

УСТОЙЧИВОСТЬ УДВОЕННЫХ ГАПЛОИДОВ РИСА *Oryza sativa* L. ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ СЕЛЕКЦИИ К ПОЛЕГАНИЮ

М.В. Илюшко, кандидат биологических наук,
М.В. Ромашова, кандидат сельскохозяйственных наук, С.С. Гученко

Федеральный научный центр агrobiотехнологий Дальнего Востока имени А.К. Чайки,
692539, Приморский край, Уссурийск, пос. Тимирязевский, ул. Воложенина, 30
E-mail: ilyushkoiris@mail.ru

Изучали фенотипическую изменчивость андрогенных линий удвоенных гаплоидов (DH) риса Oryza sativa L., предназначенных для селекции на устойчивость к полеганию. Исследованные линии получали с использованием гаплоидной технологии в культуре in vitro из гибридов F₂ комбинаций Китаец×(ВНИИР23×Kenzo) – К×В×К (растения № 26 и № 28) и Дон 4237×(Szorvasii 70×Хейлундзян) – Д×З×Х (растение № 8). Стандартом служил сорт Приморский 29. В 2020 г. линии DH и родительские формы выращивали в условиях культуральной комнаты в пластиковых стаканах, наполненных почвой (температура 25 °С, освещенность 5000 лкс, день 16 ч). В 2021 г. семенное потомство предыдущего года высевали на вегетационной площадке в сосудах площадью 1,54 м², наполненных полевой почвой. Каждый образец высевали в 2 ряда, по 25 растений в каждом. По результатам дисперсионного анализа линии DH и родительские формы различались между собой по всем признакам в оба года исследований (p<0,018). Масса зерна метелки возрастала при увеличении диаметра соломины, что отражала средняя корреляционная связь между этими признаками (r=0,63, p<0,05). Линии DH превосходили родительские формы по диаметру соломины на 0,67...1,24 мм, контрольный сорт Приморский 29 – на 0,06...0,61 мм, по индексу ее прочности – на 25...50 %. При этом у большинства изученных линий сохранилась продуктивность метелки на уровне контроля (0,9...1,2 г). Одна линия превысила родительские формы и контрольный сорт по числу зерен на 11,1...16,4 шт. и массе зерна главной метелки на 0,5...0,7 г. От одной из родительских форм линиям DH передана скороспелость. Созданные линии удвоенных гаплоидов целесообразно использовать в селекции риса O. sativa на устойчивость к полеганию.

RESISTANCE OF RICE ORYZA SATIVA L. DOUBLED HAPLOIDS TO LODGING FOR THE FAR EASTERN BREEDING

M.V. Ilyushko, M.V. Romashova, S.S. Guchenko

Chaika Federal Scientific Center for Agrobiotechnology of the Far East,
692539, Primorskii krai, Ussuriisk, pos. Timiryazevskii, ul. Volozhenina, 30
E-mail: ilyushkoiris@mail.ru

The phenotypic variability of rice Oryza sativa L. androgenic doubled haploids lines (DH), intended for lodging resistance breeding, was studied. The lines used were obtained from F₂ hybrids of the combinations Kitaets×(VNIIR23×Kenzo) – K×V×K (plants No. 26 and No. 28) and Don 4237× (Szorvasii 70× Heilunjiang) – D×Z×H (plant No. 8). Variety Primorsky 29 served as the standard. In 2020, DH lines and parental forms were grown under the conditions of a culture room in plastic cups filled with soil (temperature 25 °C, illumination 5000 lux, day 16 hours). In 2021 the seed offspring of the previous year were sown on the growing area in vessels 360×60 cm in size, 0.65 m³ in volume, filled with field soil. Each sample was sown in two rows, 25 plants per row. According to the ANOVA results, the DH lines and parental forms differed from each other in all characteristics in both years (p<0.018). The panicle grain mass rises with an increasing culm diameter, which is appeared in the average correlation of these features (r=0.63, p<0.05). The use of haploid technology anther culture in vitro made it possible to obtain the DH lines exceeded the parental forms by 0.67–1.24 mm and the control variety Primorsky 29 by 0.06–0.61 mm in diameter and straw strength index by 25–50%. At the same time, the productivity of the panicle remained at the control level (0.9–1.2 g) in most of the studied lines. One line exceeded the number of grains by 11.1–16.4 pcs. and the mass of grain of the main panicle per 0.5–0.7 g parental forms and control variety. Early maturity was transferred from one of the parental forms to the DH lines. A number of doubled haploids lines have been created for rice O. sativa breeding for lodging resistance, which is necessary for the Far Eastern rice cultivation.

