

УДК 633.18:631.52

ПОВЫШЕНИЕ ПРОДУКТИВНОСТИ МЕЖПОДВИДОВЫХ ГИБРИДОВ РИСА

© 2012 г. Ю.К. Гончарова, Е.М. Харитонов

Государственное научное учреждение Всероссийский институт риса Россельхозакадемии,
Краснодар, пос. Белозерный, Россия, e-mail: serggontchar@mail.ru

Поступила в редакцию 28 марта 2012 г. Принята к публикации 23 апреля 2012 г.

Гетерозисные гибриды по продуктивности превосходят сорта традиционной селекции на 30–40 %, кроме того, они часто более адаптированы к биотическим и абиотическим стрессам, и их урожайность более стабильна. Обсуждаются вопросы возможности получения фертильных межподвидовых гибридов риса *japonica* и *indica*, локализация генов широкой совместимости (WC) в геноме риса, возможность использования молекулярных маркеров для интрогрессии генов WC в российские сорта риса. Отмечено отсутствие локусов, определяющих высокую озерненность, в изучаемых сортах отечественной селекции, по результатам оценки озерненности гибридов.

Ключевые слова: рис, гетерозис, гибриды, гены широкой совместимости, подвиды риса индийский и японский.

Повысить урожайность риса на данном этапе методами традиционной селекции не представляется возможным, так как во всем мире отмечено снижение эффективности селекционной работы. Потенциал продуктивности новых сортов, несмотря на увеличение устойчивости к стрессам и повышение качества, остается на уровне сортов, созданных еще в 1960-е гг. Только использование гетерозисного эффекта дает возможность радикально, более чем на 50 %, поднять продуктивность. На территории Российской Федерации в основном используются сорта риса подвида *japonica*. Изучение с помощью различных методов показало их близкородственное происхождение (Апрод, Колесников, 1971). Низкая генетическая гетерогенность сортов подвида *japonica* приводит к незначительному гетерозису при их гибридизации (Goncharova, Goncharov, 2003). Во многих работах показано снижение гетерозисного эффекта в ряду гибридов: *japonica/indica*, *indica/indica*, *japonica/japonica* (Yuan, 1987). Так, по сухой массе побегов гетерозис достигает 100 % у гибридов *japonica/indica*, не превышает 70 % и 50 % у гибридов *indica/indica*, *japonica/japonica* соответственно (Wang *et al.*, 1992). Количество колосков на растение у межподвидовых

гибридов может достигать 3200, а у внутривидовых – только 2200 (*indica/indica*) и 1800 (*japonica/japonica*). Однако на пути внедрения межподвидовых гибридов риса в производство стоит серьезная проблема: низкая озерненность. Количество выполненных колосков межподвидовых гибридов не превышает 40 %, у внутривидовых она значительно выше – до 90 % *indica/indica* и до 92 % *japonica/japonica* (Zhang, Lu, 1996; Zhang *et al.*, 1996).

Вследствие высокой пустозерности межподвидовые гибриды риса до сих пор промышленно не производятся. Также не получили значительного распространения гибриды подвида *japonica* (посевные площади гибридов подвида не превышают 5 %) из-за незначительного гетерозисного эффекта и распространения их часто в областях с неблагоприятными погодными условиями в период цветения, что затрудняет их семеноводство (Гончаров, Гончарова, 1991). В то же время посевные площади под гибридами индийского подвида в Китае в 4 раза больше по сравнению с площадями, занимаемыми сортами того же подвида (Zhao *et al.*, 1999).

Использовать сверхвысокий гетерозис межподвидовых гибридов все же можно, если использовать гены широкой совместимости (WC),

которые обеспечивают озерненность гибридов даже при межподвидовой гибридизации более 70 %. Подвид *japonica* несет аллель $S5^J$, *indica* – $S5^i$, образцы с геном широкой совместимости – аллель $S5^n$. (Ikehashi, Araki, 1984). Гетерозиготные формы $S5^J/S5^i$ стерильны, образцы, несущие гены широкой совместимости фертильны ($S5^J/S5^n$; $S5^i/S5^n$) (Ikehashi, Araki, 1984). Внедрение генов широкой совместимости в формы с высокой комбинационной способностью позволит получить фертильные межподвидовые гибриды с величиной гетерозиса до 100 % (Ikehashi, Araki, 1986; Ikehashi, Wan, 1995; Chen *et al.*, 2008). Кроме того, межподвидовая гибридизация позволит расширить норму реакции создаваемого образца за счет использования генетического потенциала обоих подвидов и, следовательно, обеспечит большую стабильность получаемых урожаев риса, что важно в свете влияния изменяющихся климатических условий. Создание сортов на основе генотипа таких гибридов позволит получить новое поколение гибридов риса с более высокой урожайностью и устойчивостью к стрессам (лучшей устойчивостью к пирикулярриозу, высоким и низким температурам, засухе, засолению, затоплению и др.), с большей эффективностью использования минерального питания. Также попутно решается проблема повышения содержания амилозы (содержание ее выше 25 % обеспечивает получение «рассыпчатых» блюд). У сортов отечественной селекции ее содержание 16–20 %, у сортов подвида *indica*, которые планируется вовлечь в гибридизацию, ее содержание 22–27 % (Ляховкин, 1980, 1987; Гончарова и др., 2011).

