


doi 10.18699/vjgb-26-63

## Использование геномных методов скрининга в создании селекционного материала риса с высоким качеством зерна

Н.Г. Туманьян  , Ж.М. Мухина 

Федеральный научный центр риса Министерства сельского хозяйства Российской Федерации, пос. Белозерный, Краснодар, Россия

 tngerag@yandex.ru; agroplazma@gmail.com

**Аннотация.** Рис как ключевая модель в изучении геномики агроэкосистем находится в центре внимания исследований по решению задач производства достаточного количества продуктов для растущего населения Земли. Качество зерна возделываемых сортов риса лежит в основе его конкурентоспособности и культуры потребления. На основе анализа отечественных и зарубежных исследований представлены сведения о молекулярно-генетических методах и достижениях в создании новых ценных генотипов риса при использовании данных секвенирования геномов. Непрерывное обогащение генплазмы риса в мировых селекционных центрах происходит благодаря высокоэффективным подходам с применением постгеномных и клеточных технологий в сочетании с традиционными методами фенотипирования. В обзоре рассматриваются достижения молекулярно-генетических исследований риса, относящихся к ценным признакам качества зерна – его стекловидности (мучнистости) и форме (размерам). В программах по маркер-ориентированной и геномной селекции риса широко используется анализ GWAS. В последние годы генотипирование методом GBS стало широко применяться для выявления взаимосвязи между фенотипом и генотипом на основе анализа двуродительских картирующих популяций и выборок сортообразцов. Постгеномный период исследований, связанный с поиском генов-кандидатов ценных признаков качества, начался после получения референсных последовательностей геномов. В результате были обнаружены сотни QTL признака мучнистости по 12 хромосомам, немногие из них были картированы или секвенированы. К 2018 г. секвенировано и охарактеризовано несколько основных QTL, влияющих на размер зерна. Наличие рецессивного аллеля *GS3* и доминантного аллеля *GW7<sup>TFA</sup>* увеличивает соотношение длины зерна к ширине. В 2023 г. было показано, что сверхэкспрессия *OsFIF3* ингибирует экспрессию *FLO2* и *SUT1*, тем самым увеличивает мучнистость зерна и снижает его размеры. Селекционный прорыв связывают с использованием неспецифических маркеров признаков длины, ширины, толщины, отношения длины зерновки к ширине, *GS3RGS1* и *RM505* в качестве маркеров выбора. Все исследования представляют собой непрерывный процесс с целью выхода на максимально возможный уровень реализации высоких параметров качества продукции из риса.

**Ключевые слова:** рис; селекция; генотипирование; секвенирование; маркер; качество риса; стекловидность зерна; форма зерна


**Для цитирования:** Туманьян Н.Г., Мухина Ж.М. Использование геномных методов скрининга в создании селекционного материала риса с высоким качеством зерна. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2026;30(4): 625-635. doi 10.18699/vjgb-26-63

**Финансирование.** Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда и Кубанского научного фонда, грант № 25-16-20103, <https://rscf.ru/project/25-16-20103/>.

## Using genomic screening methods to create high-quality rice breeding material

N.G. Tumanyan  , Zh.M. Mukhina 

Federal Rice Research Centre of the Ministry of Agriculture of the Russian Federation, Belozerny, Krasnodar, Russia

 tngerag@yandex.ru; agroplazma@gmail.com

**Abstract.** Rice, as a key model in the study of agroecosystem genomics, is the focus of research meant to address the challenges of producing sufficient food for the growing global population. In breeding programs developing new varieties, improving the physicochemical properties of the grain is crucial. Based on the analysis of national and international research, this article presents information on new molecular genetic methodologies and advances in the development of new valuable rice genotypes using genome sequencing data. Continuous enrichment of rice germplasm at global breeding centers is achieved through the use of highly effective approaches employing postgenomic and cellular technologies in combination with traditional phenotyping methods. This review examines the achievements of molecular genetic research in rice, focusing on valuable grain quality traits such as vitreousness (chalkiness) and shape

(size). GWAS analysis is widely used in marker-assisted and genomic rice breeding programs. More recently, GBS analysis has been used to identify relationships between phenotype and genotype based on the analysis of bi-parental mapping populations and varietal accessions. The post-genomic research period, focused on the search for candidate genes for valuable quality traits, had started after the genomic reference sequences were obtained. As a result, hundreds of QTLs for the chalkiness trait were discovered across 12 chromosomes, few were accurately mapped or sequenced. By 2018, several major QTLs affecting grain size were sequenced and characterized. For example, the presence of the recessive *GS3* allele and the dominant *GW7<sup>TFA</sup>* allele increases the grain length-to-width ratio. In 2023, it was shown that overexpression of *OsFIF3* inhibits the expression of *FLO2* and *SUT1*, thereby increasing chalkiness and reducing grain size. This breeding breakthrough is attributed, for example, to the use of non-digital markers for length, width, thickness, and the grain length-to-width ratio, *GS3RGS1* and *RM505*, as selection markers. All research is an ongoing process aimed at achieving the highest possible level of high-quality rice products.

**Key words:** rice; selection; genotyping; sequencing; marker; rice quality; vitreousness; grain shape

**For citation:** Tumanyan N.G., Mukhina Zh.M. Using genomic screening methods to create high-quality rice breeding material. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov J Genet Breed.* 2026;30(4):625-635. doi 10.18699/vjgb-26-63

## Введение

В России ценная крупяная культура рис занимает в последние годы первое-второе место по потреблению среди круп и используется как в традиционном, так и в диетическом питании. С одной стороны, рис – основная культура для половины населения планеты, с другой – ключевая модель в изучении геномики агроэкосистем, в связи с чем находится в центре внимания исследований в рамках решения задач производства достаточного количества продуктов для растущего населения Земли (Wing et al., 2018). До настоящего времени место происхождения риса однозначно не установлено: были обнаружены очаги этой культуры в Корее, Индии, Китае.

Мировое потребление рисопродуктов составляет около 500 млн т в год, от 0.01–0.9 кг/чел. в Ливане и Латвии до 230–280 кг/чел. во Вьетнаме и Мьянме в год соответственно. Около 90 % риса производится в странах с традиционным его потреблением – Восточной и Юго-Восточной Азии.

