

В журнале «Зерновое хозяйство России» Т. 14, № 6 от 2022 г. в статье «Сила связи зерна с колосом трититригии сорта памяти Любимовой в фазу полной спелости» на стр. 84–85 указано о создании трититригии сорта Памяти Любимовой в ФГБНУ «Национальный центр зерна имени П. П. Лукьяненко». Сообщаем, что данная информация не соответствует действительности. Разработчик и оригинатор трититригии сорта Памяти Любимовой – ФГБУН Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН.

Редакция приносит извинения ФГБУН Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН.

СЕЛЕКЦИЯ И СЕМЕНОВОДСТВО СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

УДК 633.18:631.524.86:577.27(571.63)

DOI: 10.31367/2079-8725-2023-84-1-5-11

ПРОДУКТИВНОСТЬ И УСТОЙЧИВОСТЬ К ПИРИКУЛЯРИОЗУ АНДРОГЕННЫХ УДВОЕННЫХ ГАПЛОИДОВ РИСА ORYZA SATIVA L.

М. В. Илюшко¹, кандидат биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник лаборатории сельскохозяйственной биотехнологии, ilyushkoiris@mail.ru, ORCID ID: 0000-0001-7042-8641;

С. С. Гученко¹, научный сотрудник лаборатории селекции и семеноводства риса, lana_svet8@mail.ru, ORCID ID: 0000-0003-3492-8934;

В. Н. Леявская², младший научный сотрудник лаборатории фитопатологии, dalniizr@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-3455-5536;

Т. А. Выборова², младший научный сотрудник лаборатории фитопатологии, tataop18@gmail.com, ORCID ID: 0000-0002-3420-9844;

М. В. Ромашова¹, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник лаборатории сельскохозяйственной биотехнологии, romashova_1969@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-7426-8523

¹ФГБНУ «ФНЦ агробιοтехнологий Дальнего Востока им. А. К. Чайки», 692539, Приморский край, г. Уссурийск, п. Тумирязевский, ул. Воложенина, 30;

e-mail: fe.smc_rf@mail.ru;

²ДВНИИЗР – филиал «ФНЦ агробιοтехнологий Дальнего Востока им. А. К. Чайки», 692684, Приморский край, с. Камень-Рыболов, ул. Мура, 42а; e-mail: dalniizr@mail.ru

Большинство дальневосточных сортов риса поражается пирикуляриозом в сильной степени, поэтому необходима селекция устойчивых образцов. Цель исследования – оценка и отбор андрогенных удвоенных гаплоидов риса посевного *Oryza sativa* L., иммунных к возбудителю болезни риса пирикуляриозу *Pyricularia oryzae* Cav. Проводили оценку продуктивности 36 андрогенных линий удвоенных гаплоидов DH₁ риса, полученных из семи гибридов F₁, в условиях вегетационной площадки. Тридцать три из них обладали аллелями устойчивости генов семейства *Pi*. Определяли устойчивость девяти DH₁ на искусственном инфекционном фоне, инокулируя растения риса методом опрыскивания водной суспензией конидий гриба *P. oryzae*. Работу проводили в течение двух вегетационных периодов в ФГБНУ «ФНЦ агробιοтехнологий Дальнего Востока им. А. К. Чайки». Выделено 15 линий удвоенных гаплоидов риса *O. sativa* с пирамидой генов устойчивости к пирикуляриозу, соответствующих по показателям продуктивности контрольному сорту Долинный. За два года исследований масса зерна главной метелки в среднем колебалась в пределах 1,4–2,2 г, масса зерна с растения – от 1,5 до 2,0 г, масса 1000 зерен превышала 27 г. Подтверждено негативное влияние аллеля 239 п.н. гена *Pi-2* индивидуально или в сочетании с аллелем устойчивости гена *Pi-1* на иммунитет дальневосточных образцов риса. Индивидуально гены *Pi-z* и *Pi-ta2* или пирамида с их участием обеспечивают устойчивый тип реакции линий DH и сорта Долинный на приморские изоляты *P. oryzae* – средний балл поражения от 1,7 до 2,6. Все линии удвоенных гаплоидов характеризовались позднеспелостью и представляют интерес в селекционном процессе в качестве родительских форм в гибридизации со скороспелыми сортами *O. sativa* дальневосточной селекции.

Ключевые слова: *Oryza sativa* L., удвоенные гаплоиды, продуктивность, пирикуляриоз, гены устойчивости *Pi*, маркер-ориентированная селекция.

Для цитирования: Илюшко М. В., Гученко С. С., Леявская В. Н., Выборова Т. А., Ромашова М. В. Продуктивность и устойчивость к пирикуляриозу андрогенных удвоенных гаплоидов риса *Oryza sativa* L. // Зерновое хозяйство России. 2023. Т. 15, № 1. С. 5–11. DOI: 10.31367/2079-8725-2023-84-1-5-11.