Однако первый опыт создания линий с широкой совместимостью показал наличие многих определяющих ее локусов, большинство линий, выделенных как доноры признака, несут несколько генов, снижающих стерильность гибридов. Уже локализовано более 30 (*S1-S34*) генов, определяющих широкую совместимость и гибридную стерильность. Исследования показали, что данные локусы не восстанавливают фертильность при межвидовой гибридизации *O. glaberrima/O. sativa* (Гончарова, Гончаров, 2001; Heuer, Mizan, 2003).

Пыльцевая и колосковая фертильность определяются разными генами. Локус *S5n* является определяющим в формировании признака и

отвечает за фертильность женских гамет (Wang, 2006). Однако наличие только одного гена *S5n* ведет к частичной стерильности гибрида. Минорными эффектами на колосковую фертильность гибридов характеризуются локусы *S-7*, *S-8* и *S-9*, идентифицированные Икехашии Ван в 1996 г. (Ikehashi, Wan, 1996), в 1997–2000 гг. были локализованы другие гены, влияющие на озерненность межподвидовых гибридов риса также в 1, 2, 3, 8, 11 и 12 хромосомах (Zhang *et al.*, 1998; Qiu *et al.*, 2005; Taneichi *et al.*, 2005). Была отмечена связь локуса *S5n* с таким морфологическим маркером, как фиолетовый апикулюс, что позволяет в какой-то мере контролировать включение гена в генотип последующих поколений при беккроссировании. Расстояние между данными локусами 14,6 сМ, физическое расстояние между генами – 500 т.п.о. (Zhang *et al.*, 1998).

Ген *S5n* был картирован на 6-й хромосоме между маркерами RM 253 и RM 2249, расстояние между маркерами 2,2 сМ. В аналогичном исследовании он был локализован с интервалом в 1,6 сМ от маркера WFPМ3 и 0,8 сМ от маркера WFPР1, физическое расстояние между маркерами – 70 т.п.о. (Qing *et al.*, 1998). Позднее расстояние между маркерами было сокращено до 50 т.п.о., где ген *S5n* был локализован между маркерами J13 и J17 (ближайшие SSR-маркеры RM 27 – RM 5754) и, наконец, до 40 т.п.о. с использованием популяции изогенных линий 549 растений и 8000 растений гибридов первого поколения между этими линиями. Генетический анализ этого фрагмента показал наличие 5 открытых рамок считывания (Qiu *et al.*, 2005; Qing *et al.*, 2005). Этот регион можно назвать горячей точкой рекомбинации, так как частота рекомбинации между маркерами достаточно высокая, что говорит о том, что он вносит вклад в быструю эволюцию и создание репродуктивного барьера у представителей вида *Oryza sativa*.

Первоначально символом *S* обозначали только гены, определяющие гибридную стерильность, обусловленную обортацией женских гамет при межподвидовой гибридизации, но в более поздних работах данным символом стали обозначать и гены, обуславливающие мужскую стерильность, которую определяли по изменению соотношения гамет в потомстве (Liu *et al.*, 1992; Wang *et al.*, 2005).

Локус *S5* в генетическом плане наиболее изучен, но в последнее время появилось много работ, посвященных локализации минорных генов широкой совместимости. Так, в том же регионе, что и *S5*, между маркерами RM 253 и RM 276 локализован ген *f6*, вызывающий абортацию пыльцы. Ген *S31*, локализованный на 5-й хромосоме и ограниченный маркерами RM 5579 и RM 13 (ближайший маркер RM 2488) на участке 54 т.п.о., вызывает частичную абортацию женских гамет на стадии митоза мегаспоры. На 5-й же хромосоме локализован другой ген *f5*, вызывающий абортацию мужских гамет между маркерами RM 413 и RM 122 (Zhao *et al.*, 2007). Другой ген, определяющий широкую совместимость, *S9*, локализован на хромосоме 4 между маркерами RM 5586 (RM 1359, RM 1155)

и RM 5749 (Danting *et al.*, 2007). Ген *S32 t* локализован на хромосоме 2 и ограничен маркерами RM 12475 (ближайшие маркеры RM 12476, RM 279, RM 7581) и RM 236 (RM 211) на участке 64 т.п.о. 1,9 сМ между маркерами, вызывает частичную абортацию женских гамет на стадии митоза мегаспоры (Li, 2009). Ген *S20n(t)*, локализованный на хромосоме 1 и ограниченный маркерами RM 581 (RM 8083) и RM 292 (RM 8046) на расстоянии 0,2 сМ и 1,5 сМ соответственно, вызывает частичную абортацию женских гамет на стадии митоза мегаспоры (Wen *et al.*, 2007). Ген *S33* локализован на хромосоме 3 и ограничен маркерами RM 15621 (RM 5626, RM 3513, RM 5488, RM 8208) и RM 15627 (RM 3350, RM 7097, RM 8277, RM 1350), расстояние между ближайшими маркерами 86 т.п.о.,

