

ОБЗОРЫ

Обзорная статья
УДК 633.18:631.527
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-1-212-223



Селекция риса на повышение его продуктивности (обзор)

Г. Л. Зеленский^{1,2}, О. В. Зеленская²

¹ Федеральный научный центр риса, Краснодар, Россия

² Кубанский государственный аграрный университет, Краснодар, Россия

Автор, ответственный за переписку: Григорий Леонидович Зеленский, zelensky08@mail.ru

В мировом рисоводстве основными направлениями селекции сортов и гибридов являются повышение продуктивности растений, приспособленность к условиям возделывания, качество получаемой продукции, устойчивость к стрессовым факторам среды, включая болезни.

Повышение урожайности риса в ведущих селекционных центрах связывают с изменением морфотипа растений: низкорослые с эректоидными листьями и высокоозерненной крупной метелкой.

В Международном НИИ риса (IRRI) созданы сорта риса, которые в условиях тропической зоны формируют урожай зерна 10–11 т/га, при $K_{хоз} = 0,5$. В Китае получен гетерозисный гибрид риса с урожайностью 13,9 т/га, имеющий новый морфотип растений и период вегетации 163 дня. Гибриду присвоена категория «супер-рис».

Современные селекционные программы направлены на создание сортов «зеленого супер-риса» методами педигри, беккроссирования для интрогрессии целевых генов с использованием ДНК-технологий.

Российские селекционеры традиционно создавали сорта риса, адаптированные к местным условиям, созревающие до 125 дней. В 1980-е гг. начата программа по созданию высокопродуктивного сорта риса с эректоидным типом листьев для уплотненных посевов. В результате ступенчатой гибридизации и целенаправленных отборов создан новый исходный материал с целевыми признаками «супер-риса», из которого получен сорт 'Полюс-5' с новым морфотипом растений. Сорт внесен в Госреестр и допущен к использованию в производстве с 2023 г. При испытании сорт 'Полюс-5' за 120 дней вегетации в условиях загущенного посева и повышенного уровня минерального питания сформировал урожайность 1380 г/м².

Ключевые слова: рис, новый морфотип растений, эректоидные листья, сорт, гибрид, урожайность

Благодарности: исследования выполнены по программе НИР Федерального научного центра риса. Обзор подготовлен авторами самостоятельно.

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Зеленский Г.Л., Зеленская О.В. Селекция риса на повышение его продуктивности (обзор). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(1):212-223. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-1-212-223

SURVEYS

Review article

DOI: 10.30901/2227-8834-2024-1-212-223

Rice breeding for higher crop productivity (a review)

Grigory L. Zelensky^{1,2}, Olga V. Zelenskaya²¹ Federal Scientific Rice Center, Krasnodar, Russia² Kuban State Agrarian University, Krasnodar, Russia**Corresponding author:** Grigory L. Zelensky, zelensky08@mail.ru

The main global trends in the breeding of rice cultivars and hybrids are higher plant productivity, adaptability to cultivation conditions, quality of products, and resistance to environmental stressors, including diseases.

Efforts of leading breeding centers in the Philippines and China to further increase the rice yield are associated with a change in the plant morphotype: shorter plants with erectoid leaves and large panicles with a high number of grains.

The International Rice Research Institute (IRRI) has developed rice cultivars that under favorable conditions in the tropical zone produce a grain yield of up to 10–11 t/ha, with $K_{econ} = 0.5$. A heterotic hybrid of rice was obtained in China with a yield of 13.9 t/ha; it has a new plant morphotype (New Plant Type) and a growing season of 163 days. The hybrid is classified as “super rice”.

Modern breeding programs are aimed at producing cultivars of “Green Super Rice” using pedigree methods and backcrossing for introgression of target genes through DNA markers, QTL mapping, pyramiding, and recurrent selection.

Russian breeders have traditionally produced rice cultivars adapted to local conditions, with a growing season of no more than 125 days. In the 1980s, a program was launched to develop a high-yielding rice cultivar with erectoid leaves for condensed planting. As a result of multiple stepwise hybridization and targeted selection, new source material with target traits of “super rice” was released. Cv. ‘Polyus-5’ with a new plant morphotype was obtained on its basis. This cultivar was included in the State Register and from 2023 approved for commercial production. During the field trials, ‘Polyus-5’ yielded a maximum of 1380 g/m² over 120 days of the growing season, under the conditions of condensed sowing and increased mineral nutrition.

Keywords: rice, new plant morphotype, erectoid leaves, cultivar, hybrid, yield

Acknowledgments: the research was carried out under the Research Program of the Federal Rice Research Center. The review was prepared by the authors.

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Zelensky G.L., Zelenskaya O.V. Rice breeding for higher crop productivity (a review). *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(1):212-223. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-1-212-223

Успешное развитие современных методов селекции, создание и внедрение высокопродуктивных сортов риса, начиная со времен «зеленой революции», являются основой продовольственной безопасности многих стран мира, где рис является важным продуктом питания для большинства населения. Традиционная селекция риса – это длительный многоступенчатый процесс, что в нынешних условиях быстрого роста народонаселения является серьезным недостатком. Новые технологии селекционной работы, такие как маркерная селекция, геномное редактирование сортов, культивирование *in vitro* и другие, позволяют ускорить селекционный процесс и сократить время создания сорта не менее чем на 30% (Hernández-Soto et al., 2021).

В селекционных центрах рисоводческих стран при создании сортов риса решают схожие задачи: повышение урожайности, улучшение качества зерна, усиление устойчивости к болезням и вредителям. Одновременно растения должны быть устойчивыми к полеганию, осыпанию и легко обмолачиваться при машинной уборке. При этом нужны сорта, адаптированные к местным условиям среды и приспособленные к принятым технологиям возделывания (Thudi et al., 2021).

Следует отметить, что в мировой практике используются две технологии выращивания риса: рассадная – в тропической зоне стран Азии, Африки и Центральной Америки, а также посевная – в странах умеренного климата, расположенных в Европе (в том числе и в Российской Федерации), Северной и Южной Америке и Австралии. Однако дефицит воды и трудовых ресурсов в настоящее время вынуждает фермеров Юго-Восточной Азии все чаще использовать технологию прямого посева семян в почву (Clauhan et al., 2015). Она высокомеханизирована и ориентирована на возделывание риса с использованием усовершенствованных высокоурожайных и устойчивых к неблагоприятным факторам среды сортов (Jat et al., 2022). При создании новых сортов риса обязательно учитывают, по какой технологии они будут выращиваться, и потому селекционеры отбирают растения с необходимыми признаками.

Растения сортов риса, созданные для рассадной технологии, должны давать обильное продуктивное кущение, чтобы сформировать необходимое количество метелок для получения высокого урожая. В тропической зоне кущение риса продолжается до тех пор, пока стеблестой не заполнит все свободное пространство между растениями. Здесь вегетационный период риса не ограничен количеством тепла и может составлять 160–180 дней и более.