Потребление риса в России составляет около 670 тыс. т в год. Российское рисоводство, являясь значимой частью в производстве отечественных сельхозкультур (восемь регионов занимается производством риса), обеспечивает продовольственную безопасность страны в отношении риса.

Экономическая ценность риса определяется рентабельностью производства сырья (зерна риса) и рисопродуктов. Среди факторов, ее определяющих, большое значение имеют физико-химические признаки зерна, в том числе формирующие пищевые и кулинарные достоинства (ECQ). В связи с этим качество зерна возделываемых сортов риса находится в основе культуры потребления и его конкурентоспособности.

Параметры качества риса, востребованные в производстве и потреблении, выступают главными ориентирами в селекционных программах создания новых сортов. Качество риса – сложнейший интегральный показатель, обусловленный множеством физических свойств зерна (Алешин Е.П., Алешин Н.Е., 1997). Безусловные требования, которым должны соответствовать перспективные сорта риса, – это высокие показатели и соответствие стандартам производства и потребительскому спросу боль-

шого количества морфологических, физико-химических и биохимических признаков, относящихся к понятию «качество риса», которые, как правило, являются предметом фундаментальных, прикладных и междисциплинарных исследований (Han et al., 2004; Koutroubas et al., 2004; Addison et al., 2015; Odoom et al., 2021).

Набор физико-химических признаков качества зерна составляют самые разнообразные параметры – объекты оценки в научных селекционных программах и производственных процессах: влажность, калорийность зерна, его стекловидность, плотность, твердость, прочность, трещиноватость зерна, общий выход крупы, содержание целого ядра в крупе, пленчатость, насыпная плотность и др. В группу морфологических признаков входят: «размеры» (длина, ширина, толщина), «форма» (отношение длины зерновки к ширине), «масса», «остистость», «опушенность», «ребристость зерновки» и др.

Успехи зарубежной селекции сельскохозяйственных растений в значительной степени определяются современными биотехнологиями, широко применяемыми в селекционных программах, такими как полногеномное секвенирование, секвенирование участков генома растений в рамках широкомасштабного генотипирования, таргетное генотипирование, гаплоидные технологии и др.

## Качество зерна риса.

### Стекловидность, размеры и форма зерна

С ростом уровня жизни населения улучшение качества риса становится все более важным. Общеизвестно, что во всем мире достижения в улучшении качества отстают от урожайности. Качество риса обусловлено множеством физических свойств зерна. Внешний вид зерна и его технологические параметры априори определяются его основными физическими свойствами (стекловидность–мучнистость, форма–размеры зерна и др.) – основными факторами рыночной стоимости риса.

Стекловидность риса определяют как содержание стекловидных зерен в зерновой массе, выраженное в процентах (см. рисунок). Мучнистость риса – крайне нежелательный признак качества зерна, формирующийся в процессе его налива. Она влияет не только на внешний вид зерна, но и на физические и химические свойства, качество



Короткозерный стекловидный рис



Короткозерный мучнистый рис



Среднезерный рис



Длиннозерный рис

Виды риса по стекловидности зерна и форме зерновки.

шлифования, а также кулинарии (Peng et al., 2014). Из-за неупорядоченной структуры гранул крахмала, воздушных пространств мучнистые зерна легко ломаются при шелушении и шлифовании, что снижает выход качественных рисопродуктов. Мучнистость, включая белые сердцевину, брюшко и спинку, относится к непрозрачной части эндосперма риса, вызванной рыхлыми гранулами крахмала, которая может зависеть как от потенциальных возможностей сорта, так и от его реакции на природные и антропогенные факторы (Guo et al., 2011; Peng et al., 2014; Du et al., 2023; Gong et al., 2023).

В оценке размеров зерна определяют длину зерновки, ее ширину и толщину в мм; форму зерна как отношение длины зерновки к ширине. Размеры зерна, которые относятся к морфологическим признакам, являются одним из ключевых агрономических признаков, связанных с урожайностью и его качеством. Мелкозерный рис может иметь длину зерновки до 5 мм, длиннозерный – более 6.5 мм. В отечественной селекции сорта риса относят к короткозерным (отношение длины зерновки к ширине,  $l/b$ , до 2.0 включительно), среднезерным ( $l/b$  до 3.0), длиннозерным ( $l/b$  выше 3.0).

Высокостекловидный рис ценится выше, чем рис, у которого преобладают мучнистые зерна. Однако существуют сорта, которые используют при приготовлении традиционных итальянских и испанских блюд, ризотто и паэльи, характеризующихся практически полным отсутствием стекловидных зерен.

В настоящем обзоре поставлена цель – представить мировые достижения геномной селекции риса в части качества риса, которые внесли существенный вклад в создание новых востребованных генотипов культурного риса (см. рисунок).

### Биотехнологические методы обогащения генплазмы сельскохозяйственных культур

Непрерывное обогащение генплазмы риса в мировых селекционных центрах происходит на основе использования высокоэффективных подходов с применением постгеном-

ных и клеточных технологий в сочетании с традиционными методами фенотипирования, что обеспечивает ускорение селекционного процесса, высокую информативность характеристик – признаков интереса и приводит к максимальному положительному результату в современных реалиях научного селекционного процесса (Addison et al., 2015; Гаркуша и др., 2022).

Геномный подход за рубежом в практических селекционных схемах сельскохозяйственных растений очень популярен, и высокая затратность не останавливает его использование в связи с его эффективностью. При создании современных гибридов подсолнечника его применяет французская компания “Limagrain”; селекционных форм сорговых культур (зерновое, сахарное сорго, сорго-суданковые гибриды) – «Евралис Семанс», подсолнечника, кукурузы, овощных культур и др. – «Сингента». Использование геномных методов скрининга и создания селекционного материала уже в рутинном режиме во многом определяет селекционные успехи компаний.

В настоящее время будущее в селекции культурных растений связано с новейшими разработками в области технологий секвенирования и сборки геномов культурных растений (Дмитриев и др., 2022). Разработка методов молекулярной биологии рестриционного анализа, ПЦР-амплификации ДНК и затем определения нуклеотидной последовательности секвенированием ДНК уже на начальных этапах привела к использованию участков ДНК (нуклеотидных последовательностей), сцепленных с генами интереса или находящихся в их структуре (которые определяют какие-либо признаки качества сельскохозяйственной культуры), в качестве новой группы молекулярно-генетических маркеров.

