г. А., Ш и л о в с к и й В. Н. Проявление гетерозиса у риса. — Бюл. науч.-техн. информ. ВНИИриса, 1977, вып. 22, с. 3—6. — 12. Ц и ц и н Н. В. Проблемы отдаленной гибридизации. — В кн.: Проблемы отдаленной гибридизации. М.: Наука, 1979, с. 5—20. — 13. B e i l G. M., A t k i n s R. E. — Inheritance of quantitative characters in grain sorghum Iwo State Journal of Science, 1965, 39, 3. — 14. C h a o L. F. — Genet., 1928, vol. 13, p. 133—169. — 15. K a t o S., I s i k a w a Z. — Jap. J. Genet.,

- 1912, vol. 1. — 16. Hoschino F. — J. Coll. Agric. Imp. Univ. Sapporo, Japan, 1916, vol. 6, p. 229—288. — 17. Hayar N. M., Gopalakrishnan R., Sampath S. — Euphytica, 1966, vol. 15, N 2, p. 184—194. — 18. Parnell F. R. — Mem. Dept. Agr. of Indica, Bot. Ser., 1917, vol. 9, p. 75—105. — 19. Parnell F. R., Ayangar G. — Mem. Dept. Agr. of Indica, Bot. Ser., 1922, vol. 11, p. 185—208. — 20. Joseph C. A., Ramman V. S. — J. Indican Bot. Sor., 1966, 45, 3—4, 341—349. — 21. FAO. International Rice commission Committee on Nomenclature and Linkage Groups. Genetic symbols for rice recommended by the Inter. Rice Commission News Letter Internatl, 1959, 8 (4), p. 1—7.

Статья поступила 25 марта 1984 г.

SUMMARY

Study of six combination of gybrids between cultivated *O. sativa* L. and wild-growing *O. punctata* or *O. nivara* rice varieties shows that in F_1 many characteristics of wild species dominate, heterosis occurring in a number of valuable economic characteristics: length of the panicle, number of panicles per plant and mass of 1000 kernels. The degree of heterosis depends on characteristics, direction of crossing and the combination of parental races. Heterosis is much lower in F_2 . F_2 of *O. sativa* and *O. nivara* are characterized by various awn type (long awn, short awn, appendage awn and bald awn), shape of ears (parental type and new type), colour of pericarp (dark brown, brown, red, pink and white).