УДК 633.18:631.559 **DOI: 10.31367/2079-8725-2021-76-4-15-22**

СЕЛЕКЦИЯ СУХОДОЛЬНОГО РИСА НА ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ (ОБЗОР)

П.И. Костылев, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории селекции и семеноводства риса, ORCID ID: 0000-0002-4371-6848;
А.В. Аксенов, агроном лаборатории селекции и семеноводства риса,
ORCID ID: 0000-0002-6641-878X
ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской»,
347740, Ростовская обл., г. Зерноград, Научный городок, 3, e-mail: vniizk30@mail.ru

Суходольный рис, выращиваемый рисоводами, является самой низкопродуктивной системой производства риса. Стресс от засухи является наиболее серьезным абиотическим ограничением для суходольного риса. Повышение продуктивности риса в таких экосистемах имеет большое значение для удовлетворения потребностей населения в продовольственной безопасности риса. В этом контексте разведение засухоустойчивого риса становится все более важной задачей. Многочисленные второстепенные признаки были предложены, чтобы помочь селекционерам растений в их отборе, но большинство из этих признаков не используется в селекции, поскольку они не практичны для селекционных целей, демонстрируют низкую наследуемость или не очень коррелируют с урожайностью зерна. Было показано, что стандартизация скрининга засухи повышает наследуемость урожая при стрессе до значений, аналогичных полученным для урожая в хорошо обводненных условиях. В настоящее время доказано, что засухоустойчивые сорта могут быть выведены путем прямого отбора по урожайности в стрессовых условиях. В настоящее время у риса идентифицировано много локусов количественных признаков (QTL) засухоустойчивости, но лишь немногие из них пригодны для использования в маркерной селекции. Однако выявленные гены большой устойчивости к засухе можно эффективно использовать в селекции на засухоустойчивость. Использование молекулярных маркеров позволит повысить результативность селекционной работы. В обзоре кратко рассматриваются значение риса, его различные производственные системы, а также влияние стресса от засухи на производство риса. Обсуждаются физиологические механизмы, способствующие поддержанию урожайности зерна в условиях засухи, а также анализируются методы селекции для повышения засухоустойчивости.

Ключевые слова: *суходольный рис, засуха, маркер, селекция.*

Для цитирования: *Костылев П.И., Аксенов А.В. Селекция суходольного риса на засухоустойчивость (обзор) // Зерновое хозяйство России. 2021. № 4(76). С. 15–22. DOI: 10.31367/2079-8725-2021-76-4-15-22.*

(cc) BY

UPLAND RICE BREEDING FOR DROUGHT TOLERANCE (REVIEW)

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;
A.V. Aksenov, agronomist of the laboratory for rice breeding and seed production,
ORCID ID: 0000-0002-6641-878X
Agricultural Research Center "Donskoy",
347740, Rostov region, Zernograd, Nauchny Gorodok, 3, e-mail: vniizk30@mail.ru

Upland rice grown by rice farmers is having the lowest productivity in the rice production system. Drought stress is the most severe abiotic constraint for upland rice. The improvement of rice productivity in such ecosystems is essential to meet the food security needs of the population. Therefore, the cultivation of drought tolerant rice is becoming an increasingly important task. Numerous minor traits have been proposed to assist plant breeders in their selection, but most of these traits are not used in breeding because they are not practical for breeding purposes, have low heritability, or are not very correlated with grain productivity. There has been shown, that standardization of drought screening improves heritability under stress to the values similar to those obtained for the yields under well-watered conditions. Nowadays there has now been proven that drought-resistant varieties can be developed by direct selection for productivity under stressful conditions. Currently, there have been identified many quantitative trait loci (QTL) of drought tolerance in rice, but only a few of them are suitable for use in marker breeding. However, the identified genes of great drought tolerance can be effectively used in breeding for drought tolerance. The use of molecular markers will improve the efficiency of breeding work. The current review has briefly considered the importance of rice, its various production systems, and the impact of drought stress on rice production. There have been discussed the physiological mechanisms contributing to the maintenance of grain productivity under drought conditions, and there have been analyzed the breeding methods for improvement of drought resistance.

Keywords: *upland rice, drought, marker, breeding.*

Введение. Общепринятое растениеводами определение засухи – это нехватка воды, вызывающая потерю урожая, или период отсутствия осадков или орошения, которые влияют на рост сельскохозяйственных культур (Fukai et al., 1995). Было подсчитано, что в мире 25% полей, используемых для производства суходольных культур, подвержены снижению урожайности в результате засухи. Таким образом, засуха оказывает серьезное воздействие на мировое сельское хозяйство. Селекция растений – это лишь один из инструментов ослабления стресса от засухи. Однако засухоустойчивые сорта, выведенные путем селекции растений, явля-

ются более доступными для фермеров, чем дорогостоящие агрономические методы или усовершенствование ирригации, которые могут потребовать больших инвестиций.