PRODUCTIVITY AND BLAST RESISTANCE OF THE ANDROGENIC DOUBLED RICE HAPLOIDS *ORYZA SATIVA* L.

M. V. Ilyushko¹, Candidate of Biological Sciences, docent, leading researcher of the laboratory for agricultural biotechnologies, ilyushkoiris@mail.ru, ORCID ID: 0000-0001-7042-8641;

S. S. Guchenko¹, researcher of the laboratory for rice breeding and seed production, lana_svet8@mail.ru, ORCID ID: 0000-0003-3492-8934;

V. N. Lelyavskaya², junior researcher of the laboratory for phytopathology, dalniizr@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-3455-5536;

T. A. Vyborova², junior researcher of the laboratory for phytopathology, tataop18@gmail.com, ORCID ID: 0000-0002-3420-9844;

M. V. Romashova¹, Candidate of Agricultural Sciences, senior researcher of the laboratory for agricultural biotechnologies, romashova_1969@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-7426-8523

¹FSBSI FSC of Agricultural Biotechnology of the Far East names after A.K. Chaika, 692539, Primorsky Krai, Usuriysk, V. of Timiryazevsky, Volozhenin Str., 30; e-mail: fe.smc_rf@mail.ru;

²FERIPP, a branch of the FSC of Agricultural Biotechnology of the Far East names after A.K. Chaika, 692684, Primorsky Krai, V. of Kamen-Rybolov, Mir Str., 42a; e-mail: dalniizr@mail.ru

Most Far Eastern rice varieties are heavily affected by blast, so breeding of resistant samples is of great necessity. The purpose of the current study was to estimate and select androgenic doubled rice haploids *Oryza sativa* L. with an immune to the rice blast pathogen *Pyricularia oryzae* CaV. There has been estimated productivity of 36 androgenic lines of doubled rice haploids DH_n, identified from seven F₁ hybrids under the area vegetation conditions. Thirty-three of them have had resistance alleles of the genes of the *Pi* family. There has been determined resistance of nine DH_n at an artificial infectious background when inoculating rice plants by spraying with an aqueous suspension of conidia *P. oryzae*. The study was carried out during two vegetation periods in the FSBSI FSC of Agricultural Biotechnology of the Far East names after A. K. Chaika. There have been identified fifteen lines of doubled rice haploids *O. sativa* with a pyramid of blast resistance genes, corresponding to the control variety 'Dolinniy' according to its productivity. Over two years of study, mean grain weight per main panicle ranged from 1.4–2.2 g, grain weight per plant was from 1.5 to 2.0 g, and 1000-grain weight exceeded 27 g. There was a negative effect of the 239 bp allele of the *Pi-2* gene individually or in combination with the resistance allele of the *Pi-1* gene on the immunity of Far Eastern rice varieties. Individually, the *Pi-z* and *Pi-ta2* genes or a pyramid with their participation provide a stable type of reaction of the DH lines and the variety 'Dolinniy' to the Primorsky isolates of *P. oryzae* with a mean damage rate from 1.7 to 2.6 points. All lines of doubled haploids were characterized by late-maturity and are of interest in the breeding process as parental forms in hybridization with early maturing varieties *O. sativa* of the Far Eastern breeding.

Keywords: *Oryza sativa* L., doubled haploids, productivity, blast, *Pi* resistance genes, marker-oriented breeding.

Введение. Рисоводство Дальнего Востока России в течение более чем столетней истории переживало значительные колебания в производстве риса. В постсоветский период, после резкого сокращения посевных площадей в начале 2000-х годов, наметился подъем отрасли, посевная площадь увеличилась к 2014 г. до 22 тыс. га (Чайка и Ващенко, 2017). Основным рисосеющим субъектом РФ на Дальнем Востоке остается Приморский край. В 2021 г. в крае было посеяно 6734 га риса, средняя урожайность – 2,44 т/га (Валовые сборы и урожайность сельскохозяйственных культур в Приморском крае, 2022). Отсутствие стабильности в отрасли связано с необходимостью реконструкции мелиоративных систем и дороговизны воды, необходимой для возделывания риса (Носовский и др., 2015).

Селекция – непрерывный процесс, она не может себе позволить дискретность, присущую производству, и в Приморском крае результативно ведется с тридцатых годов прошлого столетия. Современные сорта риса имеют потенциал урожайности до 5,5 т/га, устойчивы к полеганию, осыпанию, пирикулярриозу, с высокими технологическими показателями качества крупы (Чайка и Ващенко, 2017). Однако иммунитет к пирикулярриозу (основному грибному заболеванию риса) остается средней (Илюшко и др., 2022). Известно, что чрезмерное использование азотных удобрений увеличи-

чивает количество участков, пораженных пирикулярриозом, что уменьшает урожайность (Srivastava et al., 2017) и способно спровоцировать эпифитотию заболевания (Коротенко и др., 2018; Дубина и др., 2018). В этой связи сельхозтоваропроизводители региона предпочитают применять средние дозы минеральных удобрений. Таким образом, уже на этапе планирования сборов и покупки удобрений потенциал сорта используется лишь частично. Поэтому для повышения урожайности в производственных условиях дальневосточному рисоводству необходимы сорта с высокой степенью устойчивости к пирикулярриозу.