Применение технологий секвенирования геномов привело к получению основополагающих результатов: идентификации генов интереса с оценкой полиморфизма внутри вида и разработке молекулярных маркеров хозяйственно ценных признаков (в том числе признаков качества зерна), на основе которых реализуются маркер-ориентированные и геномные селекционные программы культурных растений.

В программах по маркер-ориентированной и геномной селекции широко используется метод GWAS (genome wide association studies). Появившийся позже GBS (genotyping-by sequencing – генотипирование высокопроизводительным секвенированием) используется для выявления взаимосвязи между фенотипом и генотипом на основе анализа двуродительских картирующих популяций и выборок сортообразцов. В основе метода – разработанные SNP-чипы (SNP – однонуклеотидные полиморфизмы) и методы генотипирования NGS-секвенированием (NGS – технология коротких прочтений) выборочных фракций генома. Разрешение метода GWAS может доходить до одного нуклеотида. При этом идентифицируются, валидируются и маркируются гены-кандидаты (Baxla et al., 2025). Широкомасштабное использование технологии GBS успешно применяется на сельскохозяйственных растениях, что подтверждается массой публикаций в иностранной научной литературе.

Используемая в селекции сельскохозяйственных культур геномная селекция (GS), имеющая преимущество при отборе с полигенным контролем перед маркер-ориентированной селекцией, эффективной при моногенном контроле признаков, включает этапы анализа Training population по данным фенотипирования и генотипирования, выявления корреляций между фенотипом и генотипом и отбора по генотипу среди набора «кандидатов на селекцию» (selection candidates). При этом оптимальное количество Training population, маркеров и их соотношение – залог селекционного результата. Внедрение ускоренных геномных технологий GS, NGS, SNP-опосредованной селекции (с применением маркеров и GWAS) с сопровождающим фенотипированием и биоинформатикой уже широко применяется в современной селекции и приводит к созданию и использованию в сельском хозяйстве новых генотипов культурных растений.

Развитие высокоэффективных технологий секвенирования, получение референсных последовательностей геномов растений привело к «постгеномному» периоду исследований, в рамках которого осуществляются эффективный поиск генов-кандидатов хозяйственно ценных признаков, новых маркеров и вовлечение полученных данных в геномную селекцию.

В России впервые учеными из Сколковского института науки и технологий (Сколтех) совместно с коллегами из Университета Южной Калифорнии, Федерального исследовательского центра ВИР им. Н.И. Вавилова, Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур им. В.С. Пустовойта, селекционно-семеноводческой компании «Агроплазма» осуществлено широкомасштабное генотипирование коллекции подсолнечника на платформе Illumina. Исследователи провели генетический анализ и фенотипирование 601 линии культурного подсолнечника, что позволило биоинформатическим анализом выявить генетические маркеры для контроля жирнокислотного состава масла (Goryunova et al., 2019). В рамках гранта РНФ и КНФ (22-16-20015) проведено фенотипирование образцов сегрегирующих популяций риса с

различными содержанием амилозы и окраской зерновки с целью выбора SNP кандидатных маркеров для селекции риса по признаку содержания амилозы с последующим секвенированием ДНК-библиотек на приборе Illumina MiSeq (Mukhina et al., 2024).

Большое значение для использования биотехнологий в селекционных программах имеет разработка исследователей из Новосибирска. Усилиями ученых Института цитологии и генетики СО РАН, Курчатовского геномного центра ИЦиГ СО РАН, Новосибирского государственного аграрного университета и Новосибирского национального исследовательского государственного университета разработан биоинформатический конвейер GBS-DP на основе системы управления процессами Snakemake. Программа позволяет полностью автоматизировать анализ данных GBS, включая процесс установки необходимых программных пакетов и обработку больших наборов данных (более 400 образцов) (Пронозин и др., 2023).

В Санкт-Петербургском политехническом университете Петра Великого разработана SNP-панель из набора молекулярных маркеров на основе однонуклеотидных полиморфизмов генома сои, с помощью которых идентифицируются генотипы, что позволяет оценивать геномную значимость селекционного материала сои и проводить селекцию сои по комплексу хозяйственно ценных признаков – продуктивности сорта/линии, содержания масла и белка в семенах (Самсонова и др., 2021).

Зарубежные исследования по геномному подходу в практических селекционных схемах культурных растений, в том числе для риса, представляют интерес в связи с актуальностью внедрения новейших мировых достижений в селекционный процесс создания отечественных сортов.

Рис – модельное растение для изучения и понимания аспектов геномики и феномики этой культуры. Первая культура, для которой была опубликована первая референсная последовательность генома с использованием технологий NGS (2002 г.), – это рис (*Oryza sativa*). Дальнейшее применение новейших технологий секвенирования, которые дают прочтения длиной от 20000 п. н., решило проблемы полиплоидии и высокого содержания повторов. Уже в 2010 г. появилась информация о полногеномном анализе из 1536 SNP с применением технологий Illumina для генотипирования 395 разнообразных образцов риса (*O. sativa*).

Анализ был разработан на основе подмножества SNP, выявленных с использованием технологии гибридизации Perlegen, и служил для проверки большинства обнаруженных SNP в высококачественном наборе данных MBML-intersect (Zhao K. et al., 2010). Технология применялась на таких культурах, как ячмень (Yao et al., 2018), сорта и гибриды пшеницы (Turka et al., 2021), *Brassica napus* L., *Ralstonia solanacearum*, *Papaver bracteatum* (Rahmati et al., 2024), *Vigna radiata* L. (Kumari et al., 2023), *B. napus* L. (Kim et al., 2024), лонган (тайский фрукт рода *Dimocarpus*) (Riangwong et al., 2023), *Eucommia ulmoides* (произрастает в Китае) (Liu C. et al., 2022), *Cucumis sativus* L. (Kishor et

al., 2021) и многих других, в Китае, Южной Корее, США, Индии, Иране и других странах.