Рис – одна из самых важных культур в мире, имеет эволюционную особенность быть полуводным. В результате рис имеет относительно небольшую адаптацию к ограниченным водным условиям и очень страдает от засухи (Lafitte et al, 2006). Современные сорта риса очень чувствительны к засухе на стадии всходов, кущения, цветения и созревания, поэтому даже умеренный стресс от засухи может привести к значительному снижению урожайности риса (Torres and Henry, 2016).

Цель работы – определить современное состояние селекции суходольного риса на засухоустойчивость.

Рис и питание человека. Рис – это одна из главных культур, непосредственно используемых человеком в пищу, на него приходится 23% мирового потребления калорий. Всего за 2020 год во всем мире на 167 млн га было произведено почти 784 млн тонн риса. Лидерами среди производителей являются Китай, Индия, Индонезия, Бангладеш и Вьетнам. Россия занимает 35 место, она производит чуть более 1 млн тонн риса в год. Основное производство риса в России сосредоточено на юге страны в Краснодарском крае, Ростовской и Астраханской областях, Калмыкии, Дагестане, Дальнем Востоке. К 2030 году население Земли достигнет 8 миллиардов человек и поэтому в ближайшие годы необходимо дополнительно увеличить производство риса.

Рисовые экосистемы и их гидрологический статус. Рисовые экосистемы обычно подразделяются на 4 типа: орошаемые, глубоководные, дождевые на низменностях и дождевые на возвышенностях (суходольные).

Орошаемый рис является наиболее распространенной экосистемой, занимающей 55% мировой площади, где производится 75% зерна. Орошаемое рисоводство использует хорошо дренированные плодородные почвы, которые не подвержены засухе или наводнениям.

Глубоководный рис высаживают в районах, которые естественным образом затопляются на глубину более 50 см в течение длительного периода в сезон дождей, когда уровень воды повышается и остается высоким до конца вегетационного периода. Он составляет 8% общей площади выращивания риса (Atlin et al., 2006).

Низинный рис является второй по значимости рисовой экосистемой, занимающей около 25% от общей площади производства риса. Поля не получают искусственного орошения. Главным признаком низинного поля является окружающий его валик, позволяющий собирать воду из дождевых осадков, или дренаж с более высоких полей в водоразделе (Atlin et al., 2006).

Суходольный дождевой рис выращивают на полях, где хороший дренаж почвы или неровная поверхность земли делают невозможным накопление воды. Такой рис обычно выращивают в системах, где вносят мало удобрений или вообще их не применяют, и непосредственно высевают в ненасыщенную водой почву. Наиболее традиционные суходольные сорта риса малоурожайны и склонны к полеганию, но они приспособлены к незатопленным почвам. Суходольный рис является самой низко продуктивной экосистемой и занимает 12% мировой площади производства риса (Atlin et al., 2006).

В последнее время в IRRI (Филиппины), Бразилии и ряде азиатских стран были выведены улучшенные сорта суходольного риса с более высоким индексом урожайности, улучшенной отзывчивостью на применяемые ресурсы и, следовательно, более высоким потенциалом урожайности. Такие сорта «аэробного риса» сочетают воздушную адаптацию корней традиционных суходольных сортов с устойчивостью к полеганию и потенциалом урожайности орошаемых сортов (Arraudeau, 1995). Аэробный рис может заменить орошаемый рис и дождевой низинный рис в некоторых частях мира, столкнувшихся с сокращением запасов воды для сельского хозяйства.

В орошаемых и глубоководных рисовых экосистемах нехватки воды обычно не возникает, но как в богарных системах возделывания на возвышенностях, так и в низинных системах земледелия стресс от засухи часто является наиболее важным абиотическим стресс-фактором, ограничивающим урожайность (Babu et al. 2003). Горный суходольный рис, как правило, более подвержен засухе, чем низинный рис, поскольку в этой системе отсутствует накопление воды на полях из-за отсутствия валиков и неровного, наклонного рельефа (Babu et al., 2003).

Снижение воздействия засухи. Общеизвестно, что рис – культура, подверженная засухе, что частично объясняется его небольшой корневой системой, быстрым закрытием устьиц и старением листьев во время умеренного водного стресса.

Засухоустойчивость – это сложный количественный признак со сложным фенотипом, который влияет на разные стадии развития растений. Уровень восприимчивости или толерантности риса к засушливым условиям координируется действием различных генов чувствительности к засухе, которые в зависимости от компонентов стресса стимулируют пути передачи сигнала (Yusuff et al., 2019).