Андрогенез *in vitro* результативно применяется для создания гомозиготного константного исходного материала (удвоенные гаплоиды – DHs) в селекции риса на протяжении длительного времени (Kuym et al., 2021). Молекулярно-генетическое сопровождение стало неотъемлемой частью селекционного процесса на устойчивость к болезням в лидирующих рисосеющих странах мира (Srivastava et al., 2017; Костылев, 2017). Пребридинг с помощью этих методов привел к получению ряда андрогенных удвоенных гаплоидов из дальневосточных гибридов риса (Мельничук и др., 2021). Поэтому цель работы – оценка и отбор андрогенных удвоенных гаплоидов риса посевного *Oryza sativa* L., иммунных к возбудителю болезни риса пирикулярриозу *Pyricularia oryzae* CaV.

Материалы и методы исследований.

Проводили оценку продуктивности 36 андрогенных линий удвоенных гаплоидов DH_1 риса, полученных из семи гибридов F_1 в условиях вегетационной площадки ФНЦ агробиотехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки в 2020–2021 годах. Использованы следующие гибриды F_1 : Алмаз×Магнат (А×М), Долинный×Магнат (Д×М), Дубрава×Виола (Дб×В), Рассвет×(Окси 2×Дарий 23) (Р×О×23), Алмаз×[(Марателли 5А×Боярин)×Марателли 5А] (4Р), 242-02×Рассвет (242×Р), Луговой×Марателли 5А (Л×5А). Тридцать две линии DHs обладали аллелями устойчивости одного-четырех генов семейства Pi , ответственных за резистентность к пирикулярриозу: $Pi-1$, $Pi-2$, $Pi-z$, $Pi-ta$, $Pi-ta2$. Порядок учетов, наблюдений и маркер-ориентированной селекции изложен в работах (Илюшко и др., 2017; Мельничук и др., 2021; Илюшко и др., 2022). В качестве контроля использовали районированный сорт Долинный. Оценка продуктивности DHs проводили в однократной повторности. Метеоусловия вегетационных периодов соответствовали биологическим требованиям культуры. Суммы активных температур несколько превышали среднемноголетние в летний период.

Изучение устойчивости к пирикулярриозу девяти линий удвоенных гаплоидов проводили в 2021–2022 гг. в условиях вегетационного домика по методике, разработанной для риса (Коваленко и др., 1988). Выбрали DHs с пирамидами или одиночными генами Pi , за исключением наиболее позднеспелых линий, полученных от гибридов А×М и Д×М. Для подтверждения действия пирамиды генов использовали DHs различных каллусных линий или гибридов: по генам $Pi-1$ и $Pi-2$ 610.2.1(9) гибрида Дб×В и 554.1.1(8) 242×Р; по генам $Pi-ta$ и $Pi-ta2$ 509.1.1(15) и 541.1.1(1) гибрида Р×О×23; по генам $Pi-z$, $Pi-ta$ и $Pi-ta2$ 415.2.1(2) и 416.1.2(2) гибрида Л×5А. Отсутствие внутрикаллусной изменчивости по устойчивости проследили на каллусной линии 416.1.2 гибрида Л×5А растения № 2 и 7. Отсутствие аллелей устойчивости определяемых генов изучили на DH 554.1.1(7) гибрида 242×Р.

В работе использовали наиболее жизнеспособные изоляты фитопатогена *P. oryza* с высокой спорулирующей способностью из микологической коллекции центра и моноспоровые изоляты, выделенные из гербарного материала, собранного в производственных посевах риса в Приморском крае. Набор изолятов в годы исследований различался на 70 % и составлял 10–14 шт. В 2021 г. использовали изоляты ЛСТ₁₂, Гр₀₇, Л₀₅₋₁, Лу₁₁, Л₀₅₋₂, Чк₂₀, Нус₀₈, 4_{ав}, Чк_{20с}, 4_б, Пл₁₆, 5, Пл₁₇, Лст₁₂₋₁₄; в 2022 г. – Лл₁₀₋₁, Вп₁₀₋₁, Лл₀₉, смесь (ЛСТ₁₂, Хпс, Вп₁₁₋₁₆, В₁₃), Лу₁₁, В₁₃, Лст₁₂₋₁₄, Чк₂₀, Вп₁₁₋₁₆, ЛСТ₁₂, Хпс. В качестве контролей высевали три сорта риса: Дальневосточный – самый давний из районированных (с 1975 г.), Приморский 29 – используется в госсортоиспытании, Долинный – один из последних районирован-

ных сортов ФНЦ. Оценивали листовую форму поражения риса.