Ключевые слова: рис (*Oryza sativa* L.), удвоенные гаплоиды, устойчивость к полеганию

Key words: *Oryza sativa*, doubled haploids, lodging resistance

Создание полукарликовых форм, несущих ген *sd-1*, с нарушенным биосинтезом гиббереллина, сыграло огромную роль в скачкообразном повышении урожайности риса *Oryza sativa* L. в середине прошлого века. Их появление позволило применять повышенные дозы минеральных удобрений, сохраняя устойчивость растений к полеганию [1, 2, 3]. Современный уровень агротехнологий несколько изменил направление селекционных исследований. Повышению урожайности риса должно способствовать не столько применение удобрений, сколько использование растений иного типа с листьями с высоким фотосинтетическим потенциалом, зеленой фотосинтезирующей осью метелки до окончания созревания, значительно более мощной корневой системой,

высокой поглотительной способностью растворенных минеральных элементов [4, 5, 6]. Одним из необходимых требований к сортам риса остается устойчивость к полеганию [7]. В целом «супер рис» («super-rice») может сочетать высокие урожайность и качество зерна только будучи сбалансированным по множеству показателей («rational design») [8].

Сравнение полукарликовых устойчивых к полеганию растений риса, обладающих геном *sd-1*, с формами несущими иные гены, ответственными за этот признак, по показателям продуктивности на высоком агрофоне оказалось в пользу растений нормальной высоты. К тому же сорта, обладающие геном *sd-1*, плохо адаптируются к изменениям окружающей среды [9]. За устойчивость

к полеганию, кроме этого гена, отвечают локусы количественных признаков *IPA1* и *SCM2* с плейотропным эффектом, обнаруженные разными группами японских и китайских ученых в южных районах выращивания риса в Китае [10, 11]. Устойчивость к полеганию обеспечивается прочностью соломины, которая в свою очередь обусловлена ее диаметром, толщиной стенок и химическим составом в фазе молочно-восковой спелости [12, 13, 14].

Для дальневосточного региона России актуальна проблема полегания риса. Сорт риса Приморский 29, который используют в качестве контроля в конкурсном сортоиспытании, склонен к полеганию. Большинство других сортов так же обладают этим недостатком. Нарращивание продуктивности отдельного растения с использованием современных селекционных методов невозможно без усиления прочности соломы. Кроме того, повышение устойчивости к полеганию облегчает механизированную уборку урожая. Гаплоидные технологии в культуре *in vitro* позволяют в течение одного поколения перевести гибриды в гомозиготные удвоенные гаплоиды (DH), ускоряя селекционный процесс, поэтому широко используются в селекции риса во всем мире [15].

Цель исследования – провести сравнительную оценку андрогенных линий удвоенных гаплоидов риса *Oryza sativa* L. по показателям продуктивности и прочности соломы.

Методика. В работе использовали 14 линий удвоенных гаплоидов риса *O. sativa* DH, полученных методом культуры пыльников *in vitro* из гибридов F₂ комбинаций Китаец×(ВНИИР23×Kenzo) – К×В×К (растения № 26 и № 28) и Дон 4237×(Szorvasii 70×Хейлундзян) – Д×З×Х (растение № 8). Гибриды ВНИИР23×Kenzo – В×К и Szorvasii 70×Хейлундзян – Sz×X, сорт Дон 4237 – Д4237, линия Китаец – К поддерживаются в коллекции более 10 лет. Родительские формы характеризуются следующими показателями в условиях Приморского края: В×К – скороспелый, низкорослый гибрид с мел-

кой безостой зерновкой, благодаря полукарликовости не полегает, Sz×X – позднеспелый, остистый гибрид с крупной зерновкой, Дон 4237 – безостый позднеспелый сорт, устойчив к полеганию, Китаец – безостый среднеспелый, соломина тонкая. В качестве контроля был выбран склонный к полеганию районированный сорт Приморский 29, используемый в качестве стандарта в Госсортоиспытании.