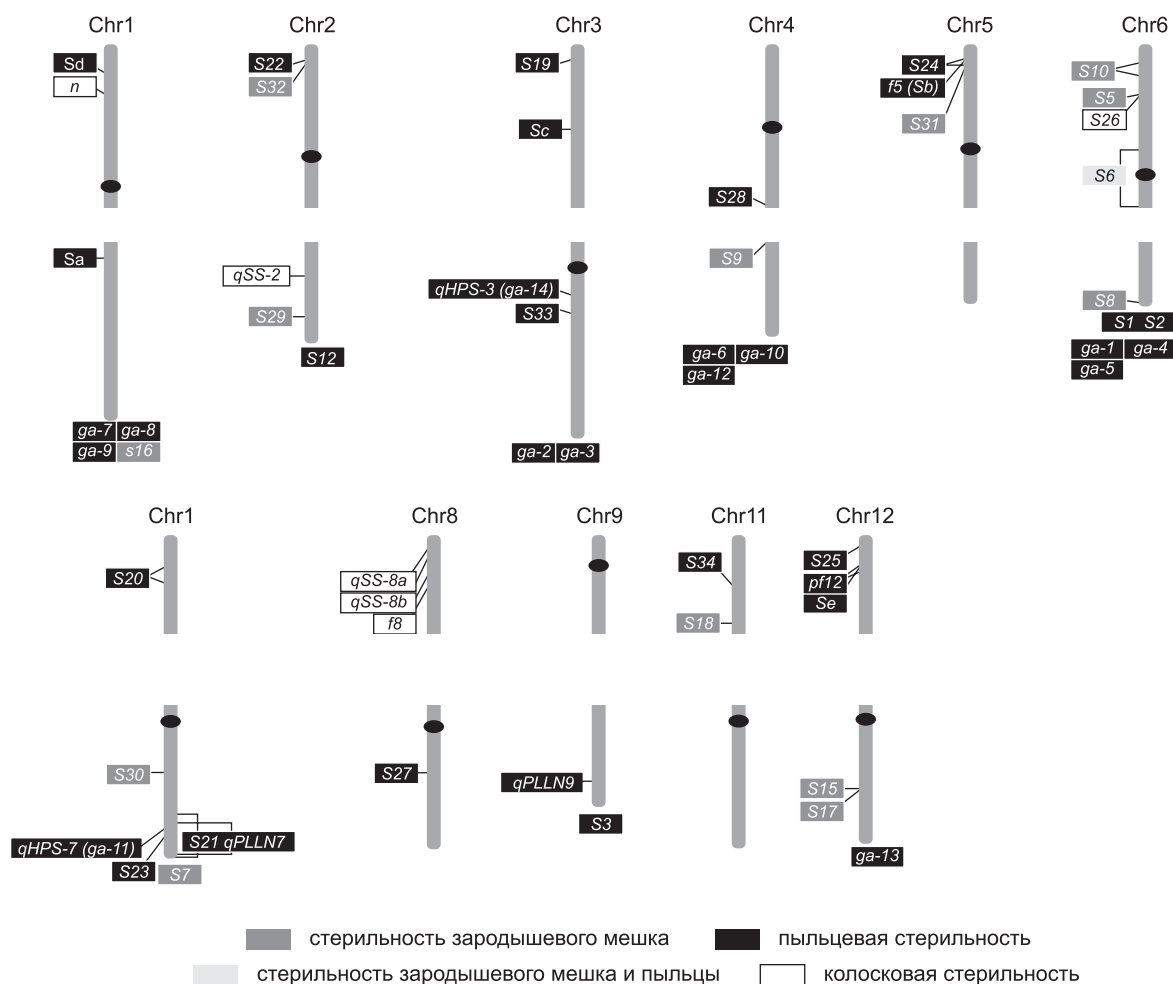


Рис. 1. Локусы, определяющие гибридную стерильность и широкую совместимость гибридов *indica-japonica* www.scichina.com | csb.scichina.com www.springerlink.com.

Темно-серым обозначены локусы, определяющие пыльцевую фертильность, светло-серым – стерильность женских гамет и стерильность гамет обоего пола.

анализ показал наличие в этом регионе 10 открытых рамок считывания, ген вызывает пыльцевую стерильность гибридов. Ген *S34*, локализованный на хромосоме 11, ограничен маркерами RM 552 (RM 5704, RM 6894, RM 536) и RM 167 (RM 5599), вызывает абортацию мужских гамет (Sundaram *et al.*, 2010).

Выявленные гены, в том числе ген количественных локусов (QTLs), определяющие гибридную стерильность, можно разделить на серии. Первая вызывает абортацию женских гамет (*S5*, *S7*, *S8*, *S9*, *S10*, *S15*, *S16*, *S17*, *S18*, *S29*, *S30*, *S31* и *S32*), вторая – мужских гамет и в третью входят локусы, соединяющие в себе две эти функции (Wan, Ikehishi, 1995; Sawamura, Sano, 1996). На рис. 1 показаны локализованные локусы, в том числе QTLs, контролирующие пыльцевую фертильность у межподвидовых

гибридов *indica/japonica* (Zhuang *et al.*, 1999; Su, Liu, 2003; Ouyang *et al.*, 2009). При другой форме репродуктивного барьера при гибридизации *O. sativa* и *O. rufipogon* аллель гена *S6a* вызывает элиминацию как женских, так и мужских гамет в следующем поколении (Sano, 1992; Koide *et al.*, 2008).

Показана возможность замены хромосомного сегмента на локусы, определяющие фертильность образца при помощи маркерной селекции с использованием нескольких SSR-маркеров (RM 276, RM 455, RM 141, RM 185) для контроля включения в генотип образцов 4 генов широкой совместимости (*S5*, *S8*, *S7*, *S9* соответственно) (Heuer, Mizan, 2003; Chen *et al.*, 2011).