Достоверность различий образцов рассчитывали в дисперсионном анализе: превышение значений биометрических данных линий DHs над контрольным сортом выявляли применяя критерий Тьюки (число сравниваемых групп равно 36 линиям DHs с контролем); для обнаружения различий в восприимчивости линий и сортов использовали LSD тест (за повторность принимали годы исследования, то есть две) в программе Statistica.

Результаты и их обсуждение.

Оценка продуктивности удвоенных гаплоидов риса. Дисперсионный анализ выявил статистически существенные различия фактора «год» ($F = 108,1$, $p < 0,001$), фактора «линия удвоенного гаплоида» ($F = 13,2$, $p < 0,001$) и их взаимодействия ($F = 5,1$, $p < 0,001$). Условия года влияли разнонаправленно на линии DHs . Так, растения 610.2.1(14), полученные из гибрида Дб×В, и 416.1.2(17) из гибрида Л×5А в первый год оказались малопродуктивными с мелкой зерновкой, во второй год исследования показали высокие значения на уровне стандарта. Удвоенные гаплоиды 554.1.1(7) и 554.1.1(8) гибрида 242×Р, наоборот, в первый год исследования были более продуктивными, чем во второй (табл. 1). В результате двух лет исследований выделено 15 линий DHs , соответствующих по продуктивности контролю. Отдельные элементы продуктивности некоторых линий оказались выше, чем у сорта Долинный. В 2020 г. по массе 1000 зерен превысили контроль две линии (табл. 1); в 2021 г. по числу зерен главной метелки – две линии 610.2.1(9) и 610.2.1(13) гибрида Дб×В, по массе зерна с растения – одна линия 610.2.1(13), и одна линия 413.1.2(8) гибрида 4Р оказалась выше контроля по фертильности (96 %) при $p < 0,05$. Указанные DHs гибрида Дб×В имели низкую массу 1000 зерен – в среднем за два года 25,2 и 26,0 г. У пятнадцати лучших линий удвоенных гаплоидов масса зерна главной метелки колебалась в пределах 1,4–2,2 г, масса зерна с растения – от 1,5 до 2,0 г, масса 1000 зерен превышала 27 г в среднем за два года.

Восприимчивость удвоенных гаплоидов риса к пирикулярриозу. В ходе дисперсионного анализа выявлены достоверные различия между изученными линиями DHs и контрольными сортами (табл. 2). По результатам двух лет исследований восприимчивость контрольных образцов следующая: сорт риса Дальневосточный показал очень слабую иммунность к пирикулярриозу, Приморский 29 – промежуточный тип реакции, а Долинный – устойчивый тип реакции. Семь линий удвоенных гаплоидов менее восприимчивы, чем сорт Дальневосточный, исключением стали две линии 610.2.1(9) гибрида Дб×В и 554.1.1(8) гибрида 242×Р ($p < 0,05$). Линия 554.1.1(8) гибрида 242×Р уступает в иммунности трем линиям: 554.1.1(1) гибрида Р×О×23, 416.1.2(7) гибрида Л×5А и 413.1.2(8) гибрида 4Р. Линия 610.2.1(9) гибрида Дб×В бо-

лее восприимчива, чем сорт Долинный и четыре линии удвоенных гаплоидов: 5541.1.1(1) гибрида Р×О×23, 416.1.2(2) и 416.1.2(7) гибрида Л×5А, 413.1.2(8) гибрида 4Р при $p < 0,05$.

Таблица 1. Продуктивность лучших андрогенных линий удвоенных гаплоидов риса *Oryza sativa* L.
Table 1. Productivity of the best androgenic lines of doubled rice haploids *Oryza sativa* L.

Гибрид	Каллусная линия (номер растения)	Число зерен главной метелки, шт.		Масса зерна, г					
		2020 г.	2021 г.	2020 г.			2021 г.		
				главной метелки	растения	1000 шт.	главной метелки	растения	1000 шт.
Дб×В	476.2.1(7)	41,0	66,8	1,2	1,8	28,2	1,9	2,0	27,7
Дб×В	610.2.1(15)	44,5	65,6	1,1	1,8	23,6	2,0	2,2	30,0
242×Р	554.1.1(7)	72,3	54,4	2,4	4,1	34,0	1,4	1,4	26,6
242×Р	554.1.1(8)	54,4	46,2	1,8	4,3	34,8	1,2	1,2	24,6
Р×О×23	509.1.1(15)	49,7	45,0	1,7	4,4	33,6	1,5	1,5	32,2
Р×О×23	509.1.1(17)	41,9	65,6	1,4	2,7	31,9	2,0	2,0	31,2
Р×О×23	509.1.1(19)	43,7	65,6	1,7	3,0	38,7	2,1	2,1	31,8
Р×О×23	509.1.1(20)	46,5	64,3	2,4	5,0	53,1	2,0	2,1	31,8
Р×О×23	541.1.1(1)	42,8	61,6	1,7	3,2	40,1*	1,8	2,0	28,8
Л×5А	415.2.1(2)	37,3	53,1	1,6	4,0	41,7	1,7	1,7	31,4
Л×5А	416.1.2(2)	39,2	53,0	1,6	3,7	40,3*	1,6	1,6	30,2
Л×5А	416.1.2(7)	43,1	49,0	1,6	3,4	37,8	1,5	1,5	30,7
Л×5А	416.1.2(10)	49,4	42,1	1,8	4,1	36,9	1,3	1,3	30,4
Л×5А	416.1.2(17)	25,4	67,9	0,6	0,7	24,5	2,2	2,2	31,6
4Р	413.1.2(8)	42,7	55,0	1,4	3,8	32,1	1,5	1,6	28,1
Долинный	–	62,2	58,3	1,9	3,4	30,6	1,7	1,8	29,0