В 2020 г. линии удвоенных гаплоидов и родительские формы выращивали в условиях культуральной комнаты (искусственные условия) в пластиковых стаканах, наполненных почвой, при температуре 25 °С, освещенности 5000 лкс, режиме освещения – 16 ч. В каждом пластиковом стакане располагали одно растение. Слой воды создавали после наступления фазы трех листьев.

В 2021 г. семенное потомство предыдущего года высевали 21 мая на вегетационной площадке в сосудах размером 360×60 см, объемом 0,65 м³, наполненных почвой. Каждый образец высевали в два ряда с междурядьями 15 см, по 25 растений в рядке в однократной повторности. Для вегетационных опытов использовали почву характерную для рисовых полей – лугово-бурую с тяжелым механическим составом. Содержание органического вещества 5,1 % (ГОСТ 26213-92), подвижных форм фосфора и калия – 28,0 мг/кг и 132,0 мг/кг почвы соответственно (ГОСТ Р 54650–2011), легкогидролизуемого азота – 61,5 мг/кг (ГОСТ 26483-85), рН солевой вытяжки – 5,1.

Режим орошения – укороченное затопление. Метеоусловия в период выращивания изучаемых образцов на вегетационной площадке соответствовали биологическим требованиям культуры, превышая среднемноголетние данные региона на 0,7...1,8 °С. Определяли следующие биометрические показатели: высота растений (см), длина метелки (см), число и масса главной метелки (шт., г), фертильность (%), диаметр соломины главного побега в фазе восковой спелости на высоте 10 см (в 2021 г.),

Табл. 1. Характеристика удвоенных гаплоидов (DH) риса *Oryza sativa* L., выращенных в условиях культуральной комнаты

Исходный гибрид, родительская форма	Номер DH	Фенотипический признак						
		высота растения, см	длина метелки, см	число зерен метелки, шт.	фертильность, %	масса зерна метелки, г	диаметр соломины, мм	индекс прочности соломины
К×В×К (26)	152	63,3	13,3*/**	18,8	72,6	0,5	1,3	0,017**
	154	56,8	11,3	20,5	73,6	0,6	1,7	0,019*/**
	158	65,5	13,4*/**	15,5	67,4	0,4	1,3	0,014
	168	69,0*	14,3*/**	19,4	72,1	0,6	1,4	0,015
	169	66,0*	14,4*/**	17,0	60,4	0,5	1,6	0,015
К×В×К (28)	44	62,9	14,0*/**	21,5	65,9	0,6	2,5	0,017
	45	62,0	13,8*/**	23,1	69,7	0,6	1,9	0,018* **
	46	65,4	14,0*/**	17,9	66,4	0,5	1,5	0,017**
	38	49,5	10,8	20,7	54,7	0,5	2,2	0,021*/**
Китаец	–	62,4	12,4	24,5	82,4	0,6	1,9	0,014
ВНИИР3223×Kenzo	–	58,7	11,1	27,1	66,0	0,6	1,9	0,014
Д×S×X	208	51,1	11,4	19,3	52,5	0,5	1,9	0,019*/**
	209	62,3	16,4*/**	18,2	58,0	0,5	1,4	0,018*/**
	213	60,3	15,8*/**	22,9	68,1	0,6*	1,5	0,016
	214	57,4	13,3**	19,6	77,5	0,5	1,9	0,016
	216	60,6	15,5*/**	18,1	66,2	0,5	2,0	0,015
Дон4237	–	63,2	14,2	29,7	69,7	0,6	1,9	0,014
Szorvasii70×Хейлундзян	–	64,3	12,4	17,9	67,7	0,5	1,8	0,016
Приморский 29 (стандарт)		67,0	11,1	24,9	82,3	0,6	1,9	0,013

*превышение DH над родительской формой при p<0,05; **превышение DH над стандартом при p<0,05.