Гены WC найдены в нескольких сортах: Дулар, Азусена, Тайпей 309, Мороберикан, Nagina 22 (табл. 1–3). Сорта риса с генами широкой

Таблица 1

Сорта-доноры генов широкой совместимости (Malik, Khush, 1996)

Доноры генов широкой совместимости	Пыльцевая фертильность F1 с тестером		Колосковая фертильность F1 с тестером, %	
	IR36 (<i>indica</i>)	T65 (<i>japonica</i>)	IR 36 (<i>indica</i>)	T65 (<i>japonica</i>)
1. Azucena	81	59	85	78
3. Banda	70	45	70	83
4. Bomalsang	85	60	80	70
5. Buyugaw Daykat	75	65	78	78
7. Gendjah Wangkal	68	72	86	90
8. Gendjah Gampol	35	52	85	78
9. Genjah Rante	73	68	81	90
10. Goak	35	65	85	83
11. Huma Pasir-1	75	76	91	86
13. Jimbrug	85	65	79	76
14. Leci Gogo	69	42	80	85
15. Loas Gendiah	63	48	74	83
16. P.B.B. Harum	85	65	83	75
17. Pae Umbala	55	66	70	90
18. Paedai Nodowatu-2	83	70	71	80
19. Pare Bogor	66	66	70	77
21. Pring	84	53	83	77
22. P.S.	65	54	84	78
23. Sarimahi	91	83	71	78
24. Sokoni	79	45	70	73
25. Zaitum	91	78	78	78

Таблица 2

Аллели, определяющие гибридную стерильность у сортов риса (Wan, Ikehasshi, 1996)

Сорта	Гены, определяющие гибридную стерильность						
	<i>S5</i>	<i>S7</i>	<i>S8</i>	<i>S9</i>	<i>S15</i>	<i>S16</i>	<i>S17</i>
IR36	<i>i</i>	<i>n</i>	n	n	<i>n</i>	n	n
Akihikari	<i>j</i>	n	n	n	<i>n</i>	—	n
Dular	<i>n</i>	n	n	n	dn	<i>n</i>	n

П р и м е ч а н и е . n – аллель, определяющий широкую совместимость, j – аллель подвита japonica, i – аллель подвита indica.

Таблица 3

Характеристика сортов-доноров генов широкой совместимости

Сорт	Высота растения, см	Соответствие морфотипа модели высокопродуктивного сорта	Подвид	Кол-во колосков на метелке	Дополнительные сведения
Мороберикан	110	3	japonica	180	Устойчив к пирикулярриозу, засолению и другим стрессам (Гвинея)
Дулар	80	5	indica (экологическая группа aus)	80	Окрашенные цветковые чешуи, фиолетовый апикулус, связан с геном S5 (Индия)
Азусена	85	3	japonica	120	Ароматический, уникальное строение корневой системы, устойчив к пирикулярриозу (Филиппины)
Тайпей 309	95	5	japonica	150	Округлозерный (Китай)
N 22	70	7	indica (экологическая группа aus)	55	Устойчив к высоким температурам и другим стрессам (Индия)

П р и м е ч а н и е . 1 – максимальное, 9 – минимальное соответствие.

совместимости (WCVs) позволяют получить фертильные гибриды между различными подвитами риса. Они обеспечивают нормальную как пыльцевую, так и колосковую фертильность гибридов. Однако они несут различные гены, определяющие озерненность гибрида. Это показывает более низкая, чем колосковая, пыльцевая фертильность некоторых гибридов сортов, несущих гены широкой совместимости (Malik, Khush, 1996). Одни гены влияют на стерильность женских гамет, другие – мужских, третьи приводят к невозможности объединения мужских и женских гамет. Примерами механизмов, приводящих к стерильности, могут стать нерастрескивание пыльников, несинхронное созревание гамет, несоответствующий рост

пыльцевых трубок (Liu *et al.*, 2004; Song *et al.*, 2005; Chen *et al.*, 2007; Imamura *et al.*, 2007).

В табл. 4 представлена локализация 8 генов широкой совместимости, наиболее часто встречающихся и определяющих значительное фенотипическое проявление признака, а также маркеры, которые можно использовать для маркерной интрогрессии вышеперечисленных генов WC.

Сорт Дулар признан одним из наиболее перспективных доноров генов широкой совместимости, так как несет несколько генов, ее определяющих: *S5*, *S7*, *S8*, *S9*, *S16*, *S17t*, *S31*, *S32t*, *ga 11*, *gal4* (Wan, 1996; Lu, 2000). Меньшее количество локусов WC несут Ketan Nangka (*S5*, *S15*, *S17(t)*) и N22 (*S5*, *S7*, *S8*, *S15*,

S16). В печати есть сообщения о наличии генов широкой совместимости в современных сортах, в том числе и сортах отечественной селекции (Zhao *et al.*, 2006; Jing *et al.*, 2007). Мы провели попытку идентификации таких сортов, для чего нами проведена гибридизация между образцами

отечественной селекции, относящимися к подвиду *japonica* (Хазар, Регул, Лиман, Славянец, Дружный, ВНИИР7679, ВНИИР7653 и т. д.), а также образцами подvida *indica* отечественной и зарубежной селекции. Родительские формы, гибридные комбинации которых показывали стерильность более 30 %, относили к формам, не обладающим генами широкой совместимости.