В зоне умеренного климата период вегетации риса ограничен количеством дней с эффективной среднесуточной температурой для риса +15°C. Если в европейских странах, США, Австралии погодные условия позволяют выращивать сорта риса, которые созревают через 140–150 дней после залива, то в России – не более 125 дней. Сорта с длительным вегетационным периодом здесь в отдельные годы не созревают из-за раннего похолодания осенью (Zelensky, Zelenskaya, 2022).

Общеизвестно, что чем дольше растения находятся под солнцем, тем большую биологическую массу они образуют. Позднеспелые сорта в оптимальных условиях формируют более высокий урожай зерна, чем раннеспелые. Преодолеть эту зависимость очень сложно. Все это приходится учитывать российским селекционерам, создающим сорта риса для самой северной зоны рисоводства в мире.

Многолетняя мировая практика свидетельствует, что возрастание продуктивности риса стало возможным при изменении морфотипа растения. Понижение высоты растений, увеличение прочности стебля, повышение озерненности метелок и изменение положения листовых пластинок в пространстве позволили повысить продуктивность ценоза, увеличить урожайность зерна в большинстве рисосеющих стран (Khan et al., 2015).

Селекционерами Международного научно-исследовательского института риса (IRRI) наглядно показано, что рост урожайности риса произошел при изменении морфологических характеристик растения (Khush et al., 2001; Khush, Virk, 2005). Прочный короткий стебель, продуктивное кущение 15–17 побегов, вертикальный флаговый лист, длинное зерно высокого качества, устойчивость к основным болезням и вредителям – такие требования предъявлялись к сортам риса с самого начала селекционной работы в институте.

В 60–80-х гг. XX в. на Филиппинах и в других азиатских странах было зарегистрировано 34 разнотипных сорта селекции IRRI (Khush, Virk, 2005). Если до 1980 г. созданные здесь сорта повышали урожайность в основном за счет улучшения индекса урожая ($K_{\text{хоз}}$), то в последующие годы – за счет увеличения общей биомассы растений (Peng et al., 2000). Широко известные сорта 'IR-8' и 'IR-36', внесшие основной вклад в «Зеленую революцию» в азиатском рисоводстве, имели пониклую метелку, длинное зерно и вертикальный флаговый лист. Подобный внешний вид имели растения сорта 'IR-72', который допущен к использованию в производстве с 1988 г. По морфотипу 'IR-72' существенно отличался от 'IR-5' – первого сорта, созданного в институте, и значительно превосходил его по урожайности зерна (рис. 1).

Дальнейшее повышение урожайности риса ученые связывают с созданием растений нового морфотипа и гибридным рисом (Khan et al., 2015; He et al., 2020).

В 1988 г. специалисты IRRI подготовили стратегический документ «IRRI до 2020 г. и далее». В нем были обозначены приоритетные научные направления, и одно из них – это развитие генплазмы с высоким потенциалом урожайности. Предложена концепция нового типа растения (New Plant Type) для увеличения потенциала урожайности на 20%. К 2000 г. сорта риса, созданные в IRRI, при выращивании в оптимальных условиях тропической зоны были способны формировать урожай до 10–11 т/га, при $K_{\text{хоз}}$ около 0,5 (Khush et al., 2001).

Следует отметить, что селекционеры IRRI в своей работе практически не обращали внимания на крупность зерна создаваемых сортов и гибридов. У большинства из них масса 1000 зерен составляет 20–24 г. К примеру, у сорта риса 'IR-36' зерно по нашим меркам очень мелкое: масса 1000 зерен – 22,3 г. Автор сорта G. S. Khush утверждал, что для повышения урожайности риса важнее количество зерен в метелке, нежели их размер (Khush, Virk, 2005).

Индийские исследователи считают, что для повышения потенциальной урожайности риса необходимо увеличить биомассу растений создаваемых сортов до 25 т/га и повысить индекс урожая с 0,5 до 0,6 (Ahmed, 2013; Rahangdale et al., 2019). Этой же точки зрения придерживался и А. Г. Ляховкин (Lyakhovkin, 2005), подчеркивая, что основной вклад в урожайность сорта вносит масса зерна с метелки.

В 1995 г. в IRRI была начата селекционная программа по увеличению потенциальной урожайности риса до 15 т/га и более. Селекционеры считали, что это возмож-



Рис. 1. Сорты риса, созданные в IRRI: 'IR-5' и 'IR-72' (по: Khush, Virk, 2005)

Fig. 1. Rice cultivars developed at IRRI: 'IR-5' and 'IR-72' (from Khush, Virk, 2005)

но при создании растений риса с $K_{\text{хоз}} = 0,6$, то есть 60% зерна и 40% соломы по весу, а также с повышенной способностью к фотосинтезу для увеличения общего биологического урожая (Khush, 2000). При этом необходимо было уменьшить кущение растений, но значительно увеличить количество зерен на метелке (рис. 2.). Однако теоретические расчеты не подтвердились практикой: сортообразцы с новым типом растений не смогли дать больше урожая, чем лучшие сорта с обычным морфотипом (Bressegheho, Coelho, 2013). Несмотря на большую озерненность метелок, снижение кущения

уменьшало общую биомассу растений, что приводило к меньшей урожайности агроценоза (Peng et al., 2008).

Более успешной оказалась реализация программы по увеличению продуктивности рисовых систем, связанная с созданием китайскими учеными гибридного риса (Cheng et al., 2007; Wu, 2009).

Китай является мировым лидером по производству риса и созданию сортов. С целью повышения урожайности, устойчивости к стрессам и улучшения качества зерна ученые используют как традиционную селекцию, так и инновации, применяя методы функциональной гено-



Рис. 2. Различные морфотипы растений риса (по: Khush et al., 2001): 1 – традиционное высокорослое растение; 2 – полукарликовое растение; 3 – новый тип растения, предложенный в IRRI

Fig. 2. Different rice morphotypes (from Khush et al., 2001): 1 – traditional tall plant; 2 – semidwarf plant; 3 – new plant type proposed by IRRI

мики и молекулярной селекции (Bai et al., 2018; Gao et al., 2022). Для решения проблемы продовольственной безопасности и самообеспечения жителей страны крупной риса был разработан ряд селекционных программ, в том числе по созданию «супергибридного риса», который должен обеспечить значительный рост урожайности (Yuan, 2017).

Китайский перспективный морфотип растения аналогичен морфотипу риса IRRI. Отличие в том, что метелки расположены ниже высоты трех верхних листьев, которые должны оставаться продуктивными до полного налива зерна. Благодаря добавлению этих признаков и использованию гибридов китайские селекционеры добились большого успеха (Cheng et al., 2007). Создание гибридов представляет собой кратчайший путь к получению улучшенных морфотипов риса, потому что не надо включать все признаки в одну инбредную линию. Необходимо получить две взаимодополняющие родительские формы, которые при скрещивании формировали нужный морфотип. При этом гетерозис давал дополнительный потенциал урожайности (Wu, 2009).