Рис, как и другие культуры, потенциально может противостоять стрессу от засухи, используя четыре различных стратегии: уход от засухи, предотвращение засухи, устойчивость к засухе и восстановление после засухи (Luo, 2010). Правильный выбор времени жизненного цикла, приводящий к завершению наиболее чувствительных стадий развития при изобилии воды, считается стратегией ухода от засухи. Уход от засухи за счет использования более скороспелых сортов часто является

предпочтительным методом повышения потенциала урожайности (Pantuwan et al., 2002).

Механизмы предотвращения засухи и обеспечения устойчивости необходимы в ситуациях, когда время засухи в большинстве случаев непредсказуемо. Избежать стресса из-за дефицита воды с помощью корневой системы, способной извлекать воду из глубоких слоев почвы, или за счет снижения суммарного испарения без ущерба для урожайности считается средством предотвращения засухи. Эти механизмы могут быть выражены даже в отсутствие стресса и тогда считаются определяющими (Price, 2002).

Такой процесс, как осмотическая регуляция, при которой растение поддерживает тургорное давление клеток при пониженном водном потенциале почвы, классифицируется как механизм устойчивости к засухе. Механизмы засухоустойчивости являются результатом реакции, вызванной самим стрессом от засухи, и поэтому считаются адаптивными (Hazen et al., 2005).

Восстановление после засухи относится к восстановительной способности растения после периода сильного засушливого стресса, который вызывает полную потерю тургора и высыхание листьев (Luo, 2010).

Уход от засухи с помощью раннеспелых сортов. В засушливых районах Восточной Индии и Бангладеш уход от засухи является важным механизмом, позволяющим рису формировать зерно, несмотря на ограниченную доступность воды. В этом регионе начало сезона дождей обычно приходится на июнь, а уход может произойти уже в конце сентября. Раннеспелые сорта типа ***Aus*** обычно используются на суходольных полях в этом регионе, некоторые из них могут созреть всего за 80 дней. Такие сорта избегают губительной засухи, но они не обязательно считаются засухоустойчивыми. Однако следует отметить, что некоторые сорта ***Aus*** также обладают хорошими характеристиками засухоустойчивости. Группа ***Aus*** включает сорта, адаптированные ко всему спектру рисовых экосистем, и может использоваться на различных полях, от орошаемых до подверженных засухе (Swain et al., 2017).

Стратегии предотвращения засухи. Сравнение корневой системы риса с другими зерновыми культурами показывает, что корни риса очень плохо приспособлены к нехватке воды. Было показано, что глубокая корневая система позволяет суходольному рису извлекать больше воды из почвы, что приводит к повышению урожайности при засухе (Mackill et al., 2003).

Глубина проникновения корней показала среднюю положительную корреляцию (r = 0,38) с урожайностью зерна в условиях стресса у риса. Сорта с высоким соотношением массы глубоко расположенных корней к массе побегов проявляют повышенную засухоустойчивость у суходольного риса (Venuprasad et al., 2007).

Одним из основных механизмов уменьшения последствий засухи является раннее закрытие устьиц в начале периода дефицита воды. Устойчивое закрытие уменьшает потерю воды, но также уменьшает газообмен между растением и окружающим воздухом. Уменьшенное потребление CO_2 приводит к снижению фотосинтеза, поэтому такой механизм полезен для улучшения выживаемости растений в условиях засухи, но также связан с уменьшением урожайности. Раннее закрытие устьиц может быть желательным при некоторых обстоятельствах, но не там, где засухи короткие, частые и относительно мягкие. У риса были зарегистрированы значительные генетические вариации чувствительности устьиц к водному статусу листьев (Price, 2002).

Признаки толерантности к засухе. Когда растение обнаруживает дефицит воды, оно может накапливать различные осмотически активные соединения, такие как аминокислоты, сахара внутри своих клеток, что приводит к снижению осмотического потенциала клетки. Вода, присутствующая в межклеточных пространствах, затем проникает внутрь клеток. Этот процесс, названный «осмотической регуляцией» (OP), был предложен в качестве потенциального фактора, который мог бы позволить растениям поддерживать тургор и лучше выживать при низком водном статусе. Однако было доказано, что осмотическая регуляция не позволяет растению извлекать много дополнительной воды из почвы и это может привести к потере урожайности. Осмотическая адаптация может способствовать повышению засухоустойчивости за счет накопления низкомолекулярных органических веществ в корнях, что будет поддерживать или усиливать развитие корней в более глубоких слоях почвы, увеличивая количество доступной воды для использования растениями (Nguyen et al., 1997).