В анализ брали 20 растений гибрида и родительских форм.

Проведенный анализ озерненности гибридов между образцами российской и зарубежной селекции, относимыми к разным подвидам, показал их высокую пустозерность, что говорит об отсутствии генов широкой совместимости у изучаемых сортов (табл. 5.)

Проведено маркирование российских сортов риса и доноров генов широкой совместимости Дулар и Тайпей 309, N 22, Azusena, Моробери-

Таблица 4
Локализация 8 генов WC
и фланкирующие регион маркеры

Гены широкой совместимости	Фланкирующие SSR маркеры	Хромосома	Позиция на хромосомной карте (сМ)
<i>S₅</i>	RM 253 (3)	6	37
	RM 225		26,2
	RM 50 (4.2)		39,5
	RM 276 (2.8)		40,3
	RM 402		40,3
	RM 121		43,8
	RM 136 (7.8)		51,2
<i>S₈</i>	RM 412 (7.6)	6	142,4
	RM 176		142,4
	RM 141(4.8)		146,7
	RM103		146,7
<i>S₁₅</i>	RM 313	12	65,6
	RM 519		62,6
<i>S₁₉</i>	RM 422	3	205,4
	RM 571		205,4
	RM 520		191,6
	RM 416		191,6
	RM 293		193,4
	RM 467		200,3
<i>S18</i>	RM 536	11	55,1
	RM 202		54
	RM 260		61,7
<i>S₇</i>	RM 549	7	51,3
	RM 70		64,6
	RM 455		65,7
	RM 505		78,6
	RM 234		88,2
	RM 351		105,3
<i>S₉</i>	RM 119	4	76,1
	RM 177		80,5
	RM 273		94,4
	RM 241		106,2
<i>S₁₇</i>	RM 309	12	74,5
	RM 463		75,5

Таблица 5
Озерненность гибридов первого поколения
в гибридных комбинациях,
где родительские формы
принадлежат различным подвидам

Материнская форма	Опылитель	Пустозерность, %
Образец подвида		
Japonica	Indica	
Хазар	Олимпиада	50,90
Дружный	Олимпиада	65,10
ВНИИР 7679	Паритет	59,64
Донг Нонг 418	Стрелец	83,98
Vialone Nano	A/12 6205	58,27
Жемчуг	A/12 6206	54,5
Снежинка	KCL	30,59
Indica	Japonica	
A / 12 6205	Приморский	93,3
A / 12 6206	Аметист	40,0
A / 12 6205	Baldo	74,9
A / 12 6205	Атлант	41,2
A / 12 6205	Дончак	56,89
A / 12 6205	Лиман	32,04
A / 12 6205	Изумруд	89,7

Таблица 6

Маркирование российских сортов риса и доноров генов широкой совместимости
с использованием SSR маркеров, связанных с признаком

SSR маркер	Ассоциация с другими признаками	WC локус	Хромосома	Ожидаемый размер продукта	Наличие полиморфизма по локусу
RM 463	Устойчивость к высоким температурам, содержание амилозы	<i>S17</i>	12	192	п
RM 505		<i>S7</i>	7	199	п
RM 536		<i>S18</i>	11	243	п
RM 520		<i>S19</i>	3	247	п
RM 422		<i>S19</i>	3	385	п
RM 276		<i>S5</i>	6	149	п
RM 141	Устойчивость к холоду	<i>S8</i>	6	136	п
RM 241		<i>S9</i>	4	138	п
RM 313		<i>S15</i>	12	111	п
RM 234	Устойчивость к засухе	<i>S7</i>	7	156	п
RM 273		<i>S9</i>	4	55	п
RM 412		<i>S8</i>	6	198	п

Примечание. п – полиморфный, м – мономорфный.

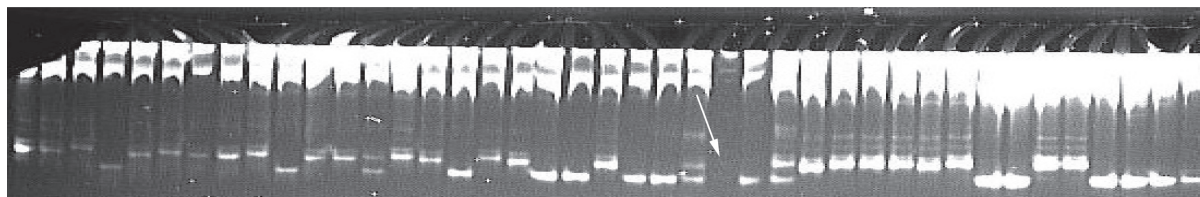


Рис. 2. Полиморфизм российских сортов и сортов доноров генов широкой совместимости выявляемый с использованием маркера RM 505, связанного с локусом *S7*.

Справа – 4 сорта донора генов WC (Мороберикан, N 22, Азусена, Дулар), далее 36 сортов российской и зарубежной селекции (слева – Ханкайский, Садко, Приморский, Лиман, Гарант, Павловский, Рапан, Новатор, Серпантин, Боярин, Регул, Янтарь, Жемчуг, Лидер, Хазар, Аметист, Нарцисс, Дружный, Спринт, Виола, Дальневосточный, Фонтан, Касун, Юпитер (стрелкой показан маркер молекулярного веса), Атлант, Курчанка, Факел, Снежинка, Анаит, Флагман, Изумруд, Нарцисс, IR 66, NSIC RC 158, IR 68897B, IR 73328B).