Результаты работ по секвенированию и ресеквенированию геномов культурных растений позволили выявить SNP и разработать SNP-чипы, которые используются для генотипирования множества генотипов. Технологии РНК-seq, экзомное секвенирование также позволяют находить новые SNP.

В области генотипирования известны работы по высокоэффективному секвенированию риса научных коллективов из Китая (Zhu et al., 2018; Eltahawy et al., 2020; Wang Y. et al., 2020; Yuyu et al., 2020; Pan et al., 2021; Yang W. et al., 2021b; Li J. et al., 2022; Du et al., 2023; Gong et al., 2023; Jin et al., 2023; Tang et al., 2023; Wang N. et al., 2023; Wu et al., 2023; Gao J. et al., 2024; Liu J. et al., 2024; Xu et al., 2024; Yang W. et al., 2024), Индии (Naidu et al., 2017; Ngangkham et al., 2018), США (Zhao K. et al., 2010; Kumar et al., 2023), Филиппин (Cuevas et al., 2016), Вьетнама (Piao et al., 2023), Индонезии (Susiyanti et al., 2020), Израиля (Heifetz, Soller, 2015), интернациональных коллективов из Филиппин, Китая и Германии (Sreenivasulu et al., 2022), Китая, Филиппин, Франции (Qiu et al., 2015), Уругвая, США, Аргентины (Quero et al., 2018), Индии и США (Kumari et al., 2023), Египта и Китая (Ali et al., 2020) и др.

Огромное количество данных секвенирования и ресеквенирования геномов риса позволило разработать базы данных для разнообразных целей, включая карту вариаций генома (the Genome Variation Map) (Song et al., 2018), RiceVarMap (Zhao H. et al., 2015), базу данных SNP-Seek (Alexandrov et al., 2015), RPN и MBK V1 (Institute of Genetics and Developmental Biology, CAS, 2018).

На основании данных секвенирования 3010 геномов риса разработаны инструменты для поиска и визуализации пангеномов риса – Rice Pan-genome Browser (RPN, <http://cgm.sjtu.edu.cn/3kricedb/>) и Rice Functional and Genomic Breeding (RFGB, <http://www.rmbreeding.cn/Index/>), содержащие геномные последовательности, аннотации генов, данные экспрессии и PAV (presence/absence variations – присутствие/отсутствие вариаций). Было включено более 12000 генов, отсутствующих в референсном геноме риса (Sun et al., 2017; Wang H. et al., 2020).

Технология GBS успешно применена для генетической детерминации признаков «число дней до цветения», «высота растений», «продуктивность метелки» в условиях стресса засухой на двух картирующих популяциях риса, полученных от скрещивания сортов Swarna\*2/Dular и IR11N121\*2/Aus 196 (Yadav et al., 2019). В результате генотипирования с использованием кастомной панели маркеров сегрегирующей популяции риса F<sub>2</sub> сорта Nirpobare с диким африканским рисом *O. longistaminata* выявлено 8154 информативных SNP-маркеров и локализованы количественные локусы (QTL), ответственные за признак «количество метелок» на хромосомах 1, 3, 4 и 8 (Furuta et al., 2017). В целях повышения эффективности селекции с использованием маркеров развивается метод высокоточного картирования локусов (QTN), ответственных за генетическую изменчивость количественных признаков (Heifetz, Soller, 2015).

Технология геномного редактирования (впервые применена на растениях в 2013 г.) на основе системы CRISPR/Cas9 (система мультиплексного редактирования генома), позволяющей вносить точечные мутации, вставлять и удалять гены в определенные участки генома, является прорывной и масштабно используется на рисе. Технология уже применена на множестве генов-мишеней риса, что позволило улучшить селекционный материал в отношении качества зерна, получать нетрансгенные растения и быстро внедрять генетическое разнообразие в селекцию сельскохозяйственных культур.

В 2017 г. китайские исследователи сообщили о создании вектора, нацеленного на восемь агрономических генов риса, с помощью системы CRISPR/Cas9. При дальнейшей генетической трансформации и секвенировании ДНК обнаружена высокая эффективность мутаций восьми целевых генов, в том числе в последующих поколениях в гомозиготном и гетерозиготных состояниях различных фенотипов, связанных с генами редактирования. Полученные результаты демонстрируют потенциал CRISPR/Cas9 для быстрого внедрения генетического разнообразия в селекцию сельскохозяйственных культур (Shen et al., 2017).

Инактивирование соответствующих ферментов при таком виде трансформации позволило увеличить и уменьшить содержание амилозы, существенно снизить содержание ионов кадмия в зерне, привело к увеличению содержания устойчивой олеиновой кислоты в зерне, приданию аромата (Lu, Zhu, 2017; Sun et al., 2017; Хлесткина, 2019; Hua et al., 2019).

### Признаки стекловидности–мучнистости зерна в молекулярной селекции риса

Внешний вид зерна напрямую связан с его свойствами – формой зерна, размерами и стекловидностью (мучнистостью) (Guo et al., 2011). За последние 20 лет зарубежными исследователями достигнут существенный прогресс в обнаружении генов QTL, определяющих важнейшие признаки, включающие внешний вид, аромат, консистенцию и питательные свойства. Маркеры, полученные на основе этих генетических открытий, стали эффективным инструментом селекции с использованием для улучшения качества риса.

Мучнистость зерна риса, вызванная рыхлыми гранулами крахмала эндосперма, снижает его качество, негативно влияя на процессы выработки рисопроductов. В многочисленных центрах по рису в Китае в последние 10 лет ключевой момент в исследованиях – изучение природы формирования мучнистого эндосперма и формы зерновки. Обнаружены сотни QTL признака мучнистости. Что касается генетической сложности и нестабильности признака мучнистости зерна риса, то до настоящего времени были точно картированы или секвенированы только несколько аллелей гена. *Chalk5* как фактор положительной регуляции, особенно экспрессирующийся в эндосперме, который был расположен на хромосоме 5, кодирующей вакуолярную пирофосфатазу, транслоцирующую H<sup>+</sup>, является первым секвенированным основным QTL, определяющим мучнистость зерновки. Он оказывает влияние

на транспортную систему зерновки, воздействуя на pH, дополнительно влияет на субклеточную ультраструктуру эндосперма и образование мучнистых пятен (Li Y. et al., 2014).