диаметр соломины главного побега в воздушно сухом состоянии (мм), масса соломы в воздушно сухом состоянии при влажности 15 %. Индекс прочности соломы I_c рассчитывали по формуле, представленной в работе [16], при оценке придерживались следующей шкалы: до 0,11 ед. – слабая полегающая, до 0,13 ед. – средней прочности, 0,16 ед. и выше – прочная [16].

Объем выборки каждого образца в каждый год исследования составлял 14...15 растений. Сравнительную оценку линий ДН с родительскими формами и контролем проводили методом дисперсионного анализа с использованием программы Statistica 10.

Результаты и обсуждение. По результатам дисперсионного анализа линии удвоенных гаплоидов и родительские формы различались между собой по всем признакам как в 2020 г., так и в 2021 г. при $p < 0,018$.

В искусственных условиях выращивания по показателям продуктивности родительскую форму превзошла только линия ДН 213 с массой зерна выше, чем у Sz×X, на 0,1 г. Линии 168 и 169 оказались более высокорослыми, чем родительские формы, на 2,0...3,3 см. Самый низкий индекс прочности соломины отмечен у растений сорта Приморский 29 – 0,013 (соломина средней прочности), превосходили стандарт и/или родительскую форму по величине этого показателя 7 линий ДН (соломина прочная). Достоверных различий между сравниваемыми образцами по диаметру соломины не наблюдали (табл. 1).

В естественных условиях выращивания ДН гибридной комбинации К×В×К оказались более высокорослыми, чем родительский гибрид В×К, на 13,8...31,6 см, а по сравнению с Приморским 29 – на 4,0...16,2 см. Масса зерна у растений линии 152 была достоверно больше, чем у родительских форм и стандарта, на 0,5...0,7 г. Превосходили родительские формы по диаметру соломины линии ДН 168, 44, 45 и 46, у которых он достигал 3,0...3,2 мм, по индексу прочности соломины – ДН 152,

168, 38 и 44 с величиной этого показателя 0,020...0,021. Достоверных различий со стандартом по этим двум признакам не наблюдали (табл. 2). Масса зерна главной метелки коррелировала с диаметром соломины ($r=0,63$, $p < 0,05$).

На прочность соломины оказывают влияние условия выращивания. Сорт Приморский 29 в искусственных условиях показал себя как среднерослый (средняя высота растений 67,0 см) со среднепрочной соломиной ($I_c=0,013$), в то время как на вегетационной площадке его высота составила 55,7 см, а I_c достоверно ($p < 0,04$) увеличился до 0,016 (соломина прочная). Поскольку индекс прочности соломины – величина обратная высоте растения, такую картину можно было бы считать закономерной. Однако линия удвоенных гаплоидов 152 на вегетационной площадке оказалась более высокорослой (71,9 см) при увеличении прочности соломины до 0,020 (различия достоверны при $p < 0,002$). Таким образом, I_c в большей степени зависит от массы соломины растения, то есть ее сухого вещества. Известен ряд веществ, которые обуславливают прочность соломины риса. Так, для лигнинового синтеза необходим кремнезем [13], содержание которого в шелухе зерновки его выше, чем в соломе [17]. Физическая прочность положительно и высокозначимо коррелирует с общим содержанием калия и кремния в стебле в период налива зерна, а также с общим количеством растворимых сахаров в стебле в фазе молочной спелости и в период полного созревания [13]. У сорта Приморский 29 при естественном освещении I_c соответствовал значениям прочной соломины – 0,016. Тем не менее, по визуальной оценке в нижнем узле стебля произошел изгиб порядка 30° даже в условиях вегетационной площадки при высокой освещенности стеблестоя (рис. 1).