Примечание. * – превышение над стандартом при $p < 0,05$.

Таблица 2. Восприимчивость андрогенных линий удвоенных гаплоидов риса *Oryza sativa* L. к пирикулярриозу
Table 2. Response of the androgenic lines of doubled rice haploids *Oryza sativa* L. to blast

Гибрид, сорт	Каллусная линия (номер растения)	Аллели устойчивости генов	Восприимчивость, балл поражения					Тип реакции
			2021 г.		2022 г.		Средняя	
			средний	высший	средний	высший		
Дб×В	610.2.1(9)	<i>Pi-1, Pi-2</i>	3,9	7	3,8	8	3,9	п.
242×Р	554.1.1(7)	–	1,9	6	2,6	7	2,3	уст.
242×Р	554.1.1(8)	<i>Pi-1, Pi-2</i>	3,9	8	3,5	7	3,7	п.
Р×О×23	509.1.1(15)	<i>Pi-ta, Pi-ta2</i>	1,7	5	3,0	5	2,4	уст.
Р×О×23	541.1.1(1)	<i>Pi-ta, Pi-ta2</i>	1,6	4	1,7	5	1,7	уст.
Л×5А	415.2.1(2)	<i>Pi-z, Pi-ta, Pi-ta2</i>	3,1	6	2,1	9	2,6	п.
Л×5А	416.1.2(2)	<i>Pi-z, Pi-ta, Pi-ta2</i>	2,6	6	1,5	8	2,1	уст.
Л×5А	416.1.2(7)	<i>Pi-z, Pi-ta, Pi-ta2</i>	2,0	4	1,5	6	1,8	уст.
4Р	413.1.2(8)	<i>Pi-z</i>	2,7	5	0,8	5	1,8	уст.
Приморский 29	–	<i>Pi-2</i>	4,0	7	1,9	8	3,0	п.
Долинный	–	<i>Pi-ta, Pi-ta2</i>	2,0	7	2,1	6	2,1	уст.
Дальневосточный	–	–	5,6	9	3,9	9	4,8	вос.
Дисперсионный анализ							F = 2,95 p = 0,04	–

Примечание. п. – промежуточный, уст. – устойчивый, вос. – восприимчивый.

Гены устойчивости риса к пирикулярриозу оказали различное влияние на восприимчивость удвоенных гаплоидов. Ранее выявлено, что аллель 239 п.н. гена *Pi-2*, использованный нами по аналогии с зерноградским сортом Магнат (Шилов и др., 2018) в качестве аллеля устойчивости, не оказывает положительного воздействия на приморские образцы риса (Илюшко и др., 2022). В данном исследовании аллелем 239 п.н. обладают сорт Примор-

ский 29 и две линии DHs – 610.2.1(9) гибрида Дб×В и 554.1.1(8) гибрида 242×Р в сочетании с аллелем устойчивости гена *Pi-1* и демонстрируют слабую иммунность образцов. Отсутствие аллеля 239 п.н. ведет к снижению восприимчивости риса к пирикулярриозу (табл. 2). Пирамидирование генов считается наиболее перспективным направлением селекции на устойчивость риса к пирикулярриозу (Srivastava et al., 2017; Дубина и др., 2015;

Коротенко и др., 2018). Xiao et al. (2017) показал, что объединение некоторых аллелей генов семейства *Pi* приводит к отрицательному аддитивному эффекту, и важно не просто наличие определенных для региона генов устойчивости в генотипе риса, а их действительное сочетание. Дальнейшую стратегию маркер-ориентированной селекции на ДВ РФ следует строить на негативном отборе аллеля 239 п.н. гена *Pi-2* при его самостоятельной представленности в генотипе риса или в сочетании с геном *Pi-1*.