Кроме того, было точно картировано несколько QTL, таких как *qPGWC-7* (Zhou et al., 2009), *qPGWC-8* (Guo et al., 2011) и *qACE-9* (Gao F. et al., 2016), что полезно для секвенирования генов и функционального анализа. QTL содержания мучнистых зерен (PCG), *qPCG1*, был локализован в области размером 139 т.н. на длинном плече хромосомы 1 с использованием сегрегирующих популяций, полученных из остаточных гетерозигот кросса Xieqingzao B (XB)/Zhonghui 9308 (9308). Аллель из 9308 снижал PCG, но оказывал незначительное влияние на основные агрономические признаки, которые можно использовать для улучшения внешнего вида зерна без снижения урожайности (Zhu et al., 2018).

Зарегистрировано большое количество QTL, отвечающих за появление мучнистых пятен в зерне риса по всем 12 хромосомам, но немногие из них были точно картированы или секвенированы. В 2021 г. точно картировано два QTL, отвечающих за мучнистость в двух линиях с односегментным замещением (SSSL): 11-09 с замещенным сегментом от *O. sativa* и HP67-11 с замещенным сегментом от *O. glaberrima* (Yang W. et al., 2021a).

В отношении однонуклеотидного полиморфизма 3830 маркеров было сопоставлено с 12 группами сцепления общей длиной 2456.4 сМ со средним генетическим расстоянием 0.82 сМ. Было исследовано семь показателей качества зерна, в том числе прозрачность (стекловидность), содержание мучнистых зерен риса, относительной площади мучнистого пятна в зерне – в популяции F<sub>2</sub>. Всего было идентифицировано 15 QTL с баллами по логарифму шансов (LOD) > 4, которые сопоставлены с хромосомами 6, 7 и 9. Эти локусы включают четыре QTL для стекловидности, четыре – для процентного содержания мучнистого риса. Из них только один совпадал с ранее опубликованными QTL, а остальные были новыми. Путем сравнения основных областей QTL в геноме риса идентифицировано несколько ключевых генов-кандидатов, которые, как сообщается, играют решающую роль в определении характеристик зерна. Данные результаты ускорят точное картирование этих QTL и пирамидирование QTL, что будет способствовать генетическому улучшению качества риса (Jin et al., 2023).

В Институте исследований риса Аньхойской академии сельскохозяйственных наук и Агрономическом колледже Аньхойского сельскохозяйственного университета (Хэфэй, Китай) выполнен полногеномный анализ ассоциаций степени мучнистости эндосперма (DEC) и содержания мучнистых зерен (PGWC) путем объединения 1.2 млн SNP с фенотипическими данными 173 образцов риса и идентифицировано 13 QTL для DEC и 9 для PGWC (Xu et al., 2024).

Учеными из Лаборатории молекулярной селекции растений провинции Гуандун, Государственной ключевой лаборатории сохранения и использования субтропических агробиоресурсов Южно-Китайского сельскохозяйствен-

ного университета и Гуандунской лаборатории современного сельского хозяйства (Гуанчжоу) было использовано шесть QTL с низкой мучнистостью для создания 17 линий пирамидирования с 2–4 QTL. Результаты показали, что мучнистость снижалась с увеличением количества QTL в линиях пирамидирования. Сделан вывод, что с применением пирамидирования QTL генотипов с низкой мучнистостью возможно выведение высококачественных сортов риса с высокой стекловидностью зерна (низкой мучнистостью) (Yang W. et al., 2024).

Ранее описанный QTL показателя мучнистости, *qWCR4*, был подтвержден в сегрегирующей популяции BC<sub>5</sub>F<sub>2</sub> и картирован в области 35.26 кб (Shi et al., 2022).

### Признаки размеров и формы зерна в молекулярной селекции риса

Форма зерна определяется тремя признаками, длиной, шириной и толщиной зерна, и одновременно влияет на урожайность и качество риса. Хотя в последние годы секвенировано большое количество основных генов, регулирующих форму зерна, еще предстоит открыть множество второстепенных генов.

Размер зерна является одним из ключевых агрономических признаков, связанных с урожайностью и его качеством. Показано, что локусы основных количественных признаков *GS3* и *GL3.1* играют преобладающую роль в негативной регуляции размера зерна (Yuyu et al., 2020). Уже к 2018 г. более 8500 QTL, регулирующих различные агрономически важные признаки риса, включая размер зерна, были картированы с использованием различных контрастных сегрегирующих популяций, полученных от разных родителей, в том числе секвенировано и охарактеризовано несколько основных QTL, влияющих на размер зерна и урожайность риса (Ngangkham et al., 2018).

Сопоставление ассоциаций на основе 18824 высококачественных маркеров дало 38 QTL для 10 признаков, пять из которых соответствовало известным генам или точно картированным QTL (Qiu et al., 2015; Quero et al., 2018).

Результаты, полученные к 2019 г., стали основой для изучения биоразнообразия длины зерна и молекулярной селекции различных типов зерна. Анализ вторичной популяции F<sub>2</sub> от скрещивания сортов риса Nipponbare и Z741 позволил идентифицировать 20 QTL для важных агрономических признаков. Показано, что длина зерна Z741 контролируется главным QTL (*qKL3*) и второстепенным QTL (*qKL7*); секвенирование гена-кандидата выявило, что *qKL3* может быть аллелем *OsPPKL1*, кодирующего протеинфосфатазу, участвующую в передаче сигнала brassinosterоидами, а *qKL7* – неучтенный QTL; подтверждено восемь QTL, *qKL3*, *qKL7*, *qRLW3-1*, *qRLW7*, *qPH3-1*, *qKWT3*, *qKWT7* и *qNPB6*, с использованием трех отобранных линий с односегментным замещением (SSSL), S1, S2 и S3; обнаружено пять QTL: *qKL6*, *qKW3*, *qKW7*, *qKW6* и *qRLW6*, в S1, S2 и S3, которые не были обнаружены в популяции F<sub>2</sub> Nipponbare/Z741. Вероятно, минорные QTL подвержены влиянию факторов окружающей среды, так как QTL *qNPB3*, *qNPB7* и *qPL3* не были валидированы тремя SSSL (Wang H. et al., 2020).