В полевых условиях на Дальнем Востоке России принята технология посева риса с междурядьями 15 см и нормой высева 7 мл шт. семян на 1 га [18]. При такой

Табл. 2. Характеристика удвоенных гаплоидов (ДН) риса *Oryza sativa* L., выращенных на вегетационной площадке

Исходный гибрид, родительская форма	Номер ДН	Фенотипический признак						
		высота растения, см	длина метелки, см	число зерен метелки, шт.	фертильность, %	масса зерна метелки, г	диаметр соломины, мм	индекс прочности соломины
К×В×К (26)	152	71,9*/**	16,8*/**	50,1**	80,8	1,6*/**	3,0	0,020*
	154	54,5*	13,3*	34,1	88,2	1,1	2,3	0,014
	158	54,1*	13,2*	28,3	79,9	0,9	2,7	0,017
	168	65,6*/**	14,3*/**	36,9	76,2	1,1	3,1*	0,020*
	169	62,4*	13,8*/**	29,1	76,0	0,9	2,9	0,017
К×В×К (28)	44	64,0*	15,8*/**	37,5	75,0	1,2	3,2*	0,021*
	45	60,1*	15,3*/**	28,3	70,3	0,9	3,1*	0,017
	46	62,1*	16,2*/**	35,5	73,7	1,1	3,0*	0,017
	38	59,7**	14,1	35,7	80,5	0,7	2,6	0,021*
Китаец	–	63,6	12,8	39,0	92,4	1,1	2,9	0,014
ВНИИР3223×Kenzo	–	40,3	10,1	33,7	83,7	0,9	2,2	0,014
Д×S×X	208	51,6	12,5	38,2	79,0	1,0	2,4	0,015
	209	62,6	14,9**	33,7	73,0	1,1	2,7	0,020
	213	60,9	14,9**	31,3	77,3	0,9	2,7	0,017
	214	57,2	14,9**	36,3	92,2*	1,2	2,8	0,016
	216	64,2	16,1*/**	32,3	81,5	1,0	2,8	0,016
Дон4237	–	61,6	12,6	39,8	80,6	0,8	3,2	0,017
Szorvasi70×Хейлульдзян	–	69,4	15,1	49,7	89,9	1,6	3,1	0,018
Приморский 29 (стандарт)	–	55,7	11,5	33,9	87,8	1,0	2,8	0,016

*превышение ДН над родительской формой при $p < 0,05$; **превышение ДН над стандартом при $p < 0,05$.



Рис. 1. Первое междоузлие соломины риса *Oryza sativa* L. линий удвоенных гаплоидов 209, 169, 46 и сорта Приморский 29 (сверху вниз) в фазе восковой спелости, выращенных на вегетационной площадке.

густоте стояния происходит затенение нижнего яруса и значительное полегание растений риса сорта Приморский 29 и некоторых других сортов (Дальневосточный, Приозерный 61, Дарий 23, Ханкайский 52). Линии удвоенных гаплоидов сохраняли прочность соломины и в условиях культуральной комнаты, и на вегетационной площадке (см. табл. 1, 2). Механическая прочность соломины во многом зависит от содержания калия, кремния и целлюлозы в период созревания зерна [13]. Вероятно, накопление этих элементов в растениях линий удвоенных гаплоидов не зависит от условий выращивания, что можно наблюдать визуально (см. рис. 1) и в виде более высоких значений I_c (см. табл. 1, 2).