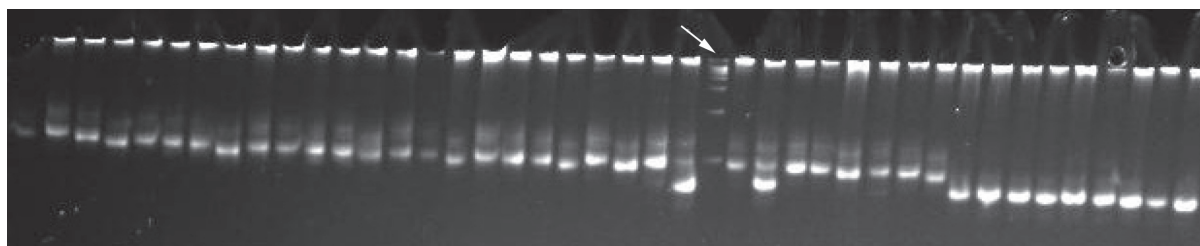


Рис. 3. Полиморфизм российских сортов и сортов доноров генов широкой совместимости, выявляемый с использованием маркера RM 412, связанного с локусом *S8*.

Справа – 5 сортов доноров генов WC (Мороберикан, N 22, Азусена, Дулар, Тайпей 309), далее 36 сортов российской и зарубежной селекции (Ханкайский, Садко, Приморский, Лиман, Гарант, Павловский, Рапан, Новатор, Серпантин, Боярин, Регул, Янтарь, Жемчуг, Лидер, Хазар, Аметист, Нарцисс, Дружный, Спринт, Виола, Дальневосточный, Фонтан, Касун, Юпитер (стрелкой показан маркер молекулярного веса), Атлант, Курчанка, Факел, Снежинка, Анаит, Флагман, Изумруд, Нарцисс, IR 66, NSIC RC 158, IR 68897B, IR 73328B).

кан с использованием SSR маркеров, связанных с признаком (табл. 6, рис. 2, 3). ДНК риса выделяли из этиолированных проростков и листьев с помощью STAB-метода в различных модификациях (Murray, Thompson, 1980). Постановку полимеразной цепной реакции (ПЦР) и визуализацию продуктов амплификации проводили по методике ИРРИ (Collard *et al.*, 2007).

С использованием маркера RM 505, связанного с локусом, определяющим гибридную стерильность *S7*, установлено, что все сорта российской селекции несут аллели (исключение 8 сортов: Лиман, Боярин, Аметист, Спринт, Виола, Фонтан, Касун, Атлант) с большим молекулярным весом, чем у сортов-доноров генов широкой совместимости.

Использование для молекулярного маркирования маркера RM 412, связанного с локусом *S8*, также позволило установить полиморфизм сортов российской селекции (за исключением сортов Юпитер и Курчанка, они несут аллели с большим молекулярным весом) и сортов-доноров генов широкой совместимости.

Выявленный полиморфизм изучаемых российских сортов с донорами генов, определяющих гибридную стерильность, позволяет использовать вышеперечисленные маркеры для маркерной интрогрессии генов *WC* в российские сорта. Сорта, несущие тот же аллель, что и доноры генов широкой совместимости по некоторым из исследуемых маркеров, в дальнейшем будут анализироваться с целью подтверждения наличия генов широкой совместимости.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа поддержана грантом РФФИ № 11-04-96534-р_юг_ц.