Изучение генетических эффектов формы зерна, содержания амилозы и других признаков качества в Лаборатории генетического улучшения сельскохозяйственных культур и биотехнологии и Ключевой лаборатории генетики и селекции риса Академии сельскохозяйственных наук Гуанси (Китай) показало, что гены *gs3*, *GW7*, *TFA*, *gw8* и *chalk5* улучшают внешний вид риса. Наличие аллелей *gs3*, *GW7* и *TFA* увеличивает соотношение длины зерновки риса к ширине; добавление аллеля *gw8* может еще больше уменьшить ширину зерна.

### Полногеномные ассоциации, одновременно определяющие размер и стекловидность (мучнистость) риса

Уделяется большое внимание полногеномным ассоциативным исследованиям внешнего вида зерна (размерам, форме, мучнистости, содержанию мучнистого зерна в общей массе) (Zhao D. et al., 2022) мировой коллекции зародышевой плазмы риса, исторических селекционных популяций.

Восемь ассоциаций маркер–признак идентифицированы путем скрининга 124 генотипов с праймерами, специфичными для признаков размера зерна. Специфические маркеры признаков длины, ширины, толщины, отношения длины зерновки к ширине, *GS3RGS1* и *RM505*, потенциально могут быть использованы в качестве маркеров выбора в селекции риса (Naidu et al., 2017).

Низкая корреляция с мучнистостью была продемонстрирована при ширине зерен менее 2.0 мм с минимальными различиями между аллелями *Chalk 5* и *chalk 5* (ген, регулирующий проявление мучнистого пятна у риса) (Gao J. et al., 2024). Учеными из Сельскохозяйственной академии Гуанси показано, что *OsMKK3* кодирует киназу MAP-киназы, которая контролирует размер и мучнистость зерна, влияя на пролиферацию клеток в оболочке колосков; *OsSPL16*, *GS5* и *GIF1* оказывают существенное влияние на путь изменения размера зерна, регулируемый *OsMKK3* (Pan et al., 2021).

Разработан набор рекомбинантных инбредных линий (RIL), полученных от Gang46B (G46B) и K1075, интрогрессионной линии G46B с более низким PGWC. На основе карты сцепления, содержащей 33 маркера простого повтора последовательности (SSR), обнаружено в общей сложности 15 аддитивных QTL, определяющих шесть признаков качества, в том числе мучнистости и формы зерновки (Gao F. et al., 2016). Найден новый QTL, *qGL11*, который может быть новым, кодирующим *cyct1*, играющим специфическую роль в регулировании длины зерен (Li J. et al., 2022).

Ученые Сельскохозяйственного университета провинции Хунань провели DAP-seq множества образцов риса и показали, что сверхэкспрессия *OsFIF3* ингибирует экспрессию *FLO2* и *SUT1*, тем самым увеличивает мучнистость зерна и снижает его размеры (Tang et al., 2023).

В 2024 г. появилось сообщение, что с использованием популяции Cypress и KY131 при обратном скрещивании построена карта генетических связей со 151 полиморф-

ным маркером и с помощью анализа QTL-картирования обнаружено 37 QTL для определения формы зерна, мучнистости и содержания амилозы. Среди них три QTL – для определения формы зерна (*qGW3*, *qGL7.2* и *qLWR7.1*) и четыре – для определения мучнистости зерна (*qWBR1.2*, *qBR2*, *qWCR3* и *qWCR11*) продемонстрировали повторяемые и обнаруживаемые генетические эффекты в популяциях разных поколений. В результате *LOC\_Os03g45210* может быть геном-кандидатом для *qWCR3*.

Генетические эффекты трех QTL формы зерна – *qGL7.2*, *qLWR7.2* и *qGW3*, и трех QTL мучнистости – *qBR2*, *qWCR3* и *qWCR11*, были затем подтверждены в случайной популяции. С помощью метода анализа потомства ген *qWCR3* был точно картирован в области 100 кб на хромосоме 3. Результаты этого исследования закладывают основу для картографического секвенирования данных QTL (Liu J. et al., 2024).

Выделено два тесно связанных локуса количественных признаков (QTLs), контролирующих мучнистость и форму зерен на хромосоме 8 риса с помощью односегментных линий замещения (SSSL) (Yang W. et al., 2021b).

В области *qWCR4* гены *LOC\_Os04g50060* и *LOC\_Os04g50070* показали значительные различия в уровне экспрессии в эндосперме между двумя NIL, тогда как четыре других гена не экспрессировались. *qWCR4<sup>J23B</sup>* (аллель *qWCR4* в гене *J23B*) повышал мучнистость, количество зерен на растении, скорость завязывания семян, ширину зерна и массу тысячи зерен, способствуя более высокой урожайности с растения. Результаты исследований закладывают основу для секвенирования *qWCR4* на базе картографических данных (Shi et al., 2022).

В 2023 г. опубликованы результаты исследований по картированию локусов количественных признаков высокого разрешения путем секвенирования для определения качественных характеристик зерна риса с особым вниманием к мучнистости. Проведен полногеномный анализ ассоциаций формы зерна риса и их мучнистости на примере образцов коллекции Сианя (Китай). В панели, состоящей из 137 маркеров, показаны значительные генетические вариации по шести признакам качества зерна. Двадцать семь QTL было идентифицировано с помощью GWAS. N. Wang с коллегами (2023) считают, что полученные результаты улучшают понимание генетической основы физических признаков массы, формы зерен и мучнистости риса, и на их основе могут быть даны рекомендации для будущей селекции с использованием маркеров с QTL или пирамидирования генов для стабилизации и улучшения качества риса.

Сто восемьдесят пять рекомбинантных инбредных линий F<sub>12</sub> (RILS), полученных в США от скрещивания сортов Cypress (толерантный к HNT) и LaGrue (чувствительный к HNT), было подвергнуто скринингу на признаки качества зерна – длины зерна, ширины и относительного содержания мучнистых зерен в условиях контроля и стресса. Всего было идентифицировано 15 QTL на 9 хромосомах, отсканированных на предмет естественной генетической изменчивости в панели разнообразия японской культуры

(JDP) для выявления генов-кандидатов для определения этих параметров. Обнаружено 6160 высокоэффективных SNP (Kumar et al., 2023).