Реализацию программы по увеличению продуктивности растений риса в Китае с измененным морфотипом начал в 1996 г. селекционер L. Yuan. Для морфологического улучшения растений и использования межподвидового гетерозиса он скрещивал растения подвидов *indica* и *jarolipa* и обосновал модели морфотипов риса для поэтапного повышения урожайности (рис. 3). Для формирования урожая риса выше 15 т/га предполагается значительно увеличить высоту, биомассу растений и продуктивность их метелок по сравнению с существующими морфотипами.

с момента посева семян в питомнике или с высадки рассады. Китайские селекционеры продолжают работу по дальнейшему увеличению урожайности гибридов риса. Так, в 2018 г. на демонстрационных посевах на площади 100 му (6,67 га) у одного из образцов «супергибридного риса» была зарегистрирована урожайность 17,28 т/га (He et al., 2020).

В странах Азии, на долю которых приходится 90% мирового производства риса и его потребления (Elert, 2014), в последнее двадцатилетие значительно возрастают противоречия между производством риса и рациональным использованием природных ресурсов. Интенсивное рисоводство наносит существенный вред состоянию окружающей среды. Для повышения урожайности риса фермеры увеличивают количество вносимых удобрений, чтобы удовлетворить потребности высокопродуктивных сортов в большем количестве азота (Ali et al., 2021). Так, повышение урожайности риса в Китае с 2,1 т/га в 1961 г. до 6,7 т/га в 2013 г. произошло за счет создания высокопродуктивных сортов и гибридов, внедрение которых сопровождалось значительным увеличением внесения азотных удобрений – с 8 до 35% от общего количества удобрений, используемых в мире (Wang, Peng, 2017). Это привело к попаданию большого остаточного количества азотных удобрений в почву и водоемы вокруг сельскохозяйственных угодий, что явилось причиной загрязнения окружающей среды и деградации экологических систем (Ali et al., 2018).

Для решения этой проблемы китайские ученые в 2005 г. предложили проект «Green Super Rice» (GSR), целью которого является выведение новых сортов «суперриса» с так называемыми «зелеными» свойствами. К ним

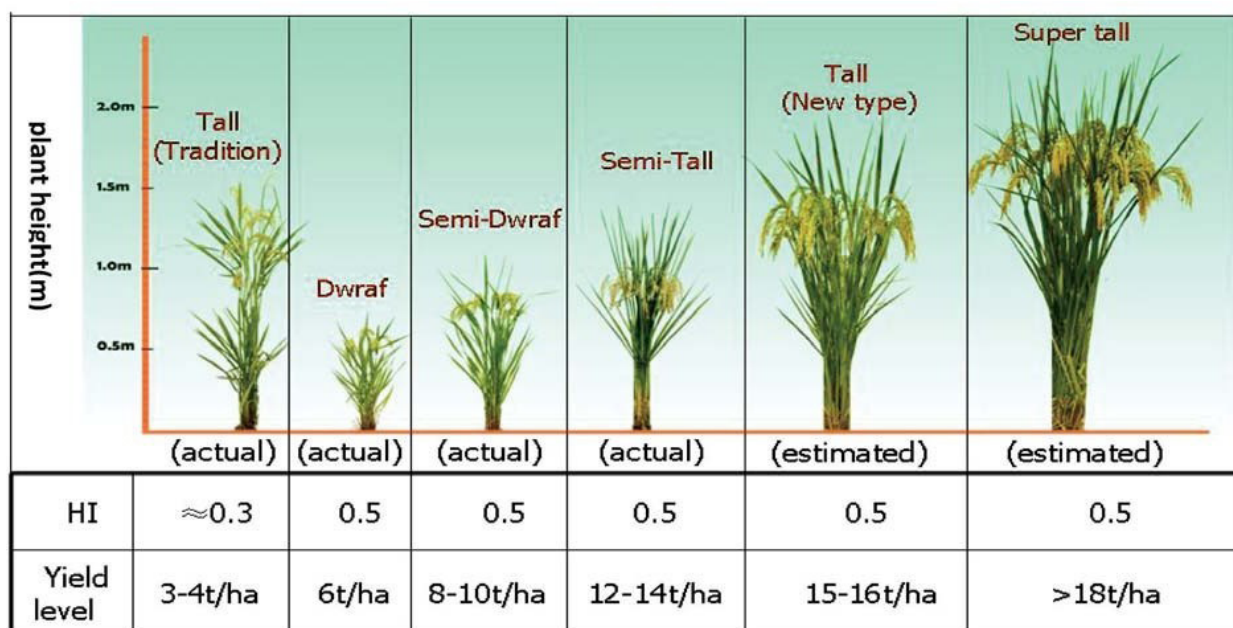


Рис. 3. Модели морфотипов растений для повышения урожайности риса в Китае (по: Yuan, 2017)

Fig. 3. Plant morphotype models to increase rice yield in China (from Yuan, 2017)

Создание гибридов по программе, предложенной L. Yuan (2017), ведется в нескольких селекционных центрах Китая. В 2012 г. был зарегистрирован гибрид риса Y-U-2 с урожайностью 13,9 т/га. Его растения за период вегетации 163 дня формируют урожай зерна из расчета по 85,3 кг в день на 1 га (Yuan, 2017). Однако не уточняется, когда начат отсчет вегетации этого гибрида риса –

относятся: множественная устойчивость к насекомым и болезням, высокая эффективность использования удобрений, экономия воды, толерантность к засухе и солеустойчивость на основе высокой урожайности и качества зерна (Zhang, 2007; Wing et al., 2018). Проект GSR имеет пять основных направлений, включающих создание платформ полногеномной селекции и выведение сортов

(как инбредных, так и гибридных) с различными комбинациями целевых признаков. Этот проект получил поддержку не только китайского правительства, но и международных программ финансирования (Yu et al., 2020).

Научные исследования по созданию и продвижению в производство новых сортов GSR, предназначенных для ресурсосберегающих и природосберегающих технологий, ведут не только в Китае, но и в Международном институте риса на Филиппинах.

В селекционную программу IRRI по созданию сортов «супер-риса» внесены некоторые изменения. На основе полученных высокопродуктивных образцов риса селекционеры начали создавать генотипы, которые с высокой эффективностью используют питательные вещества и воду, при этом способны переносить абиотические стрессы в различных экосистемах (Marcaida III et al., 2014). Эти генотипы называются так же, как и в Китае – «зеленый супер-рис» (GSR) (Li, Ali, 2017). При создании GSR, наряду с фенотипическим отбором методом педигри, ученые широко использовали беккроссирование для интрогрессии целевых генов с использованием маркеров ДНК, QTL-картирование, пирамидирование и рекуррентный отбор. Полученные генотипы GSR имели преимущество в урожайности над обычными сортами 31–36% и были пригодны для выращивания риса в неблагоприятных условиях среды (Marcaida III et al., 2014).

Этот подход привел к появлению многих сортов GSR и их внедрению по всей Азии и Африке, в том числе конкурентоспособного по отношению к сорнякам риса (WTR 1) (Ali et al., 2018). Так, B. S. Chauhan et al. (2015) сообщают об испытании на Филиппинах при прямом высеве семян 10 элитных генотипов GSR, полученных путем пирамидирования образцов селекции IRRI и созданных для выращивания в неблагоприятных для растений риса условиях окружающей среды. Один из таких генотипов (IR83140-B-11-B), имеющий высоту растений 103 см и вегетационный период 105 дней, проявил высокую степень устойчивости к засорению посевов и незначительное по сравнению с другими сортами снижение урожайности (Chauhan et al., 2015).