ЛИТЕРАТУРА

- Апрод А.Я., Колесников С.А. К вопросу о причинах засорения культурного риса дикими краснозерными формами // Тр. ВНИИ риса. Краснодар, 1971. Вып. 1. С. 41–45.
- Гончаров С.В., Гончарова Ю.К. Эффективность перекрестного опыления у риса с цитоплазматической мужской стерильностью // Современные проблемы генетики и селекции сельскохозяйственных растений. Одесса, 1991. С. 8–9.
- Гончарова Ю.К., Гончаров С.В. Изучение и использование дикорастущего африканского *Oryza longistaminata* в качестве донора признаков аллогамии в селекции культурного риса на гетерозис // Генетические ресурсы культурных растений: Матер. междунар. науч.-практ. конф. Санкт-Петербург, 2001. С. 253–255.
- Ляховкин А.Г. Происхождение и эволюция риса посевного // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. Л., 1987. Т. 100. С. 63–74.
- Ляховкин А.Г. Эколого-географическая классификация риса посевного // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. Л., 1980. Т. 69. Вып. 1. С. 82–86.
- Chen J.J., Ding J.H., Ouyang Y.D. *et al.* A triallelic system of *S5* is a major regulator of the reproductive barrier and compatibility of indica-japonica hybrids in rice // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2008. V. 105. P. 11436–11441.
- Chen L., Zhao Z., Liu X. *et al.* Marker-assisted breeding of a photoperiod-sensitive male sterile japonica rice with high cross-compatibility with indica rice // Mol. Breed. 2011. V. 27. P. 247–258.
- Chen R., Zhao X., Shao Z. *et al.* Rice UDP-glucose pyrophosphorylase1 is essential for pollen callose deposition and its cosuppression results in a new type of thermosensitive genic male sterility // Plant Cell. 2007. V. 19. P. 847–861.
- Collard B.C., Das A., Virk P.S., Mackill D.J. Evaluation of «quick and dirty» DNA extraction methods for marker-assisted selection in rice (*Oryza sativa* L.) // Plant Breeding. 2007. V. 126. P. 47–50.
- Danting L., Chen L., Jiang L. *et al.* Fine mapping of *S32(t)*, a new gene causing hybrid embryo sac sterility in a Chinese landrace rice (*Oryza sativa* L.) // Theor. Appl. Genet. 2007. V. 114. P. 515–524.
- Gontcharova I.K., Gontcharov S.V. Hybrid rice breeding in Russia // Hybrid rice for food security, poverty alleviation, and environmental protection / Eds S.S. Virmani, S.X. Mao, B. Hardy. Proc. 4th Intern. Symp. on Hybrid Rice. Los Banos (Philippines) P. Int. Rice Res. Inst. 2003. P. 321–328.
- Heuer S., Mizan K. Assessing hybrid sterility in *Oryza glaberrima* *O. sativa* hybrid progenies by PCR marker analysis and crossing with wide compatibility varieties // Theor. Appl. Genet. 2003. V. 107. P. 902–909.
- Ikehashi H., Araki H. Variety screening of compatibility types revealed in F1 fertility of distant cross in rice // Jpn. J. Breed. 1984. V. 34. P. 304–313.
- Ikehashi H., Araki H. Genetics of F1 sterility in remote crosses of rice // Rice Genet. Proc. of the Intern. Rice Genet. Symp., 27–31 May 1985. IRRI, P.O. Box 933, Manila, Philippines. 1986. P. 119–130.
- Ikehashi H., Wan J. Differentiation of alleles at seven loci for hybrid sterility in cultivated rice (*Oryza sativa* L.) // Rice Genet. Proc. of the Intern. Rice Genet. Symp., 16–20 October 1995, IRRI, Manila. 1996. P. 404–408.
- Imamura T., Kusano H., Kajigaya Y. *et al.* A rice dihydro-sphingosine C4 hydroxylase (DSH1) gene, which is abundantly expressed in the stigmas, vascular cells and apical meristem, may be involved in fertility // Plant Cell Physiol. 2007. V. 48. P. 1108–1120.
- Jing W., Zhang W., Jiang L. *et al.* Two novel loci for pollen sterility in hybrids between the weedy strain Ludao and the Japonica variety Akihikari of rice (*Oryza sativa* L.) // Theor. Appl. Genet. 2007. V. 114. P. 915–925.
- Koide Y., Ikenaga M., Sawamura N. *et al.* The evolution of sex-independent transmission ratio distortion involving multiple allelic interactions at a single locus in rice // Genetics. 2008. V. 180. P. 409–420.