Другой признак – это стабильность процессов цветения. Стресс от засухи, возникающий в начале репродуктивной стадии, обычно приводит к задержке цветения. Это происходит главным образом из-за замедленного удлинения метелки и поддерживающих ее тканей. Этот признак может быть эффективным механизмом предотвращения засухи, если период дефицита воды короткий, так как удлинение метелки возобновляется после снятия короткого периода стресса. Однако если цветение задерживается более чем на несколько дней, то обычно происходят серьезные потери урожая. Чем больше задержка цветения, тем больше стерильность колосков и снижение урожайности и индекса урожая из-за засухи. Таким образом, повышение засухоустойчивости может включать отбор растений, у которых из-за засухи наблюдается незначительная задержка цветения или она вообще отсутствует (Pantuwan et al., 2002). При выведении сортов для производства с использованием сберегающих воду методов орошения или для дождевых полей, которые часто засушливы, создание

сортов, которые не проявляют задержки цветения в условиях не насыщенной водой почвы, может быть важной и достижимой селекционной задачей (Lafitte et al., 2006).

Селекция на засухоустойчивость суходольного риса. Программы селекции риса, ориентированные на устойчивость к засухе, малоэффективны (Fukai et al., 1995). Это можно объяснить тем, что устойчивость к засухе является признаком, контролируемым многими генами, имеющими различные эффекты, и зависит от времени засухи и ее тяжести. Другой способ объяснить сложность засухи заключается в том, что устойчивость к засухе предполагает взаимодействие между многими генами, участвующими в формировании урожайности, и генами устойчивости к засухе (Price, 2002). Однако значительная часть причин отсутствия прогресса в этой области может быть объяснена просто отсутствием инвестиций, которые были вложены в скрининг засухоустойчивости в рамках программ создания сортов. Немногие программы прямо включают этап скрининга засухоустойчивости в качестве части своей обычной селекционной деятельности, несмотря на значительные усилия, которые были предприняты в области генетического и физиологического анализа признаков, связанных с генотипическими различиями в засухоустойчивости. Многие фермеры, выращивающие суходольный рис, используют традиционные малоурожайные сорта (Swain et al., 2017).

Отбор засухоустойчивого суходольного риса. На большинстве суходольных рисовых полей засухи непредсказуемы и не будут происходить каждый год. Рисоводы не готовы пожертвовать потенциалом урожайности ради повышения урожайности в засушливые годы. Поэтому селекционеры должны подбирать сорта, способные давать хорошую урожайность, как в благоприятные, так и в неблагоприятные годы. Селекционеры десятилетиями обсуждали критерии отбора, которые должны использоваться для получения высокой урожайности, как в стрессовых, так и в обычных условиях. Существуют три основных селекционных цели, которые могут привести к повышению урожайности зерна в условиях засухи: 1) увеличение потенциала урожайности как такового, 2) своевременное цветение в период, когда имеется вода, и 3) повышение устойчивости к засухе (Mackill et al., 2003).

Скрининг на повышенный потенциал урожайности обычно проводится в идеальных условиях. Такая селекционная среда будет способствовать повышению урожайности в условиях засухи, если урожайность в условиях засухи и урожайность в условиях хорошо увлажненных земель будут положительно коррелировать. Обычно это происходит в условиях умеренной и даже сильной засухи на рисовых полях (Venuprasad et al., 2007).

Atlin G.N. et al. (2006) показали, что даже в тех случаях, когда средняя разница в урожайности между стрессовыми и нормальными условиями составляет более 50%, средние значения генотипов имеют тенденцию к положительной корреляции между уровнями урожайности в популяциях рекомбинантных инбредных линий. Это объясняется тем, что большие различия между генотипами по высоте и индексу урожайности часто проявляются как в стрессовой, так и в обычной среде. Таким образом, отбор по потенциальной урожайности является важным элементом в создании сортов, которые дают приемлемые урожайности при умеренном уровне стресса.

Отбор генотипов, завершающих свое цветение до наступления водного стресса, возможен, если сроки засухи предсказуемы и окончательны. Это относится к позднему сезону стресса во многих районах, где муссоны имеют тенденцию уходить предсказуемо и резко. Однако во многих районах, где выращивается суходольный рис, кратковременные периоды засухи, особенно в период цветения, происходят непредсказуемо в середине муссона. В этих районах большое значение имеют засухоустойчивые сорта.

В богарных рисовых системах стресс от засухи может возникнуть на любой стадии роста и вызвать значительное снижение урожайности. В последние годы были выведены некоторые сорта риса, устойчивые к стрессу засухи на репродуктивной стадии. Однако устойчивость к засухе на вегетативной стадии также необходима. Эти признаки редко совмещаются в одном сорте, но удалось выделить генотипы IR72667-16-1-BB-3, IR78908-126-B-2-B и IR79970-B-47-1, которые показали устойчивость к засухе и на вегетативной, и на репродуктивной стадиях (Swain et al., 2017).