Сорта GSR смогут поддерживать стабильную и более высокую урожайность риса при меньших затратах на их выращивание, обладают более высокой устойчивостью и способны к быстрому восстановлению при частом возникновении экстремальных стрессов, вызванных изменениями климата (Wing et al., 2018; Yu et al., 2022). Внедрение таких сортов риса будет способствовать устойчивому развитию рисоводства в азиатских и африканских странах, где сосредоточено основное производство культуры (Yu et al., 2020).

В азиатских странах продолжают также исследования, связанные с моделированием нового типа растений, известного как «идеальная архитектура растения» (IPA), на основе мутационной селекции и ДНК-технологий. Этот тип был предложен в качестве средства повышения потенциальной урожайности риса по сравнению с существующими высокоурожайными сортами (Jiao et al., 2010; Duan et al., 2019). Другие исследователи, используя методы маркерной селекции и QTL-картирования, работают над получением генотипов с наиболее удачным сочетанием количественных признаков, обеспечивающих высокие урожаи риса (Bagudam et al., 2020; Donde et al., 2020). Кроме того, в селекционную практику по рису начали внедрять технологию геномного редактирования при использовании системы CRISPR/Cas – направленно редактирования геномов (нокаута генов) (Khlestkina,

2019). Сообщается о получении этим методом форм риса, устойчивых к пирикуляриозу (Wang et al., 2016) и гербициду сплошного действия глифосату (Li et al., 2016).

В Российской Федерации селекция риса изначально была направлена на создание сортов, адаптированных к условиям «северного» рисоводства (Shilovsky et al., 2001). Селекционная работа по изменению морфотипа растения риса для повышения его продуктивности была начата во ВНИИ риса (ныне ФНЦ риса) в 1982 г. В коллекционном питомнике из мутантного образца К-01209 было отобрано растение высотой 50 см с эректоидными листьями, которое с именем «Остролистный-1» использовано в дальнейшей селекционной работе в качестве донора вертикальности листьев. Остролистный-1 имел два серьезных недостатка: позднеспелость (вегетационный период более 130 дней) и очень мелкое зерно (масса 1000 зерновок менее 20 г).

В 1983 г. в гибридной популяции F_3 C-11VC × (Protaso Presoco × Безостый скороспелый) выделено позднеспелое растение риса высотой 85 см. Пять продуктивных побегов несли компактные сорговидные метелки с очень большим количеством колосков – от 566 до 665 (в среднем 600), в то время как у обычных сортов в метелке 120–150 колосков (Zelensky, 1985). Этот уникальный образец под названием «БЗ-600» был включен в селекционную проработку как донор продуктивности (рис. 4).

К сожалению, у образца БЗ-600 и его потомства было низкое качество зерна и мучнистый эндосперм, поэтому они использовались только как исходный материал.

Образцы БЗ-600 и Остролистный-1 были взяты в качестве родительских форм для гибридизации между ними и с рядом лучших из возделываемых на тот момент сортов риса.

В результате был получен гибридный материал, растения которого сочетали эректоидность листьев с высокопродуктивными метелками (рис. 5). Недостатками полученных новых гибридных форм являлись их позднеспелость и мелкое зерно (Zelensky, 1998).

Исторически сложилось так, что российские рисоводы отдают предпочтение сортам риса с округлой и достаточно крупной зерновкой (масса 1000 зерен – 30–32 г). В послевоенные годы, когда рисоводство в стране бурно развивалось, именно такое зерно имели сорта 'Дубовский 129', 'Краснодарский 424' и 'Кубань 3', которые возделывались в СССР на большой площади более 50 лет. Они определили требования к комбайнам, очистительным машинам и перерабатывающим рис заводам, где оборудование было ориентировано именно на такой размер зерна (Zelensky, Zelenskaya, 2022). Сорта с более мелким зерном, даже высокоурожайные, до сих пор с трудом «приживаются» в российском производстве.

Селекционеры, создавая новые сорта, обязаны учитывать требования рисоводов. К сожалению, раннеспелость, большое число зерен в метелке, крупное зерно и высокая продуктивность очень трудно сочетаются в одном растении риса.

В связи с тем, что в Российской Федерации принят посевной тип культуры риса и урожай биомассы формируется главным образом за счет густоты растений, морфотип сорта должен быть таким, чтобы значительно уменьшить конкуренцию растений за свет при их загущении.

Проблему повышения эффективности фотосинтеза в различных по густоте растительных ценозах к моменту разработки селекционной программы по созданию отечественного «супер-риса» изучали российские и японские ученые (Nichiporovich, 1975; Ross, 1975; Sasa



Рис. 4. Исходные образцы риса: 1 – *Остролистный-1*; 2 – *БЗ-600* (фото Г. Л. Зеленского, О. В. Зеленской)
Fig. 4. Initial source samples of rice: 1 – *Ostrolistnyy-1*; 2 – *BZ-600* (photo by G. L. Zelensky and O. V. Zelenskaya)



Рис. 5. Промежуточные высокопродуктивные гибридные формы риса (фото Г. Л. Зеленского, О. В. Зеленской)
Fig. 5. Intermediate high-yielding hybrid forms of rice (photo by G. L. Zelensky and O. V. Zelenskaya)

hava et al., 1989). Впоследствии на примере отечественных сортов проводилось также изучение генетической системы признаков, определяющих морфотип и фотосинтетическую активность растений риса. Выявлен полигенный характер их наследования, причем основная роль отведена аддитивным эффектам генов (Goncharova, 2012). При создании сортов риса с новым морфотипом растений были учтены основные выводы этих исследований.

По мнению G. Zelensky et al. (2021), растения риса нового типа должны иметь эректоидное расположение листьев, высоту до 90 см, отличное качество зерна и высокую устойчивость к полеганию, болезням и вредителям. Именно такой тип растения может нести крупную метелку с большой озерненностью, которая не должна сильно уменьшаться при загущении посевов (Zelensky et al., 2021).

В результате многолетней ступенчатой гибридизации и целенаправленных отборов выделен ряд селекционных линий, каждая из которых имела признаки, необходимые для создания растений нового типа. С одной стороны, были получены образцы с вертикальными эректоидными листьями, хорошо выдерживающие плотные посевы, и с другой – образцы с крупными метелками и большой озерненностью, которые обладали зерном отличного качества, но имели обычное расположение листьев и отрицательно реагировали на загущение. После гибридизации между ними многократным отбором в 1997 г. были получены растения нового типа. У них эректоидность листьев сочеталась с высокоозерненными метелками, которые различались плотностью и степенью их пониклости (Zelensky, 2005). После размножения новые образцы изучались в питомниках селекционного процесса (рис. 6) и вегетационных опытах, при посеве в лизиметрах с различной густотой.