Сравнение удвоенных гаплоидов с родительскими формами показало, что при искусственном освещении пять линий ДН обладали высокопрочной соломиной ($I_c=0,018...0,021$) и превзошли родительские формы по величине индекса прочности. При этом диаметр соломины у всех находился на уровне 1,3...2,5 мм без достоверных различий (см. табл. 1). На вегетационной площадке произошло четкое разделение ДН на две группы (см. табл. 2). В первую попали ДН, полученные из гибрида Д×3×Х, которые сохранили высоту, продуктивность, диаметр и индекс прочности соломины на уровне родительских форм. От сорта Д4237 им передалась устойчивость к полеганию и безостость, от Sz×Х – тенденция к увеличению массы зерновки, по сравнению с Д4237. Большинство удвоенных гаплоидов гибрида К×В×К превзошли родительские формы по высоте растения на 13,8...31,6 см и длине метелки на 3,7...6,7 см, у четырех ДН линий диаметр стебля был больше, чем у стандарта и родительских форм, на 0,1...1,0 мм (3,0...3,2 мм), а индекс прочности соломины выше, чем у родительских форм, на 43...50% ($I_c=0,020...0,021$). Линия 152 превзошла по продуктивности метелки стандарт на 0,6 г, родительскую форму – на 0,7 г. Ранее мы изучали линии этих удвоенных гаплоидов, которые сохранили свои характеристики прочности соломины, в поколении ДН, [16]. В условиях 2021 г. они оказались менее продуктивными, чем в предыдущем эксперименте (см. табл. 2). Избыточно жаркое лето, особенно в период цветения риса, снизило завязываемость семян.

Различия в диаметре соломины в большей степени отразились на срезе второго междоузлия в фазе восковой спелости (рис. 2 а, б). G. R. Merugumala et al. [13] указывают на закладку прочностных характеристик стебля в фазе

начала созревания зерна в зависимости от метаболизма калия, кремния и углеводов. Восемь линий ДН гибридной комбинации К×В×К превзошли родительские формы по диаметру соломины на 0,67...1,24 мм, у двух из них величина этого показателя была больше, чем у стандартного сорта Приморский 29.

Это свидетельствует о закрепившейся положительной трансгрессии удвоенных гаплоидов обеих гибридов комбинации К×В×К по морфологическим показателям и элементам продуктивности, которые при этом сохранили скороспелость от родительских форм.

Наличие у вида *O. sativa* ряда генов устойчивости к полеганию – *sd-1*, *IPA1* и *SCM2* [3, 11, 13] свидетельствует о наличии их в вариабельной части пангенома. Не известно какие из них присутствуют у родительских форм удвоенных гаплоидов, хотя можно предположить наличие *sd-1* у полукарликового гибрида В×К. Все три локуса проявляют плейотропный эффект [3, 11, 13] с множественным влиянием на агрономически важные признаки растения риса [19]. Кроме того, ответственным за устойчивость к полеганию у дальневосточных форм риса *O. sativa* может оказаться новый, еще не идентифицированный, ген. Так или иначе, взаимодействие генотипов формы Kitaez и гибрида В×К привело к усилению прочностных характеристик соломины ряда линий ДН и продуктивности одной линии ДН.

Увеличение продуктивности растения риса возможно при сбалансированном изменении его морфотипа [4, 8].