Засухоустойчивость повышается либо в том случае, если рис имеет возможность получать больше воды, либо в том случае, если он может более эффективно использовать имеющуюся воду (более высокая эффективность транспирации). Отбор образцов, устойчивых к засухе, может быть осуществлен путем измерения урожайности в стрессовых условиях и/или измерения вторичного признака, коррелирующего с урожайностью в стрессовых условиях. Вторичный признак полезен в селекции только в том случае, если он является недорогим для измерения, высоко коррелирует с урожайностью в условиях засухи и если он показывает более высокую наследуемость, чем сама урожайность в условиях стресса (Mackill et al., 2003).

Прямой отбор на урожайность в условиях засушливого стресса. Прямой отбор на урожайность в благоприятных или ограниченных водой условиях – это стратегия отбора, которая наиболее часто используется селекционерами зерновых культур для повышения урожайности в условиях ограниченных запасов воды. Этот метод все чаще используется, поскольку засухоустойчивость признается важным признаком для улучшения качества риса (Fukai et al., 1995). Несмотря на это,

прямой отбор по урожайности в условиях засухи создает проблемы, создание засушливого стресса в полевых условиях является сложной задачей для управления и осадки всегда могут происходить в нежелательные моменты, даже в засушливый сезон. У суходольного риса засуха обычно позволяет четко дифференцировать устойчивые и восприимчивые линии на основе урожайности только в том случае, если она снижает урожайность, по меньшей мере, на 70–80% от обычной урожайности при благоприятных условиях. При более низких уровнях стресса урожайность может быть более тесно связана с потенциалом урожайности, чем с устойчивостью к засухе (Venuprasad et al., 2007). Было показано, что прямой отбор по урожайности при стрессе приводит к значительному повышению стрессоустойчивости суходольного риса. Прямой отбор по урожайности при управляемом стрессе в сочетании с параллельным отбором по потенциальной урожайности является эффективным подходом к созданию стрессоустойчивых суходольных сортов риса (Atlin et al., 2006).

Вторичные признаки, наиболее часто используемые рисоводами. Объединение селекции на основе урожайности с вторичными признаками в селекционные индексы может улучшить ответ на отбор, если физиологические процессы, способствующие повышению урожайности зерна в целевой среде, хорошо изучены и если вторичные признаки легко определяются визуально и могут быть многократно и недорого измерены. Количество дней до цветения обычно измеряется как в стрессовых, так и в нормальных условиях. Отбор можно проводить для линий с идеальными сроками созревания в условиях хорошего увлажнения и без большой задержки цветения в условиях засухи. Отбор линий, которые сохраняют высокую плодовитость колосков и низкую скорость высыхания листьев в условиях засухи, также распространен. Задержка цветения и фертильность колосков имеют умеренную наследуемость и высокую корреляцию с урожайностью зерна при стрессе на стадии цветения (Lafitte et al., 2006). Водный потенциал листьев в стрессовых условиях является признаком, который сильно коррелирует со стерильностью колосков и урожайностью зерна (r = 0,69), когда стресс от засухи был во время цветения (Mackill et al., 2002).

Характеристики корня реже используются селекционерами в качестве вторичных селекционных признаков, поскольку корневую систему сложно изучить. Структура корневой системы сильно зависит от среды и условий выращивания. Отбор растений риса с лучшей корневой системой может повысить потенциал поглощения питательных веществ и конкурентоспособность с сорняками на суходоле (Price, 2002).

Максимизация эффективности селекционных программ по засухоустойчивости. Учитывая сложность засухи, нужны разработки эффективных программ селекции риса на засухоустойчивость. Если селекционер хочет проверить устойчивость к стрессу, который не обязательно происходит каждый год, стресс может быть искусственно введен в селекционную среду. В случае засухоустойчивости суходольного риса это может быть достигнуто в некоторых местах путем проведения испытаний на урожайность в сухой сезон с орошением, подаваемым для имитации условий засухи. Результаты скрининга засухи в сухой сезон следует интерпретировать осторожно, поскольку внесезонный фотопериод, интенсивность солнечной радиации, температура, испарение и влияние болезней часто отличаются от тех, которые характерны для влажного сезона (Venuprasad et al., 2007).

Национальные программы, в которых приоритетное внимание уделяется засухоустойчивости как цели селекции суходольного риса, должны разработать соответствующую среду для скрининга образцов. В IRRI отбор в условиях управляемого стресса в сухой сезон показывает значения наследуемости, которые не всегда ниже, чем у нестрессовых испытаний. Линии, отобранные в таких условиях, имеют значительно более высокую урожайность в условиях естественной засухи, чем случайно выбранные линии (Venuprasad et al., 2007).