Оба образца (СПу-78-96-02 и СПу-77-96-02) имели стекловидное зерно, не полегали, не осыпались, были

устойчивы к болезням. Однако их вегетационный период превышал 130 дней, что для условий зоны рисосеяния в России неприемлемо. Поэтому оба образца использовали в качестве родительских форм для гибридизации при дальнейшей селекционной работе.

После очередной серии скрещиваний, проведения отборов и изучения селекционного материала был получен ряд вертикальнолистных образцов риса, отвечающих требованиям современных сортов. Два из них, с новым морфотипом растений, «Рубикон» и «Полюс-5» (рис. 7) в 2020 г. были переданы на Государственное сортоиспытание, по результатам которого сорт риса «Полюс-5» внесен в Госреестр РФ и допущен к использованию в производстве с 2023 г. (<https://reestr.gossortrf.ru>; Zelensky et al., 2023).

В период прохождения государственного испытания Рубикон и «Полюс-5» дополнительно изучали в полевых опытах для уточнения сортовой реакции на густоту растений и уровень азотного питания (Tkachenko et al., 2022). Полученные результаты показали, что новые вертикальнолистные сорта Рубикон и «Полюс-5» по-разному реагируют на условия выращивания и формируют по вариантам различную урожайность (таблица).

Согласно данным таблицы, сорт «Полюс-5» сформировал максимальную урожайность (1380 г/м²) в условиях загущенного посева и повышенного уровня минерального питания. При этом $K_{хоз}$ по вариантам различался мало и составил 0,50–0,51. Имея относительно короткий вегетационный период (120–121 день), растения сорта «Полюс-5» «работали» очень эффективно, формируя в варианте с загущенным посевом ежедневно по 115,0 кг зерна на 1 га. Этот показатель значительно выше, чем у китайского гибрида (85,3 кг/га в день), который отнесен к категории «супер-рис» (Yuan, 2017). Зерно сорта «Полюс-5» по крупности практически не отличается от стандартного сорта «Рапан-2», дает крупу отличного качества.



1



2

Рис. 6. Селекционные образцы риса: 1 – СПу 78-96-02; 2 – СПу 77-96-02 (фото Г. Л. Зеленского, О. В. Зеленской)

Fig. 6. Breeding samples of rice: 1 – SPu 78-96-02; 2 – SPu 77-96-02 (photo by G. L. Zelensky and O. V. Zelenskaya)

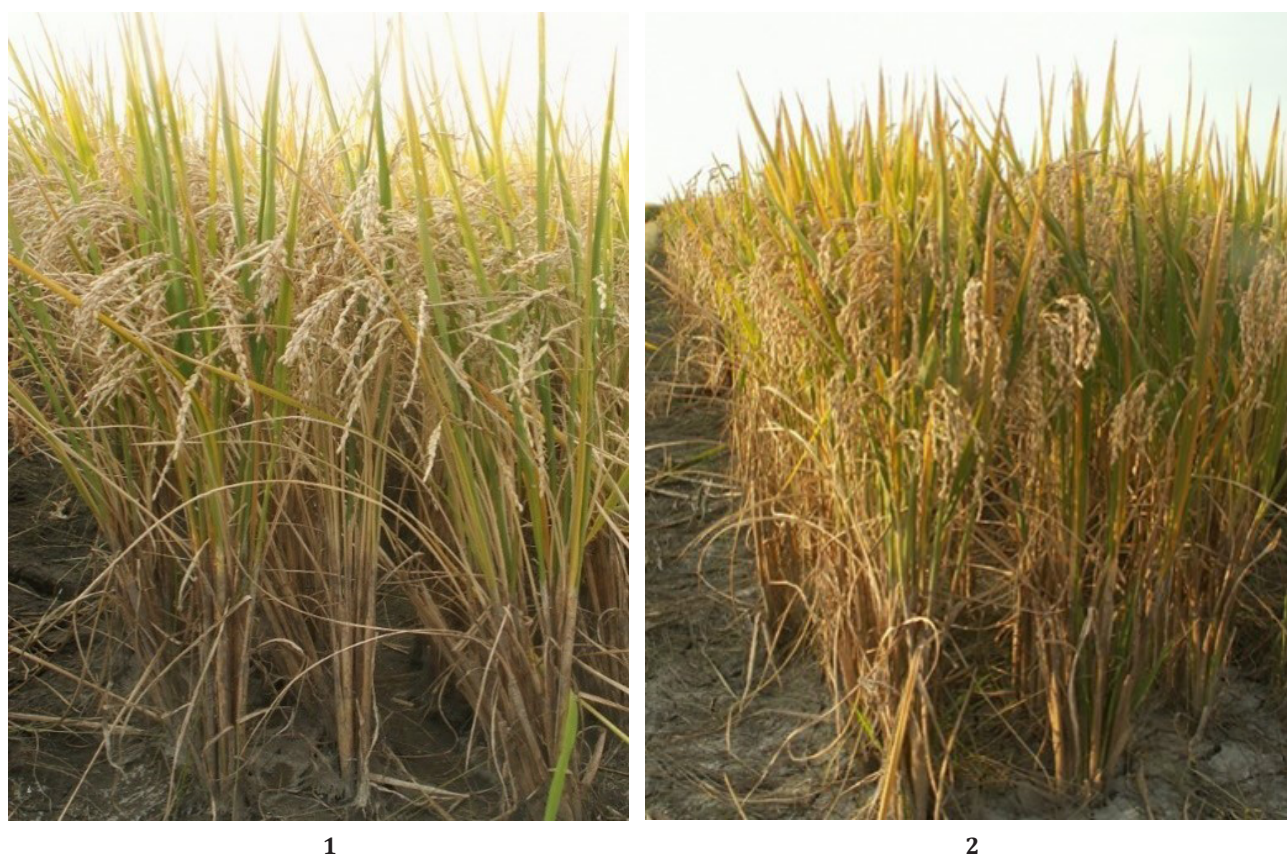


Рис. 7. Сорты риса Рубикон (1) и 'Полюс-5' (2) (фото Г. Л. Зеленского, О. В. Зеленской)
Fig. 7. Rice cultivars Rubikon (1) and 'Polyus-5' (2) (photo by G. L. Zelensky and O. V. Zelenskaya)

Таблица. Урожайность сортов риса при двух подкормках азотом, 2021 г. (Федеральный научный центр риса)
Table. Productivity of rice cultivars with two nitrogen fertilizer applications, 2021 (Federal Scientific Rice Centre)

Показатели / Indicators	Рубикон / Rubikon		'Полюс-5' / 'Polyus-5'		'Рапан-2' st. / 'Rapan-2' st.		НСП _{0,5} / LSD ₀₅
	1*	2**	1	2	1	2	
Масса зерна с делянки (1 м ²), г / Grain weight per plot (1 m ²), g	860	1100	1380	1200	910	880	5,5
Вегетационный период, дней / Growing season, days	120	122	120	121	118	119	-
Высота растений, см / Plant height, cm	84	86	90	92	90	95	
Масса 1000 зерен, г / 1000 grain weight, g	29,2	29,4	28,7	28,5	28,0	28,2	-
K _{хоз} / K _{экон}	0,45	0,49	0,50	0,51	0,50	0,52	-
Урожай зерна, кг, в день на 1 га / Grain yield, kg, per day per 1 ha	71,7	90,2	115,0	99,2	77,1	73,9	-