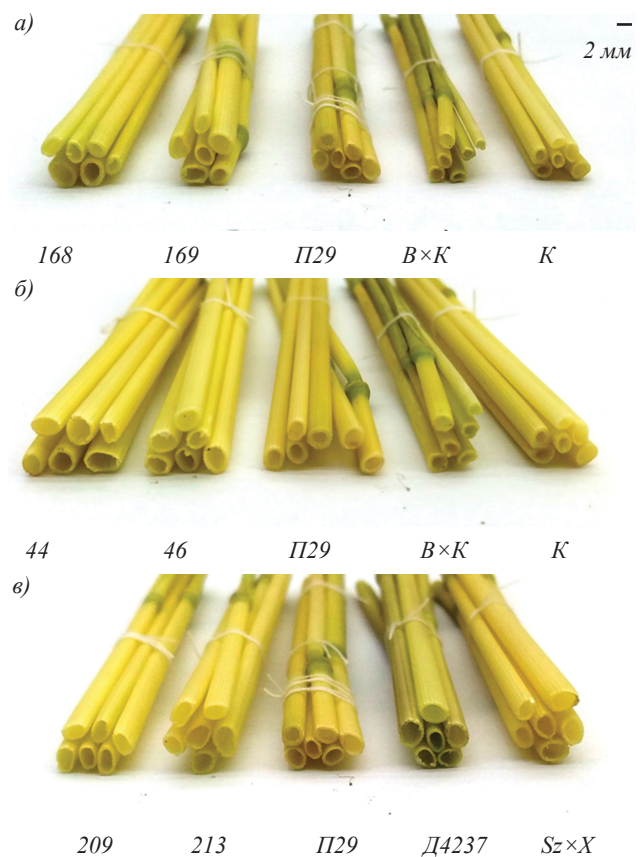


Рис. 2. Срез второго междоузлия соломины риса *Oryza sativa* L. в фазе восковой спелости: а – линии удвоенных гаплоидов риса гибрида К×В×К(26) и родительские формы; б – линии удвоенных гаплоидов риса гибрида К×В×К(28) и родительские формы; в – линии удвоенных гаплоидов риса гибрида Д×S×Х и родительские формы, выращенные на вегетационной площадке.

При этом, с одной стороны, желательна трата ресурсов растения на зерновую часть урожая, с другой, соломина должна быть достаточно прочной для нахождения в вертикальном положении до самой уборки.

Выводы. Увеличение элементов продуктивности метелки риса *O. sativa* необходимо проводить одновременно с повышением прочностных характеристик стебля растений. С использованием гаплоидной технологии в культуре *in vitro* удалось получить линии, превосходящие родительские формы и контрольный сорт Приморский 29 по диаметру соломины на 0,67...1,24 мм (3,14...3,71 мм), индексу прочности соломины – на 25...50 % ($I_c=0,020...0,021$). При этом продуктивность метелки у большинства изученных линий сохранилась на уровне стандарта. Линия 152 превзошла сорт Приморский 29 по числу зерен на 16,2 шт., родительские формы и стандартный сорт по массе зерна главной метелки – на 0,6...0,7 г. Абсолютные величины этих показателей у нее составляли соответственно 50,1 шт. и 1,6 г. От одной из родительских форм (ВНИИР3223×Kenzo) линиям удвоенных гаплоидов передалась скороспелость. Таким образом, создан ряд линий для селекции риса *O. sativa* на устойчивость к полеганию, необходимую для дальневосточного рисосеяния.

Литература.