Было установлено, что ответ на отбор по урожайности риса в неблагоприятных условиях выше, чем в благоприятных. Если существует высокая корреляция между урожайностью в обеих средах, селекция для повышения урожайности в условиях водного стресса может также привести к отбору сортов с более высоким общим потенциалом урожайности. Если селекционер хочет создать сорт, который будет давать хороший урожай, как в условиях засухи, так и без нее, то отбор, основанный на показателе продуктивности в обеих средах, будет наиболее эффективным критерием отбора (Atlin et al., 2006).

Использование молекулярных маркеров для повышения засухоустойчивости. У риса были выявлены многочисленные QTL, связанные с признаками, влияющими на засухоустойчивость. Одно из исследований осмотической регуляции (OP) выявило 14 QTL, что объясняет в общей сложности 58% фенотипической вариации этого признака в популяции из 150 инбредных линий (Price, 2002). Другое исследование выявило 28 QTL, связанных с многочисленными признаками корней (Hazen et al., 2005). В третьем исследовании при сравнении локализации 36 QTL, связанных с признаками корней, и 5 QTL, связанных с OP, был сделан вывод о том, что они не зависят друг от друга (Yusuff et al., 2019).

Маркерная селекция для повышения засухоустойчивости риса. Несмотря на небольшое количество QTL засухоустойчивости для использования в маркерной селекции, было предпринято несколько попыток их интрогрессии в лучшие сорта (Hazen et al., 2005).

Технология молекулярных маркеров до сих пор не была широко использована в качестве селекционного инструмента селекционерами из-за того, что ни один QTL, ответственный за достаточно большое влияние на урожайность зерна, не был обнаружен и точно нанесен на карту. На рисе в настоящее время используют маркеры, связанные с водным потенциалом листьев, стерильностью колосков и задержкой цветения (Price, 2002). Только небольшая часть доступной зародышевой плазмы риса была проанализирована на наличие аллелей, которые могли бы улучшить засухоустойчивость. Многие традиционные сорта из районов, подверженных засухе, обладают определенной устойчивостью к стрессу засухи на репродуктивной стадии, но такие сорта редко использовались в качестве родителей в исследованиях по картированию QTL. В настоящее время линии, используемые в качестве родителей в большинстве работ по картированию QTL, были получены от скрещиваний *indica x japonica* (Jongdee et al., 2006). Такие разнообразные скрещивания были необходимы для обеспечения адекватного полиморфизма для картирования. Сейчас имеется большое количество маркеров, и в качестве родителей можно использовать больше агрономически важных сортов. Более широкое изучение засухоустойчивости исходного материала риса приведет к выявлению линий, несущих основные гены, контролирующие устойчивость к засухе. Такие исследования проводятся в IRRI и дают обнадеживающие результаты (Bernier et al., 2008).

Использование урожайности зерна в качестве критерия отбора в IRRI из гибридных популяций и точных методов фенотипирования позволило вывести несколько высокоурожайных сортов риса для основных богарных районов его выращивания. Эта стратегия также позволила идентифицировать несколько основных локусов количественных признаков (QTL), которые проявляют большие эффекты в условиях засухи в разных средах и генетических фонах. Эти QTL объединяются вместе для создания устойчивых к засухе аналогов популярных, но чувствительных к засухе сортов для их замены. Кроме того, изогенные линии служат подходящим генетическим материалом для изучения молекулярных и физиологических механизмов, лежащих в основе этих QTL. Это может обеспечить лучшее понимание функций растений, ответственных за высокую урожайность зерна в условиях засухи, и привести к выявлению новых признаков и генов (Dixit et al., 2014).

Заключение. Существует необходимость в создании суходольных сортов риса, которые будут давать приемлемую урожайность, как в условиях водного дефицита, так и в благоприятных условиях. Известно, что многие признаки способствуют повышению урожайности в условиях засухи, но они недостаточно изучены. В настоящее время проводится работа по изучению физиологических и генетических основ засухоустойчивости риса. Более глубокое понимание генетической основы засухоустойчивости, вероятно, будет достигнуто за счет использования более разнообразных картированных популяций и точного определения генов, влияющих на вариабельность засухоустойчивости, с помощью тонкого картирования. Картирование QTL для выявления хромосомных областей, улучшающих урожайность зерна в условиях ограниченной влагообеспеченности, затруднено большими эффектами взаимодействиями генотипа со средой, большим количеством генов, влияющих на урожайность. В результате были выявлены отдельные локусы, оказывающие большое влияние на урожайность при стрессе. Характеристика таких генов и их анатомические, физиологические и генетические эффекты станут ключевыми факторами в применении молекулярных маркеров для создания более засухоустойчивых сортов суходольного риса. Это будет способствовать повышению продовольственной безопасности и уровня доходов с.-х. производителей.