Ген *Pi-ta2* относится к числу наиболее актуальных для Приморского края (Илюшко и др., 2022). Шесть испытанных образцов обладают аллелем устойчивости этого гена в сочетании с аллелями устойчивости генов *Pi-ta* и *Pi-z*. Пять из них демонстрируют стабильно устойчивый тип реакции на *P. oryza*. Одна линия 415.2.1(2) гибрида Лх5А оказалась с промежуточным типом реакции на *P. oryzae* в 2021 г. без достоверных отличий от других образцов по среднему показателю восприимчивости за два года. Поскольку родительские формы исходного гибрида являются носителями генов *Pi-z* и *Pi-ta*, *Pi-ta2*, то анализ проведен только по этим генам. Между тем, у риса известно более ста генов устойчивости к пирикулярриозу (Костылев, 2017; Srivastava et al., 2017). Вероятно вмешательство действия еще какого-то гена, который оказался за пределами наших исследований.

Таким образом, выделено шесть линий удвоенных гаплоидов риса с устойчивым типом реакции на пирикулярриоз, обладающих показателями элементов продуктивности на уровне контроля. Однако все линии DHs характеризовались позднеспелостью, поэтому могут быть использованы в селекционном процессе в качестве родительских форм в гибридизации со скороспелыми сортами *O. sativa* дальневосточной селекции. Из выделившихся по элементам продуктивности удвоенных гаплоидов, не прошедших оценку на иммунитет, пять представляют интерес в качестве носителей аллелей устойчивости генов *Pi-ta* и *Pi-z*.

Выводы.

1. Выделено 15 линий андрогенных удвоенных гаплоидов риса *O. sativa* с пирамидой генов устойчивости к пирикулярриозу, соответствующих по показателям продуктивности контрольному сорту. За два года исследований масса зерна главной метелки колебалась в пределах 1,4–2,2 г, масса зерна с растения – от 1,5 до 2,0 г, масса 1000 зерен превышала 27 г.

2. Подтверждено негативное влияние аллеля 239 п.н. гена *Pi-2* индивидуально или в сочетании с аллелем устойчивости гена *Pi-1* на иммунитет образцов риса – средний балл поражения за два года 3,0–3,9. Пирамида с участием генов *Pi-z* и *Pi-ta2* обеспечивает устойчивый тип реакции линий удвоенных гаплоидов и сорта Долинный на приморские изоляты *P. oryza* – средний балл поражения от 1,7 до 2,6.

Библиографические ссылки

1. Валовые сборы и урожайность сельскохозяйственных культур в Приморском крае. Стат. сборник / Приморскстат. Владивосток, 2022. 144 с.
2. Дубина Е. В., Мухина Ж. М., Харитонов Е. М., Шиловский В. Н., Харченко Е. С., Есаулова Л. В., Коркина Н. Н., Максименко Е. П., Никитина И. Б. Создание устойчивых к пирикулярриозу сортов риса с использованием ДНК-маркерных технологий // Генетика. 2015. Т. 51, № 8. С. 881–886. DOI: 10.7868/S0016675815060053.
3. Дубина Е. В., Рубан М. Г., Анискина Ю. В., Шилов И. А., Велищаева Н. С., Костылев П. И., Макуха Ю. А., Пищенко Д. А. Изучение биоразнообразия *Pyricularia oryzae* CaV. в рисосеющих зонах юга России на основе метода ПЦР // Достижения науки и техники АПК. 2018. Т. 32, № 10. С. 19–23. DOI: 10.24411/0235-2451-2018-11004.
4. Илюшко М. В., Гученко С. С., Лелявская В. Н., Безмутко С. В., Ромашова М. В. Устойчивость образцов конкурсного сортоиспытания и сортов риса *Oryza sativa* L. дальневосточной селекции к пирикулярриозу // Российская сельскохозяйственная наука. 2022. № 1. С. 19–22. DOI: 10.31857/S2500262722010045.
5. Илюшко М. В., Фисенко П. В., Суницкая Т. В., Гученко С. С., Чжан Ц., Дэн Л.-В., Костылев П. И. Идентификация генов устойчивости к пирикулярриозу в сортах риса дальневосточной селекции с использованием ДНК-маркеров // Зерновое хозяйство России. 2017. № 4(52). С. 41–45.
6. Коваленко Е. Д., Горбунова Ю. В., Ковалева А. А., Ершова З. Г., Чернова Н. А., Жарова А. Ф., Наскидашвили Ж. Г., Водяной Л. А., Коломиец Т. М., Константинова Л. И., Киселева М. И., Воробьева Н. М., Плеханова Л. Ф., Кратенко В. П. Методические указания по оценке устойчивости сортов риса к возбудителю пирикулярриоза. М.: ВНИИФ, 1988. 30 с.
7. Коротенко Т. А., Брагина О. А., Супрун И. И., Мухина Ж. М., Епифанович Ю. В., Петрухненко А. А., Хорина Т. А. Резистентность к возбудителю пирикулярриоза и морфобиологические особенности генотипов коллекции *Oryza sativa* L. из разных эколого-географических групп в условиях Кубанской зоны рисосеяния // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018. Т. 22, № 1. С. 69–78. DOI: 10.18699/VJ18.333.
8. Костылев П. И. Гены устойчивости риса к пирикулярриозу // Зерновое хозяйство России. 2017. № 1(49). С. 34–39.
9. Мельничук К. С., Гученко С. С., Ромашова М. В., Илюшко М. В. Оценка продуктивности удвоенных гаплоидов риса, отобранных в ходе маркер-ориентированной селекции на устойчивость к пирикулярриозу // Рисоводство. 2021. № 2(51). С. 6–11. DOI: 10.33775/1684-2464-2021-51-2-6-11.
10. Носовский В. С., Носовский С. В., Золотов Б. А. Управление развитием и рисками производства риса в Приморском крае // Мелиорация и водное хозяйство. 2015. № 5. С. 6–13.