Примечания: 1* – загущенный; 2** – разреженный посев; st. – сорт-стандарт

Notes: 1* – condensed planting; 2** – sparse planting; st. – standard reference

Помимо методов традиционной селекции, российские ученые все шире используют инновационные технологии, особенно при создании высокопродуктивных сортов риса, устойчивых к пирикулярриозу (возбудитель *Pyricularia oryzae* Cav.), который поражает рисовые растения практически во всем мире. Сочетая применение ДНК-маркеров, сцепленных с локусами устойчивости к пирикулярриозу, и фитопатологического тестирования в полевых условиях, создан ряд сортов риса с распецифической устойчивостью к пирикулярриозу, из которых пять ('Восход', 'Капитан', 'Ленарис', 'Пируэт' и 'Фрегат') внесены в Госреестр РФ и допущены к использованию в производстве с 2021–2022 гг. (Kostylev et al., 2017; Dubina et al., 2019; Zelensky et al., 2021). Выращивание таких сортов позволяет значительно сократить применение химических средств защиты и избежать загрязнения экосистем в зоне рисоводства.

Заключение

В мировой селекционной практике дальнейшее увеличение продуктивности риса связывают с созданием растений нового морфотипа. Такие растения имеют короткий прочный стебель, устойчивый к полеганию, вертикальные листья среднего размера, высокоозерненные метелки, хорошее качество крупы. Они устойчивы к болезням и вредителям, адаптированы к местным условиям выращивания.

Селекционерами IRRI созданы сорта риса, которые в тропических условиях способны формировать урожай 10–11 т/га. Лучшие из них переданы фермерам для производственного использования. Селекционная программа, принятая в институте, предусматривает создание нового типа растения, который позволит увеличить потенциальную урожайность риса до 15 т/га и более.

В Китае ведется широкомасштабная селекционная работа по увеличению продуктивности растений риса на основе изменения их морфотипа. Создаются гетерозисные гибриды при скрещивании растений подвидов *indica* и *japonica*. Зарегистрирован и допущен к использованию гибрид риса Y-U-2 с урожайностью 13,9 т/га. Кроме того, китайские ученые, применяя ДНК-технологии, создают новые сорта «супер-риса» с различными «зелеными» свойствами, включая устойчивость к многочисленным насекомым и болезням, высокую эффективность использования удобрений, экономию воды, борьбу с засухой, толерантность и стрессоустойчивость на основе высокой урожайности и качества зерна. Выращивание таких сортов позволит снизить экологическую напряженность в зоне рисоводства за счет уменьшения объемов применяемых химических препаратов.

Российскими селекционерами традиционно создавались сорта риса с обычным морфотипом растений, адаптированные к условиям самой северной зоны рисоводства. В результате многолетней целенаправленной работы создан высокопродуктивный сорт 'Полюс-5' с новым морфотипом растения, который по большинству показателей отвечает требованиям «супер-риса». 'Полюс-5' внесен в Госреестр сортов, допущенных к использованию в Российской Федерации с 2023 г. В ФНЦ риса развернуто семеноводство сорта для обеспечения широкого изучения и внедрения в производство. На основе полученного исходного материала растений нового морфотипа начаты исследования с применением маркерной селекции по созданию сортов риса для природосберегающих технологий.

References / Литература

- Ahmed T. Twenty years of achievements of the EIRLSBN: accomplishments of the Regional Agricultural Research Station, Titabar, Assam. In: B.C.Y. Collard, A.M. Ismail, B. Hardy (eds). *EIRLSBN: Twenty Years of Achievements in Rice Breeding*. Los Baños: IRRI; 2013. p.65-86. Available from: http://books.irri.org/9789712202957_content.pdf [accessed Aug. 04, 2023].
- Ali J., Anumalla M., Murugaiyan V., Li Z. Green Super Rice (GSR) traits: Breeding and genetics for multiple biotic and abiotic stress tolerance in rice. In: J. Ali, S.H. Wani (eds). *Rice Improvement: Physiological, Molecular Breeding and Genetic Perspectives*. Cham: Springer; 2021: p.59-97.
- Ali J., Jewel Z.A., Mahender A., Anandan A., Hernandez J., Li Z. Molecular genetics and breeding for nutrient use efficiency in rice. *International Journal of Molecular Sciences*. 2018;19(6):1762. DOI: 10.3390/ijms19061762
- Bagudam R., Eswari K.B., Badri J., Devi G.L., JaiVidhya L.R.K., Bhavani P. et al. Morphological and molecular characterization of new plant type core set for yield and culm strength traits in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology*. 2020;30(6):233-242. DOI: 10.1007/s13562-020-00581-w
- Bai S., Yu H., Wang B., Li J. Retrospective and perspective of rice breeding in China. *Journal of Genetics and Genomics*. 2018;45(11):603-612. DOI: 10.1016/j.jgg.2018.10.002
- Breseghele F., Coelho A.S.G. Traditional and modern plant breeding methods with examples in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2013;61(35):8277-8286. DOI: 10.1021/jf305531j
- Chauhan B.S., Opeña J., Ali J. Response of 10 elite "Green Super Rice" genotypes to weed infestation in aerobic rice systems. *Plant Production Science*. 2015;18(2):228-233. DOI: 10.1626/pp.18.228
- Cheng S.H., Cao L.Y., Zhuang J.Y., Chen S.G., Zhan X.D., Fan Y.Y. et al. Super hybrid rice breeding in China: Achievements and prospects. *Journal of Integrative Plant Biology*. 2007;49(6):805-810. DOI: 10.1111/j.1744-7909.2007.00514.x
- Donde R., Mohapatra S., Baksh S.K.Y., Padhy B., Mukherjee M., Roy S. et al. Identification of QTLs for high grain yield and component traits in new plant types of rice. *PLoS One*. 2020;15(7):e0227785. DOI: 10.1371/journal.pone.0227785
- Duan E., Wang Y., Li X., Lin Q., Zhang T., Wang Y. et al. OsSH1 regulates plant architecture through modulating the transcriptional activity of IPA1 in rice. *The Plant Cell*. 2019;31(5):1026-1042. DOI: 10.1105/tpc.19.00023
- Dubina E.V., Shilovsky V.N., Kostylev P.I., Ruban M.G., Ogly A.M. Development of blast-resistant rice varieties based on application of DNA technologies. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2019;2(1):16-23. [in Russian] (Дубина Е.В., Шиловский В.Н., Костылев П.И., Рубан М.Г., Оглы А.М. Создание сортов риса, устойчивых к пирикулярриозу, на основе применения ДНК-технологий. *Биотехнология и селекция растений*. 2019;2(1):16-23). DOI: 10.30901/2658-6266-2019-1-16-23
- Elert E. Rice by the numbers: A good grain. *Nature*. 2014;514(7524):50-51. DOI: 10.1038/514s50a
- Gao L., Gao Q., Lorenc M. Comparison of total factor productivity of rice in China and Japan. *Sustainability*. 2022;14(12):7407. DOI: 10.3390/su14127407
- Goncharova Yu.K. Variability, inheritance and relationship with productivity of photosynthesis traits in rice (Variabelnost, nasledovaniye i svyaz s produktivnostyu priznakov fotosinteza u risa). Krasnodar: All-Russian Rice Research Institute; 2012. [in Russian] (Гончарова Ю.К. Вариабельность,