Связанный с митохондриями белок PPR (показано на стабильном мутанте WBG1) регулирует мучнистость и размеры зерна (Wu et al., 2023).

Ген *RGAI*, кодирующий  $\alpha$ -субъединицу рисового G-белка, играет важную роль в регуляции структуры риса, размера семян и реакции на абиотический стресс. Исследования китайских ученых показали, что ген *RGAI* участвует не только в контроле структуры риса и размера зерна, но и в регулировании качества риса и всхожести семян (Yang X. et al., 2024).

Недавно выявлено 25 количественных признаков, связанных с длиной, шириной и мучнистостью зерен при тепловом стрессе, или три набора перекрывающихся QTL, расположенных на хромосомах 3, 5 и 11, которые можно отнести к приоритетным генам-кандидатам для QTL, связанных с качеством внешнего вида зерна (размеры и мучнистость при тепловом стрессе). У мутантов *LOC\_Os05g06920*, *LOC\_Os05g06970* и *LOC\_Os11g28104* были повышены длина зерновки и отношение длины зерна к ширине, снижена ширина, в том числе в условиях теплового стресса; у мутантов *LOC\_Os05g06970* и *LOC\_Os11g28104* значительно снижались стекловидность зерна и его прозрачность (Chen et al., 2025).

Таким образом, предыдущие исследования показали, что многочисленные гены, связанные с качеством зерна, влияют как на размер, так и на мучнистость риса (Yang W. et al., 2021b; Zhao D. et al., 2022; Tang et al., 2023; Yang X. et al., 2024), например *OsMKK3*, *OsSPL16*, *GS5* и *GIF1* (Pan et al., 2021); несколько генов, отвечающих за форму зерен, в том числе *gw8*, *GW7*, *lgy3* и *gs9*, могут снижать содержание крахмала и значительно улучшать внешний вид зерен риса (Liu Q. et al., 2018; Zhao D. et al., 2018).

## Заключение

Полученные в мире на настоящее время результаты использования высокоэффективных биотехнологических методов углубляют понимание молекулярных механизмов, регулирующих качество зерна риса, и обеспечивают теоретическую поддержку молекулярной селекции для улучшения качества риса, в частности посредством разработки маркеров хозяйственно ценных признаков и ресурсов зародышевой плазмы для генетического улучшения культурных растений, в том числе риса, по признакам, связанным с важнейшими физическими свойствами зерна – мучнистостью–стекловидностью, формой и размерами риса.

В мировых центрах по рису обнаружены сотни QTL нежелательного признака качества зерна – мучнистости. Были точно картированы или секвенированы только несколько из них, один из которых – *Chalk5*, фактор положительной регуляции, экспрессирующийся в эндосперме, расположенный на хромосоме 5 и являющийся первым секвенированным основным QTL, определяющим мучнистость зерновки.

Кроме того, были точно картированы QTL *qPGWC-7*, *qPGWC-8*, *qACE-9*. Восемь ассоциаций маркер–признак идентифицировано путем скрининга генотипов с праймерами, специфичными для признаков размера зерна риса. Выявлены специфические маркеры признаков длины, ширины, толщины, отношения длины зерновки к ширине, *GS3RGS1* и *RM505*, которые могут быть использованы в качестве маркеров выбора в селекции. С помощью DAP-seq множества образцов риса показано, что сверхэкспрессия *OsFIF3* ингибирует экспрессию *FLO2* и *SUT1*, тем самым увеличивает мучнистость зерна и снижает его размеры. Обнаружено три QTL для определения формы зерна (*qGW3*, *qGL7.2* и *qLWR7.1*) и четыре QTL для определения мучнистости зерна (*qWBR1.2*, *qBR2*, *qWCR3* и *qWCR11*) (Liu J. et al., 2024). Показано, что многочисленные гены, связанные с качеством зерна, влияют как на размер, так и на мучнистость риса.

Таким образом, степень изученности генома риса в мире высока. Наблюдается повышенное внимание к важнейшим физическим параметрам зерна риса в исследовательских мировых центрах по рису. Исследования представляют собой непрерывный процесс с четко поставленной целью выхода на максимально возможный уровень реализации высоких параметров качества продукции из риса.

## Список литературы / References

- Алешин Е.П., Алешин Н.Е. Рис. Краснодар, 1997  
[Alyoshin E.P., Alyoshin N.E. Rice. Krasnodar, 1997 (in Russian)]
- Гаркуша С.В., Туманьян Н.Г., Мухина Ж.М., Папулова Э.Ю. Фенотипирование сортов «Коллекции генетических ресурсов риса, овощных и бахчевых культур» по технологическим признакам зерна в связи с разработкой селекционной технологии создания сортов риса с высоким пищевым качеством зерна. *Труды Кубанского государственного аграрного университета*. 2022;56: 59-63. doi 10.21515/1999-1703-98-59-63
- [Garkusha S.V., Tumanyan N.G., Mukhina Zh.M., Papulova E.Yu. Phenotyping of varieties of “Collections of genetic resources of rice, vegetable and melon crops” according to the technological characteristics of grain in connection with the development of breeding technology for the creation of rice varieties with high nutritional quality of grain. *Trudy Kubanskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universiteta = Proceedings of the Kuban State Agrarian University*. 2022;56:59-63. doi 10.21515/1999-1703-98-59-63 (in Russian)]
- Дмитриев А.А., Пушкова Е.Н., Мельникова Н.В. Секвенирование геномов растений: современные технологии и новые возможности для селекции. *Молекулярная биология*. 2022;56(4):531-545. doi 10.31857/S0026898422040048
- [Dmitriev A.A., Pushkova E.N., Melnikova N.V. Plant genome sequencing: modern technologies and novel opportunities for breeding. *Mol Biol*. 2022;56(4):495-507. doi 10.1134/s0026893322040045]
- Прозонин А.Ю., Салина Е.А., Афонников Д.А. GBS-DP: биоинформатический конвейер для обработки данных, полученных генотипированием путем секвенирования. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2023;27(7):737-745. doi 10.18699/VJGB-23-86
- [Pronozin A.Y., Salina E.A., Afonnikov D.A. GBS-DP: a bioinformatics pipeline for processing data coming from genotyping by sequencing. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov J Genet Breed*. 2023;27(7):737-745. doi 10.18699/VJGB-23-86]
- Самсонова М.Г., Нуждин С.В., Самсонова А.А., Канапин А.А., Аюпова А.Ф., Хайтович Ф.Е., Болдырев С.В. Маркеры для маркерной селекции сои по хозяйственно-полезным признакам. Пат. на изобретение. RU 2740798 С1. Опубликовано. 21.01.2021