11. Чайка А. К., Ващенко А. П. Аграрная наука в Приморье (XX–XXI вв.). Владивосток: Рея, 2017. 228 с.
12. Шилов И. А., Анискина Ю. В., Велишаева Н. С., Колобова О. С., Шалаева Т. В., Костылев П. Н., Дубина Е. В. Технология массового скрининга риса на наличие генов устойчивости к пирикулярнозу *Pi-1*, *Pi-2* и *Pi-33* на основе мультиплексного микросателлитного анализа // Достижения науки и техники АПК. 2018. Т. 32, № 11. С. 21–25. DOI: 10.24411/0235-2451-2018-11105.
13. Kyum M., Kaur H., Kamboj A., Goyal L., Bhatia D. Strategies and prospects of haploid induction in rice (*Oryza sativa*) // Plant Breeding. 2021. Vol. 1, № 1. DOI: 10.1111/pbr.12971.
14. Srivastava D., Shamim M., Kumar M., Mishra A., Pandey P., Kumar D., Yadav P., Siddiqui M. H., Singh K. N. Current status of conventional and molecular interventions for blast resistance in rice // Rice Science. 2017. Vol. 24, № 6. P. 299–321. DOI: 10.1016/j.rsci.2017.08.001.
15. Xiao N., Wu Y., Pan C., Yu L., Chen Y., Liu G., Li Y., Zhang X., Wang Z., Dai Z., Liang C., Li A. Improving of rice blast resistances in japonica by pyramiding major R genes // Frontiers Plant Science. 2017. Vol. 7, Article number 1918. DOI: 10.3389/fpls.2016.01918.