- наследование и связь с продуктивностью признаков фотосинтеза у риса. Краснодар: ВНИИ риса; 2012).
- He Q., Deng H., Sun P., Zhang W., Shu F., Xing J. et al. Hybrid rice. *Engineering*. 2020;6(9):967-973. DOI: 10.1016/j.eng.2020.08.005
- Hernández-Soto A., Echeverría-Beirute F., Abdelnour-Esquivel A., Valdez-Melara M., Boch J., Gatica-Arias A. Rice breeding in the new era: Comparison of useful agronomic traits. *Current Plant Biology*. 2021;27:100211. DOI: 10.1016/j.cpb.2021.100211
- Jat R.K., Meena V.S., Kumar M., Jakkula V.S., Reddy I.R., Pandey A.C. Direct seeded rice: Strategies to improve crop resilience and food security under adverse climatic conditions. *Land*. 2022;11(3):382. DOI: 10.3390/land11030382
- Jiao Y., Wang Y., Xue D., Wang J., Yan M., Liu G. et al. Regulation of *OsSPL14* by *OsmiR156* defines ideal plant architecture in rice. *Nature Genetics*. 2010;42(6):541-544. DOI: 10.1038/ng.591
- Khan M.H., Dar Z.A., Dar S.A. Breeding strategies for improving rice yield – A review. *Agricultural Sciences*. 2015;6(5):467-478. DOI: 10.4236/as.2015.65046
- Khlestkina E.K. Rice genome editing using CRISPR/Cas system. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2019;2(1):49-54. [in Russian] (Хлесткина Е.К. Геномное редактирование риса при использовании системы CRISPR/Cas. *Биотехнология и селекция растений*. 2019;2(1):49-54). DOI: 10.30901/2658-6266-2019-1-49-54
- Khush G.S. Strategies for increasing the yield potential of rice. In: J.E. Sheehy, P.L. Mitchell, B. Hardy (eds). *Redesigning Rice Photosynthesis to Increase Yield*. Los Baños: IRRI; 2000. p.207-213. Available from: http://books.irri.org/0444506101_content.pdf [accessed Aug. 04, 2023].
- Khush G.S., Coffman W.R., Beachell H.M. The history of rice breeding: IRRI's contribution. In: W.G. Rockwood (ed.). *Rice Research and Production in the 21st Century: Symposium Honoring R.F. Chandler, Jr.* Los Baños: IRRI; 2001. p.117-135. Available from: http://books.irri.org/9712201635_content.pdf [accessed Aug. 04, 2023].
- Khush G.S., Virk P.S. IR varieties and their impact. Los Baños: IRRI; 2005. Available from: http://books.irri.org/9712202062_content.pdf [accessed Aug. 04, 2023].
- Kostylev P.I., Krasnova E.V., Redkin A.A., Dubina E.V., Mukhina Z.M. Combination of rice blast resistance genes in the genotypes of Russian rice varieties with the use of marker assisted selection. *Ecological Genetics*. 2017;15(3):54-63. [in Russian] (Костылев П.И., Краснова Е.В., Редькин А.А., Дубина Е.В., Мухина Ж.М. Объединение генов устойчивости риса к пирикулярриозу в генотипах российских сортов с использованием маркерной селекции. *Экологическая генетика*. 2017;15(3):54-63). DOI: 10.17816/ecogen15354-63
- Li J., Meng X., Zong Y., Chen K., Chang H., Liu J. et al. Gene replacements and insertions in rice by intron targeting using CRISPR-Cas9. *Nature Plants*. 2016;2(10):16139. DOI: 10.1038/nplants.2016.139
- Li Z., Ali J. Breeding green super rice (GSR) varieties for sustainable rice cultivation. In: T. Sasaki (ed.). *Achieving Sustainable Cultivation of Rice. Vol. 1*. Washington DC: Burleigh Dodds Science Publishing; 2017. p.109-129. DOI: 10.19103/AS.2016.0003.05
- Lyakhovkin A.G. Rice. World production and gene pool of rice (Mirovoye proizvodstvo i genofond risa). St. Petersburg: PROFI INFORM; 2005. [in Russian] (Ляховкин А.Г. Рис. Мировое производство и генофонд риса. Санкт-Петербург: ПРОФИ ИНФОРМ; 2005).
- Marcaida III M., Li T., Angeles O., Evangelista G.K., Fontanilla M.A., Xu J. et al. Biomass accumulation and partitioning of newly developed Green Super Rice (GSR) cultivars under drought stress during the reproductive stage. *Field Crops Research*. 2014;162:30-38. DOI: 10.1016/j.fcr.2014.03.013
- Nichiporovich A.A. The theory of photosynthetic plant productivity and the sustainable breeding trend for increasing productivity (Teoriya fotosinteticheskoy produktivnosti rasteniy i ratsionalnoye napravleniye seleksii na povysheniye produktivnosti). In: *Physiological and Genetic Fundamentals of Productivity Increase in Cereal Crops (Fiziologo-geneticheskiye osnovy povysheniya produktivnosti zernovykh kultur)*. Moscow: Kolos; 1975. p.5-14. [in Russian] (Ничипорович А.А. Теория фотосинтетической продуктивности растений и рациональное направление селекции на повышение продуктивности. В кн.: *Физиолого-генетические основы повышения продуктивности зерновых культур*. Москва: Колос; 1975. С.5-14).
- Peng S., Khush G.S., Virk P., Tang Q., Zou Y. Progress in ideotype breeding to increase rice yield potential. *Field Crops Research*. 2008;108(1):32-38. DOI: 10.1016/j.fcr.2008.04.001
- Peng S., Laza R.C., Vesperas R.M., Sanico A.L., Cassman K.G., Khush G.S. Grain yield of rice cultivars and lines developed in the Philippines since 1966. *Crop Science*. 2000;40(2):307-314. DOI: 10.2135/cropsci.2000.402307x
- Rahangdale S., Singh Y., Kujur M.J., Koutu G.K. Exploration of new plant type (NPT) rice lines for crop improvement. In: R.K. Naresh (ed.). *Advances in Agriculture Sciences. Vol. 19*. New Delhi: AkiNik Publications; 2019. p.53-67.
- Ross Yu.K. Radiation regime and architectonics of vegetation cover (Radiatsionnyy rezhim i arkhitektonika rastitel'nogo pokrova). Leningrad: Gidrometeoizdat; 1975. [in Russian] (Росс Ю.К. Радиационный режим и архитектоника растительного покрова. Ленинград: Гидрометеоздат; 1975).
- Sasahava T., Cheng C.H., Seno K. Photosynthetic capacity and inheritance of V-type leaf in rice. *Japanese Journal of Breeding*. 1989;39(1):15-22. [in Japanese]
- Shilovsky V.N., Kharitonov E.M., Sheujen A.Kh. Rice breeding and cultivars in Kuban (Seleksiya i sorta risa na Kubani). Maikop; 2001. [in Russian] (Шиловский В.Н., Харитонов Е.М., Шеуджен А.Х. Селекция и сорта риса на Кубани. Майкоп; 2001).
- State Register for Selection Achievements Admitted for Usage: [website]. [in Russian] (Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию: [сайт]). URL: <https://reestr.gossortrf.ru> [дата обращения: 01.09.2023].
- Thudi M., Palakurthi R., Schnable J.C., Chitikineni A., Dreisgacker S., Mace E. et al. Genomic resources in plant breeding for sustainable agriculture. *Journal of Plant Physiology*. 2021;257:153351. DOI: 10.1016/j.jplph.2020.153351
- Tkachenko M.A., Gnenny E.Yu., Dinkova V.S., Samelik E.G., Zelensky G.L. Dependence of the vertical-leaved rice varieties productivity on plant density and level of nitrogen nutrition. *Polythematic Online Scientific Journal of Kuban State Agrarian University*. 2022;(179):22-32. [in Russian] (Ткаченко М.А., Гненный Е.Ю., Динкова В.С., Самелик Е.Г., Зеленский Г.Л. Зависимость продуктивности вертикальнолистных сортов риса от густоты стояния и уровня азотного питания. *Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета*. 2022;(179):22-32). DOI: 10.21515/1990-4665-179-003