1. *Genealogy of the «green revolution» gene in rice / H. Nagano, K. Onishi, M. Ogasawara, et al. // Genes. Genet. Syst. 2005. Vol. 80. P. 351–356. doi: 10.1266/ggs.80.351.*
2. *QTL-seq-based genetic analysis identifies a major genomic region governing dwarfness in rice (Oryza sativa L.) / G. Kadambari, L. R. Vemireddy, A. Srividhya, et al. // Plant. Cell. Reports. 2018. Vol. 37. P. 677–687. doi: 10.1007/s00299-018-2260-2.*
3. *Three genetic systems controlling growth, development and productivity of rice (Oryza sativa L.): a reevaluation of the «green revolution» / F. Zhang, Y.-Z. Jiang, S.-B. Yu., et al. // Theor. Appl. Genet. 2013. Vol. 126. P. 1011–1024. doi: 10.1007/s00122-012-2033-1.*
4. *Deep rooting conferred by DEEPER ROOTING1 enhances rice yield in paddy fields / Y. Arai-Sanoh, T. Takai, S. Yashinaga, et al. // Sci. Rep. 2014. Vol. 4. Article 5563. URL: <https://www.nature.com/articles/srep05563> (дата обращения: 21.05.2022). doi: 10.1038/srep05563.*
5. *Valluru R., Reynolds M. P., Salse J. Genetic and molecular bases of yield-associated traits: a translational biology approach between rice and wheat // Theor. Appl. Genet. 2014. Vol. 127. P. 1463–1489. doi: 10.1007/s00122-014-2332-9.*
6. *Гончарова Ю. К., Гончаров С. В., Чичарова Е. Е. Локализация хромосомных регионов, определяющих эффективность фотосинтеза у российских сортов риса // Генетика. 2018. Т. 54. № 7. С. 785–794. doi: 10.1134/S0016675818070032.*
7. *Development and validation of allele-specific SNP/indel markers for eight yield-enhancing genes using whole-genome sequencing strategy to increase yield potential of rice Oryza sativa L. / S. Kim, J. Ramos, M. Ashikari, et al. // Rice. 2016. Vol. 9. Article 12. URL: <https://thericejournal.springeropen.com/articles/10.1186/s12284-016-0084-7> (дата обращения: 26.05.2022). doi: 10.1186/s12284-016-0084-7.*
8. *Rational design of high-yield and superior-quality rice / D. Zeng, Z. Tian, Y. Rao, et al. // Nature Plants. 2017. Vol. 3. Article 17031. URL: <https://www.nature.com/articles/nplants201731> (дата обращения: 18.12.2021). doi: 10.1038/nplants.2017.31.*
9. *Effect of rice breeding process on improvement of yield and quality in China / F. Cheng, X. Quan, X. Zhenjin, et al. // Rice Sci. 2020. Vol. 27. No. 5. P. 363–367. doi: 10.1016/j.rsci.2019.12.009.*
10. *Isolation of a novel lodging resistance QTL gene involved in strigolactone signaling and its pyramiding with aQTL gene involved in another mechanism / K. Yano, T. Ookawa, K. Aya, et al. // Molecular Plant. 2015. Vol. 8. P. 303–314. doi: 10.1016/j.molp.2014.10.009.*
11. *Genome-wide binding analysis of the transcription activator IDEAL PLANT ARCHITECTURE1 reveals a complex network regulating rice plant architecture / Z. Lu, H. Yu, G. Xiong, et al. // Plant Cell. 2013. Vol. 25. P. 3743–3759. doi: 10.1105/tpc.113.113639.*
12. *Regulation of OsSPL14 by OsmiR156 defines ideal plant architecture in rice / Y. Jiao, Y. Wang, D. Xue, et al. // Nature Genetics. 2010. Vol. 42. No. 6. P. 541–545. doi: 10.1038/ng.591.*
13. *Molecular breeding of «Swarna», a mega rice variety for lodging resistance / G. R. Merugumala, P. V. Satyanarayana, N. Chamundeswari, et al. // Mol. Breeding. 2019. Vol. 39. Article 55. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11032-019-0961-z> (дата обращения: 11.11.2021). doi: 10.1007/s11032-019-0961-z.*
14. *Morphological and molecular characterization of new plant type core set for yield and culm strength traits in rice (Oryza sativa L.) / R. Bagudam, K. B. Eswari, J. Badri, et al. // J. Plant Biochem. Biotechnol. 2021. Vol. 30. P. 233–242. doi: 10.1007/s13562-020-00581-w.*
15. *Sarao N. K., Gosal S. S. In vitro androgenesis for accelerated breeding in rice // Biotechnologies of crop improvement. Springer, Cham. Springer International Publishing AG, Switzerland, 2018. Vol. 1. P. 407–435. doi: 10.1007/978-3-319-78283-6.*
16. *Илюшко М. В., Гученко С. С., Ромашова М. В. Внутрикалусная и межкалусная морфологическая изменчивость удвоенных гаплоидов риса, полученных андрогенезе in vitro // Российская сельскохозяйственная наука, 2020. № 6. С. 11–15. doi: 10.31857/2500262720060034.*
17. *Dependence of porosity of amorphous silicon dioxide prepared from rice straw on plant variety / L. A. Zhemnukhova, A. E. Panasenko, A. A. Artem yanov, et al. // BioResources. 2015. Vol. 10. No. 2. P. 3713–3723. doi: 10.15376/biores.10.2.3713-3723.*
18. *Гученко С. С., Борзаница А. А., Бельская Н. Г. Оценка селекционных образцов риса конкурсного сортоиспытания в условиях Приморского края // Дальневосточный аграрный вестник. 2021. Т. 4. № 60. С. 40–46. doi: 10.24412/1999-6837-2021-4-40-45.*
19. *Гены сельскохозяйственных растений, модифицированные с помощью системы CRISPR/Cas / А. М. Короткова, С. В. Герасимова, В. К. Шумный и др. // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017. Т. 21. № 2. С. 250–258. doi: 10.18699/VJ17.244.*

Поступила в редакцию 11.07.2022

После доработки 21.02.2023

Принята к публикации 15.03.2023