References

1. Valovye sbory i urozhainost' sel'skokhozyaistvennykh kul'tur v Primorskom krae [Gross yields and grain crop productivity in the Primorsky Krai]. Stat. Sbornik / Primorskstat. Vladivostok, 2022. 144 s.
2. Dubina E. V., Mukhina Zh. M., Kharitonov E. M., Shilovskii V. N., Kharchenko E. S., Esaulova L. V., Korkina N. N., Maksimenko E. P., Nikitina I. B. Sozdanie ustoichivyykh k pirikulyariozu sortov risa s ispol'zovaniem DNK-markernyykh tekhnologii [Development of blast-resistant rice varieties when using DNA-marker technologies] // Genetika. 2015. T. 51, № 8. S. 881–886. DOI: 10.7868/S0016675815060053.
3. Dubina E. V., Ruban M. G., Aniskina Yu. V., Shilov I. A., Velishchaeva N. S., Kostylev P. I., Makukha Yu. A., Pishchenko D. A. Izuchenie bioraznoobraziya *Pyricularia oryzae* CaV. v risoseyushchikh zonakh yuga Rossii na osnove metoda PTsR [The study of *Pyricularia oryzae* CaV. biodiversity in the rice-growing parts of southern Russia based on the PCR method] // Dostizheniya nauki i tekhniki APK. 2018. T. 32, № 10. S. 19–23. DOI: 10.24411/0235-2451-2018-11004.
4. Ilyushko M. V., Guchenko S. S., Lelyavskaya V. N., Bezmutko S. V., Romashova M. V. Ustoichivost' obraztsov konkursnogo sortoispytaniya i sortov risa *Oryza sativa* L. dal'nevostochnoi selektsii k pirikulyariozu [Blast resistance of the samples of the Competitive Variety Testing and rice varieties *Oryza sativa* L. of Far Eastern breeding] // Rossiiskaya sel'skokhozyaistvennaya nauka. 2022. № 1. S. 19–22. DOI: 10.31857/S2500262722010045.
5. Ilyushko M. V., Fisenko P. V., Sunitskaya T. V., Guchenko S. S., Chzhan Ts., Den L.-V., Kostylev P. I. Identifikatsiya genov ustoichivosti k pirikulyariozu v sortakh risa dal'nevostochnoi selektsii s ispol'zovaniem DNK-markeroov [Identification of blast resistance genes in the rice varieties of Far Eastern breeding when using DNA-markers] // Zernovoe khozyaistvo Rossii. 2017. № 4(52). S. 41–45.
6. Kovalenko E. D., Gorbunova Yu. V., Kovaleva A. A., Ershova Z. G., Chernova N. A., Zharova A. F., Naskidashvili Zh. G., Vodyanoi L. A., Kolomiets T. M., Konstantinova L. I., Kiseleva M. I., Vorob'eva N. M., Plekhanova L. F., Kratenko V. P. Metodicheskie ukazaniya po otsenke ustoichivosti sortov risa k vozбудителю pirikulyarioza [Methodical recommendations for estimating resistance of rice varieties to a blast pathogen]. M.: VNIIF, 1988. 30 s.
7. Korotenko T. A., Bragina O. A., Suprun I. I., Mukhina Zh. M., Epifanovich Yu. V., Petrukhnenko A. A., Khorina T. A. Rezistentnost' k vozбудителю pirikulyarioza i morfobiologicheskie osobennosti genotipov kolleksitsii *Oryza sativa* L. iz raznykh ekologo-geograficheskikh grupp v usloviyakh Kubanskoj zony risoseyaniya [Blast resistance and morphobiological features of *Oryza Sativa* L. collection genotypes from different ecological and geographical groups in the conditions of the Kuban rice-growing region] // Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii. 2018. T. 22, № 1. S. 69–78. DOI: 10.18699/VJ18.333.
8. Kostylev P. I. Geny ustoichivosti risa k pirikulyariozu [Blast resistance genes in rice] // Zernovoe khozyaistvo Rossii. 2017. № 1(49). S. 34–39.
9. Mel'nichuk K. S., Guchenko S. S., Romashova M. V., Ilyushko M. V. Otsenka produktivnosti udvoennykh gaploidov risa, otobrannykh v khode marker-orientirovannoi selektsii na ustoichivost' k pirikulyariozu [Estimation of productivity of the doubled rice haploids selected in the course of marker-based breeding for blast resistance] // Risovodstvo. 2021. № 2(51). S. 6–11. DOI: 10.33775/1684-2464-2021-51-2-6-11.
10. Nosovskii V. S., Nosovskii S. V., Zolotov B. A. Upravlenie razvitiem i riski proizvodstva risa v Primorskom krae [Management of the development and risks of rice production in the Primorsky Krai] // Melioratsiya i vodnoe khozyaistvo. 2015. № 5. S. 6–13.
11. Chaika A. K., Vashchenko A. P. Agrarnaya nauka v Primor'e (XX–XXI vv.) [Agricultural science in Primorye (the XX–XXI centuries)]. Vladivostok: Reya, 2017. 228 s.
12. Shilov I. A., Aniskina Yu. V., Velishaeva N. S., Kolobova O. S., Shalaeva T. V., Kostylev P. N., Dubina E. V. Tekhnologiya massovogo skringinga risa na nalichie genov ustoichivosti k pirikulyariozu *Pi-1*, *Pi-2* i *Pi-33* na osnove multipleksnogo mikrosattelitnogo analiza [Technology for a rice mass screening for the presence of blast resistance genes *Pi-1*, *Pi-2* and *Pi-33* based on multiplex microsatellite analysis] // Dostizheniya nauki i tekhniki APK. 2018. T. 32, № 11. S. 21–25. DOI: 10.24411/0235-2451-2018-11105.
13. Kyum M., Kaur H., Kamboj A., Goyal L., Bhatia D. Strategies and prospects of haploid induction in rice (*Oryza sativa*) // Plant Breeding. 2021. Vol. 1, № 1. DOI: 10.1111/pbr.12971.
14. Srivastava D., Shamim M., Kumar M., Mishra A., Pandey P., Kumar D., Yadav P., Siddiqui M. H., Singh K. N. Current status of conventional and molecular interventions for blast resistance in rice // Rice Science. 2017. Vol. 24, № 6. P. 299–321. DOI: 10.1016/j.rsci.2017.08.001.
15. Xiao N., Wu Y., Pan C., Yu L., Chen Y., Liu G., Li Y., Zhang X., Wang Z., Dai Z., Liang C., Li A. Improving of rice blast resistances in japonica by pyramiding major R genes // Frontiers Plant Science. 2017. Vol. 7, Article number 1918. DOI: 10.3389/fpls.2016.01918.

Поступила: 11.11.22; доработана после рецензирования: 23.12.22; принята к публикации: 27.12.22.

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. Илюшко М. В. – концептуализация исследования, подготовка опыта, выполнение лабораторных опытов и сбор данных, анализ данных и их интерпретация, подготовка рукописи; Гученко С. С. – подготовка опыта, выполнение вегетационных опытов; Лелявская В. Н. – подготовка опыта, выполнение вегетационных опытов, анализ данных; Выборова Т. А. – выполнение вегетационных опытов, анализ данных; Ромашова М. В. – выполнение лабораторных опытов.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.