Библиографические ссылки

1. Arraudeau M.A. Upland rice: Challenges and opportunities in a less favourable ecosystem // GeoJournal. 1995. V. 35. P. 325–328.
2. Atlin G.N., Lafitte H.R., Tao D., Laza M., Amante M., Courtois B. Developing rice cultivars for high-fertility upland systems in the Asian tropics // Field Crops Research. 2006. V. 97. P. 43.
3. Babu R.C., Nguyen B.D., Chamarerk V., Chezhian P., Jeyaprakash P., Ganesh S.K., Palchamy A., Sadasivam S., Wade L.J., Nguyen H.T. Genetic analysis of drought resistance in rice by molecular markers: Association between secondary traits and field performance // Crop Science. 2003. V. 43. Pp. 1457–1469.
4. Bernier J., Atlin G.N., Serraj R., Kumar A., Spaner D. Breeding upland rice for drought resistance // Journal of the Science of Food and Agriculture, 2008. V. 8. I. 6. P. 927–939. https://doi.org/10.1002/jsfa.3153.
5. Dixit S., Singh A., Kumar A. Rice Breeding for High Grain Yield under Drought: A Strategic Solution to a Complex Problem // International Journal of Agronomy. 2014. V. 2014. https://doi.org/10.1155/2014/863683.
6. Fukai S., Cooper M. Development of drought-resistant cultivars using physiomorphological traits in rice // Field Crops Research. 1995. V. 40. P. 67–86.
7. Hazen S.P., Pathan M.S., Sanchez A., Baxter I., Dunn M., Estes B., Chang H.-S., Zhu T., Kreps J.A., Nguyen H.T. Expression profiling of rice segregating for drought tolerance QTLs using a rice genome array // Functional and Integrative Genomics. 2005. V. 5. Pp. 104–116.
8. Jongdee B., Pantuwan G., Fukai S., Fischer K. Improving drought tolerance in rainfed lowland rice: An example from Thailand // Agricultural Water Management. 2006. V. 80. Pp. 225–240.

9. Lafitte H.R., Li Z.K., Vijayakumar C.H.M., Gao Y.M., Shi Y., Xu J.L., Fu B.Y., Yu S.B., Ali A.J., Domingo J., Maghirang R., Torres R. Improvements of rice drought tolerance through backcross breeding: Evaluation of donors and selection in drought nurseries // Field Crops Research. 2006. V. 97. Pp. 77–86.
10. Luo L.J. Breeding for water-saving and drought resistance rice (WDR) in China // J. Exp. Bot. 2010. V. 61(13). Pp. 3509–3517.
11. Mackill D.J., Fukai S., Blum A. Indirect selection for physiological traits for drought tolerance, in breeding rice for drought-prone environments, ed. by Fisher K.S. et al., IRRI, Los Baños, Philippines, 2003. Pp. 49–54.
12. Nguyen H.T., Babu R.C., Blum A. Breeding for drought resistance in rice: physiology and molecular genetics considerations // Crop Science 1997. V. 37. pp. 1426–1434.
13. Pantuwan G., Fukai S., Cooper M., Rajatasereekul S., O'Toole J.C. Yield response of rice (Oryza sativa L.) genotypes to drought under rainfed lowlands: 2. Selection of drought resistant genotypes // Field Crops Research. 2002. V. 73. Pp. 169–180.
14. Price A.H. QTLs for root growth and drought resistance in rice, in Molecular techniques in crop improvement, ed. by Mohan J.S. et al. Kulwer Academic Publisher, Norwell, MA, USA, 2002. Pp. 563–584.
15. Swain P., Raman A., Singh S.P., Kumar A. Breeding drought tolerant rice for shallow rainfed ecosystem of eastern India // Field Crops Res. 2017. V. 209. Pp. 168–178. doi: 10.1016/j.fcr.2017.05.007.
16. Torres R.O., Henry A. Yield stability of selected rice breeding lines and donors across conditions of mild to moderately severe drought stress // Field Crops Res. 2016. http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2016.09.011.
17. Venuprasad R., Lafitte H.R., Atlin G.N. Response to direct selection for grain yield under drought stress in rice // Crop Science. 2007. V. 47. Pp. 285–293.
18. Yusuff O., Rafii M.Y., Chukwu S. Drought Resistance in Rice from Conventional to Molecular Breeding: A Review // International Journal of Molecular Sciences. 2019. V. 20(14). Pp. 3519. DOI: 10.3390/ijms20143519.