- Wang F., Peng S.B. Yield potential and nitrogen use efficiency of China's super rice. *Journal of Integrative Agriculture*. 2017;16(5):1000-1008. DOI: 10.1016/S2095-3119(16)61561-7
- Wang F., Wang C., Liu P., Lei C., Hao W., Gao Y. et al. Enhanced rice blast resistance by CRISPR/Cas9-targeted mutagenesis of the ERF transcription factor gene *OsERF922*. *PLoS One*. 2016;11(4):e0154027. DOI: 10.1371/journal.pone.0154027
- Wing R.A., Purugganan M.D., Zhang Q. The rice genome revolution: from an ancient grain to Green Super Rice. *Nature Reviews. Genetics*. 2018;19(8):505-517. DOI: 10.1038/s41576-018-0024-z
- Wu X. Prospects of developing hybrid rice with super high yield. *Agronomy Journal*. 2009;101(3):688-695. DOI: 10.2134/agronj2008.0128f
- Yu S., Ali J., Zhang C., Li Z., Zhang Q. Genomic breeding of Green Super Rice varieties and their deployment in Asia and Africa. *Theoretical and Applied Genetics*. 2020;133(5):1427-1442. DOI: 10.1007/s00122-019-03516-9
- Yu S., Ali J., Zhou S., Ren G., Xie H., Xu J. et al. From Green Super Rice to green agriculture: Reaping the promise of functional genomics research. *Molecular Plant*. 2022;15(1):9-26. DOI: 10.1016/j.molp.2021.12.001
- Yuan L. Progress in super-hybrid rice breeding. *The Crop Journal*. 2017;5(2):100-102. DOI: 10.1016/j.cj.2017.02.001
- Zelensky G., Dubina E., Ladatko M., Zelenskaya O. Innovative trends in breeding disease resistant rice varieties. *E3S Web of Conference*. 2021;285:02029. DOI: 10.1051/e3sconf/202128502029
- Zelensky G.L. Biological potential of the rice plant (Biologicheskiy potentsial risovogo rasteniya). *Doklady VASKhNIL = Reports of VASKhNIL*. 1985;(11):16-18. [in Russian] (Зеленский Г.Л. Биологический потенциал рисового растения. *Доклады ВАСХНИЛ*. 1985;(11):16-18).
- Zelensky G.L. New high-yielding forms of rice (Novye vysokourozhaynye formy risa). *Russian Agricultural Sciences*. 1998;(4):14-15. [in Russian] (Зеленский Г.Л. Новые высокоурожайные формы риса. *Доклады Российской Академии сельскохозяйственных наук*. 1998;(4):14-15).
- Zelensky G.L. Response of rice forms with erectoid leaves for thickness. *Rice Growing*. 2005;(7):21-25. [in Russian] (Зеленский Г.Л. Реакция форм риса с эректоидными листьями на загущение. *Рисоводство*. 2005;(7):21-25).
- Zelensky G.L., Tkachenko M.A., Gnenny E.Yu. Polus 5 – a rice variety with a new plant morphotype. *Rice Growing*. 2023;2(59):39-46. [in Russian] (Зеленский Г.Л., Ткаченко М.А., Гненный Е.Ю. Полус-5 – сорт с новым морфотипом растений. *Рисоводство*. 2023;2(59):39-46). DOI: 10.33775/1684-2464-2023-59-2-39-46
- Zelensky G.L., Zelenskaya O.V. Rice: from a plant to a dietary product: a monograph (Ris: ot rasteniya do dieticheskogo produkta: monografiya). Krasnodar: Kuban State Agrarian University; 2022. [in Russian] (Зеленский Г.Л., Зеленская О.В. Рис: от растения до диетического продукта: монография. Краснодар: Кубанский государственный аграрный университет; 2022).
- Zhang Q. Strategies for developing Green Super Rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2007;104(42):16402-16409. DOI: 10.1073/pnas.0708013104

Информация об авторах

Григорий Леонидович Зеленский, доктор сельскохозяйственных наук, главный научный сотрудник, Федеральный научный центр риса, 350921 Россия, Краснодар, пос. Белозерный, 3, профессор, Кубанский государственный аграрный университет, 350044 Россия, Краснодар, ул. Калинина, 13, zelensky08@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7340-8432>

Ольга Всеволодовна Зеленская, кандидат биологических наук, доцент, Кубанский государственный аграрный университет, 350044 Россия, Краснодар, ул. Калинина, 13, zelenskayaolga-2011@mail.ru, <https://orcid.org/0009-0006-4362-3568>

Information about the authors

Grigory L. Zelensky, Dr. Sci. (Agriculture), Chief Researcher, Federal Scientific Rice Center, 3 Belozerny Settlem., Krasnodar 350921, Russia, Professor, Kuban State Agrarian University, 13 Kalinina St., Krasnodar 350044, Russia, zelensky08@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7340-8432>

Olga V. Zelenskaya, Cand. Sci. (Biology), Associate Professor, Kuban State Agrarian University, 13 Kalinina St., Krasnodar 350044, Russia, zelenskayaolga-2011@mail.ru, <https://orcid.org/0009-0006-4362-3568>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 11.10.2023; одобрена после рецензирования 04.12.2023; принята к публикации 04.03.2024. The article was submitted on 11.10.2023; approved after reviewing on 04.12.2023; accepted for publication on 04.03.2024.