- Li D., Chen L., Jiang L. *et al.* Fine mapping of *S32(t)*, a new gene causing hybrid embryo sac sterility in a Chinese landrace rice (*Oryza sativa* L.) // *Theor. Appl. Genet.* 2007. V. 114. P. 515–524.
- Li R., Chen Y., Wei Y. *et al.* Mapping of a wide compatibility locus in indica rice using SSR markers // *Mol. Breeding.* 2009. V. 24. P. 135–140.
- Liu A.M., Zhang Q.F., Li H.B. Location of a gene for wide compatibility in the RFLP linkage map // *Rice Genet. News.* 1992. V. 19. P. 134–136.
- Liu H.Y., Xu C.G., Zhang Q. Male and female gamete abortions, and reduced affinity between the uniting gametes as the causes for sterility in an indica/japonica hybrid in rice // *Sex Plant Rep.* 2004. V. 17. P. 55–62.
- Lu C., Takabatake K., Ikehashi H. Identification of segregation-distortion-neutral alleles to improve pollen fertility of *indica/japonica* hybrids in rice (*Oryza sativa* L.) // *Euphytica.* 2000. V. 113. P. 101–107.
- Malik S.S., Khush G.S. Identification of wide compatibility varieties (WCV's) and tagging of WC gene with isozyme markers // *Rice Genet. Newslett.* 1996. V. 13. P. 121–124.
- Murray M.G., Thompson W.F. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA // *Nucl. Acids Res.* 1980. V. 8. P. 4321.
- Ouyang Y.D., Chen J.J., Ding J.H. *et al.* Advances in the understanding of inter-subspecific hybrid sterility and wide-compatibility in rice // *Chinese Sci. Bull.* 2009. V. 54. P. 2332–2341.
- Qing J., Jufei L., Qing C. *et al.* Delimiting a rice wide-compatibility gene *S5n* to a 50 kb region // *Theor. Appl. Genet.* 2005. V. 111. P. 1495–1503.
- Qiu S., Kede L., Jiang J. *et al.* Delimitation of the rice wide compatibility gene *S5n* to a 40-kb DNA fragment // *Theor. Appl. Genet.* 2005. P. 111. P. 1080–1086.
- Sano Y. Genetic comparisons of chromosome 6 between wild and cultivated rice // *Jpn. J. Breed.* 1992. V. 42. P. 561–572.
- Sawamura N., Sano Y. Chromosomal location of gamete eliminator, *S11(t)*, found in an Indica-Japonica hybrid // *Rice Genet Newslett.* 1996. V. 13. P. 70–71.
- Song X., Qiu S.Q., Xu C.G. *et al.* Genetic dissection of embryo-sac fertility, pollen fertility and their contributions to spikelet fertility of an indica-japonica rice hybrid // *Theor. Appl. Genet.* 2005. V. 110. P. 205–211.
- Su J., Liu Y.G. Fine mapping and cloning of the gene *S-a* for F_1 pollen sterility in cultivated rice (*Oryza sativa* L.) // *Mol. Plant Breed.* 2003. V. 1. P. 757–758.
- Sundaram R.M., Sakthivel K., Hariprasad A.S. *et al.* Development and validation of a PCR-based functional marker system for the major wide-compatible gene locus *S5* in rice // *Mol. Breeding.* 2010. V. 26. P. 719–727.
- Taneichi T., Koide Y., Nishimoto D. *et al.* Hybrid sterility gene *S13* found in a distantly related rice species, *O. longistaminata* // *Genes Genet. Syst.* 2005. V. 80. P. 477.
- Wan J., Ikehashi H. Identification of a new locus *S-16* causing hybrid sterility in native rice varieties (*Oryza sativa* L.) from Tai-hu lake region and Yunnan Province // *China. Breed. Sci.* 1995. V. 45. P. 461–470.
- Wan J., Ikehashi H. List of hybrid sterility gene loci (HSGLi) in cultivated rice (*Oryza sativa* L.) // *Rice Genet. Newslett.* 1996. V. 13. P. 110–114.
- Wang C.L., Zhang Z.L., Tang S.Z., Shi J.D. Exploitation of heterosis between indica and japonica by three-line method. I. Differentiation between indica-japonica sterility and cytoplasmic male sterility // *Jiangsu J. Agr. Sci.* 1992. V. 8. P. 1–7.
- Wang G., He Q., Xu C., Zhang Q. Identification and confirmation of three neutral alleles conferring wide compatibility in inter-subspecific hybrids of rice (*Oryza sativa* L.) using near-isogenic lines // *Theor. Appl. Genet.* 2005. V. 111. P. 702–710.
- Wang G., He Q., Xu C. *et al.* Fine mapping of *f5-Du*, a gene conferring wide-compatibility for pollen fertility in inter-subspecific hybrids of rice (*Oryza sativa* L.) // *Theor. Appl. Genet.* 2006. V. 112. P. 382–387.
- Wang J., Liu K.D., Xu C.G. *et al.* The high level of wide compatibility of variety 'Dular' has a complex genetic basis // *Theor. Appl. Genet.* 1998. V. 97. P. 407–412.
- Wen J., Zhang W., Jiang L. *et al.* Two novel loci for pollen sterility in hybrids between the weedy strain Ludao and the *Japonica* variety Akihikari of rice (*Oryza sativa* L.) // *Theor. Appl. Genet.* 2007. V. 114. P. 915–925.
- Yuan L.P. Strategic hypotheses of breeding for hybrid rice // *Hybrid Rice.* 1987. V. 1. P. 1–3.
- Zhang G.Q., Lu Y.G. Genetics of F_1 pollen sterility in *Oryza sativa* // *IRRI, ed. Rice Genetics III. Manila. IRRI.* 1996. P. 418–422.
- Zhang Q., Zhou Z.Q., Yang G.P. *et al.* Molecular marker heterozygosity and hybrid performance in indica and japonica rice // *Theor. Appl. Genet.* 1996. V. 93. P. 1218–1224.
- Zhang X.H., Zhu X.D., Qian Q. *et al.* Mapping a new gene for wide compatibility of rice in relation to RFLP markers // *Chin. J. Rice Sci.* 1998. V. 12. P. 11–16.
- Zhao M.F., Li X.H., Yang J.B. *et al.* Relationship between molecular marker heterozygosity and hybrid performance in intra- and inter-subspecific crosses in rice // *Plant. Breed.* 1999. V. 118. P. 139–144.
- Zhao Z., Jiang L., Zhang W. *et al.* Fine mapping of *S31*, a gene responsible for hybrid embryo-sac abortion in rice (*Oryza sativa* L.) // *Planta.* 2007. V. 226. P. 1087–1096.
- Zhao Z., Wang C., Jiang L. *et al.* Identification of a new hybrid sterility gene in rice (*Oryza sativa* L.) // *Euphytica.* 2006. V. 151. P. 331–337.
- Zhuang C., Zhang G., Mei M. *et al.* Molecular mapping of the *Sa* locus for F_1 pollen sterility in cultivated rice (*Oryza sativa* L.) // *Acta. Genet. Sin.* 1999. V. 26. P. 213–218.

PERFORMANCE IMPROVEMENT IN INTERSUBSPECIFIC HYBRIDS OF RICE

J.K. Goncharova, E.M. Kharitonov

All-Russian Rice Research Institute, Krasnodar, Russia,
e-mail: serggontchar@mail.ru

Summary

It is known that heterotic hybrids surpass traditionally bred varieties in productivity by 30–40 %; moreover, they are often more adaptive, resistant to diseases, and able to produce a stable yield. The possibility of raising intersubspecific rice hybrids is discussed. Particular attention is given to localization of wide compatibility (WC) genes in the rice genome and prospects of using molecular markers for introgression of WC genes into Russian varieties. Analysis of hybrid sterility in several Russia-bred varieties has revealed no WC genes, defining large seed sets of hybrids.

Key words: rice, heterosis, hybrid, wild compatibility genes (WC), subspecies japonica, indica.