References

1. Arraudeau M.A. Upland rice: Challenges and opportunities in a less favourable ecosystem // GeoJournal. 1995. V. 35. P. 325–328.
2. Atlin G.N., Lafitte H.R., Tao D., Laza M., Amante M., Courtois B. Developing rice cultivars for high-fertility upland systems in the Asian tropics // Field Crops Research. 2006. V. 97. P. 43.
3. Babu R.C., Nguyen B.D., Chamarerk V., Chezhian P., Jeyaprakash P., Ganesh S.K., Palchamy A., Sadasivam S., Wade L.J., Nguyen H.T. Genetic analysis of drought resistance in rice by molecular markers: Association between secondary traits and field performance // Crop Science. 2003. V. 43. Pp. 1457–1469.
4. Bernier J., Atlin G.N., Serraj R., Kumar A., Spaner D. Breeding upland rice for drought resistance // Journal of the Science of Food and Agriculture, 2008. V.8. I.6. P. 927-939. https://doi.org/10.1002/jsfa.3153.
5. Dixit S., Singh A., Kumar A. Rice Breeding for High Grain Yield under Drought: A Strategic Solution to a Complex Problem // International Journal of Agronomy. 2014. V. 2014. https://doi.org/10.1155/2014/863683.
6. Fukai S., Cooper M. Development of drought-resistant cultivars using physiomorphological traits in rice // Field Crops Research. 1995. V. 40. P. 67–86.
7. Hazen S.P., Pathan M.S., Sanchez A., Baxter I., Dunn M., Estes B., Chang H.-S., Zhu T., Kreps J.A., Nguyen H.T. Expression profiling of rice segregating for drought tolerance QTLs using a rice genome array // Functional and Integrative Genomics. 2005. V. 5. Pp. 104-116.
8. Jongdee B., Pantuwan G., Fukai S., Fischer K. Improving drought tolerance in rainfed lowland rice: An example from Thailand // Agricultural Water Management. 2006. V. 80. Pp. 225–240.
9. Lafitte H.R., Li Z.K., Vijayakumar C.H.M., Gao Y.M., Shi Y., Xu J.L., Fu B.Y., Yu S.B., Ali A.J., Domingo J., Maghirang R., Torres R. Improvements of rice drought tolerance through backcross breeding: Evaluation of donors and selection in drought nurseries // Field Crops Research. 2006. V. 97. Pp. 77–86.
10. Luo L.J. Breeding for water-saving and drought resistance rice (WDR) in China // J. Exp. Bot. 2010. V. 61(13). Pp. 3509–3517.
11. Mackill D.J., Fukai S., Blum A. Indirect selection for physiological traits for drought tolerance, in breeding rice for drought-prone environments, ed. by Fisher K.S. et al., IRRI, Los Baños, Philippines, 2003. Pp. 49–54.
12. Nguyen H.T., Babu R.C., Blum A. Breeding for drought resistance in rice: physiology and molecular genetics considerations // Crop Science 1997. V. 37. pp. 1426–1434.
13. Pantuwan G., Fukai S., Cooper M., Rajatasereekul S., O'Toole J.C. Yield response of rice (Oryza sativa L.) genotypes to drought under rainfed lowlands: 2. Selection of drought resistant genotypes // Field Crops Research. 2002. V. 73. Pp. 169–180.
14. Price A.H. QTLs for root growth and drought resistance in rice, in Molecular techniques in crop improvement, ed. by Mohan J.S. et al. Kulwer Academic Publisher, Norwell, MA, USA, 2002. Pp. 563–584.
15. Swain P., Raman A., Singh S.P., Kumar A. Breeding drought tolerant rice for shallow rainfed ecosystem of eastern India // Field Crops Res. 2017. V. 209. Pp. 168–178. doi: 10.1016/j.fcr.2017.05.007.
16. Torres R.O., Henry A. Yield stability of selected rice breeding lines and donors across conditions of mild to moderately severe drought stress // Field Crops Res. 2016. http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2016.09.011.
17. Venuprasad R., Lafitte H.R., Atlin G.N. Response to direct selection for grain yield under drought stress in rice // Crop Science. 2007. V. 47. Pp. 285–293.
18. Yusuff O., Rafii M.Y., Chukwu S. Drought Resistance in Rice from Conventional to Molecular Breeding: A Review // International Journal of Molecular Sciences. 2019. V. 20(14). Pp. 3519. DOI: 10.3390/ijms20143519.

Поступила: 27.04.21; принята к публикации: 6.07.21.

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. – постановка цели и задач, анализ литературных данных, формирование концепции статьи, написание текста; Аксенов А.В. – сбор информации, перевод с английского языка.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.