- [Samsonova M.G., Nuzhdin S.V., Samsonova A.A., Kanapin A.A., Ayupova A.F., Khajtovich F.E., Boldyrev S.V. Markers for Marker Selection of Soya According to Utility Signs. *Invention patent RU 2740798 C1*. Publ. 21.01.2021 (in Russian)]
- Хлесткина Е.К. Геномное редактирование риса при использовании технологии CRISPR/Cas. *Биотехнология и селекция растений*. 2019;2(1):49-54. doi 10.30901/2658-6266-2019-1-49-54 [Khlestkina E.K. Rice Genome editing using CRISPR/Cas system. *Biotechnologiya i Seleksiya Rastenij = Plant Biotechnology and Breeding*. 2019;2(1):49-54. doi 10.30901/2658-6266-2019-1-49-54 (in Russian)]
- Addison M., Sarfo-Mensah P., Edusah S.E. Assessing Ghana's initiative of increasing domestic rice production through the development of rice value chain. *Glob Sci Res J*. 2015;3(4):230-237
- Alexandrov N., Tai Sh., Wang W., Mansueto L., Palis K., Fuentes R. SNP-Seek database of SNPs derived from 3000 rice genomes. *Nucleic Acids Res*. 2015;63(2):D1023-D1027. doi 10.1093/nar/gku1039
- Ali N., Li D., Eltahawy M., Abdulmajid D., Bux L., Liu E., Dang X., Hong D. Mining of favorable alleles for seed reserve utilization efficiency in *Oryza sativa* by means of association mapping. *BMC Genetics*. 2020;21(1):4. doi 10.1186/s12863-020-0811-3
- Baxla B., Thiagarajan K., Swaminathan M., Bellie A., Natarajan S., Govindan S.K. Advances in two-line hybrid rice breeding: leveraging thermosensitive genetic male sterility system in rice for improved global rice production. *Euphytica*. 2025;221:101. doi 10.1007/s10681-025-03550-3
- Chen L., Chen W., Li J., Wei Y., Qing D., Huang J., Yang X., ... Deng G., Dai G., Chen C., Liang T., Pan Y. Identifying heat adaptability QTLs and candidate genes for grain appearance quality at the flowering stage in rice. *Rice*. 2025;18(1):13. doi 10.1186/s12284-025-00770-y
- Cuevas R., Pede V., McKinley J., Velarde O., Demont M. Rice grain quality and consumer preferences: a case study of two rural towns in the Philippines. *PLoS One*. 2016;11(3):e0150345. doi 10.1371/journal.pone.0150345
- Du Y., Long Ch., Deng X., Zhang Zh., Liu J., Xu Y., Xu Y., Liu D., Zeng Y. Physiological basis of high nighttime temperature-induced chalkiness formation during early grain-filling stage in rice (*Oryza sativa* L.). *Agronomy*. 2023;13(6):1475. doi 10.3390/agronomy13061475
- Eltahawy M.S., Ali N., Zaid I.U., Li D., Abdulmajid D., Bux L., Wang H., Hong D. Association analysis between constructed SNPLDBs and GCA effects of 9 quality-related traits in parents of hybrid rice (*Oryza sativa* L.). *BMC Genomics*. 2020;21(1):30. doi 10.1186/s12864-019-6428-0
- Furuta T., Ashikari M., Jena K.K., Doi K., Reuscher S. Adapting genotyping-by-sequencing for rice F<sub>2</sub> populations. *G3: Genes Genomes, Genetics*. 2017;7(3):881-893. doi 10.1534/g3.116.038190
- Gao F., Zeng L., Qiu L., Lu X., Ren J., Wu X., Su X., Gao Y., Ren G. QTL mapping of grain appearance quality traits and grain weight using a recombinant inbred populations in rice (*Oryza sativa* L.). *J Integr Agric*. 2016;15(8):1693-1702. doi 10.1016/S2095-3119(15)61259-X
- Gao J., Gao L., Chen W., Huang J., Qing D., Pan Y., Ma Ch., Wu H., Zhou W., Li J., Yang X., Dai G., Deng G. Genetic effects of grain quality enhancement in Indica hybrid rice: insights for molecular design breeding. *Rice*. 2024;17:39. doi 10.1186/s12284-024-00719-7
- Gong D., Zhang X., He F., Chen Y., Li R., Yao J., Zhang M., Zheng W., Yu G. Genetic improvements in rice grain quality: a review of elite genes and their applications in molecular breeding. *Agronomy*. 2023; 13(5):1375. doi 10.3390/agronomy13051375
- Goryunova S.V., Goryunov D.V., Chernova A.I., Martynova E.U., Dmitriev A.E., Boldyrev S.V., Ayupova A.F., ... Gorlova L.A., Garkusha S.V., Mukhina Z.M., Savenko E.G., Demurin Y.N. Genetic and phenotypic diversity of the sunflower collection of the Pustovoit All-Russia Research Institute of Oil Crops (VNIIMK). *Helia*. 2019;42(70):45-60. doi 10.1515/helia-2018-0021
- Guo T., Liu X., Wan X., Weng J., Liu S., Liu X., Chen M., ... Guo X., Lei C., Wang J., Jiang L., Wan J. Identification of a stable quantitative trait locus for percentage grains with white chalkiness in rice (*Oryza sativa*). *J Integr Plant Biol*. 2011;53(8):598-607. doi 10.1111/j.1744-7909.2011.01041.x
- Han Y., Xu M., Liu X., Yan Ch., Korban S.S., Chen X., Gu M. Genes coding for starch branching enzymes are major contributors to starch viscosity characteristics in waxy rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Sci*. 2004;166(2):357-364. doi 10.1016/j.plantsci.2003.09.023
- Heifetz E.M., Soller M. Targeted Recombinant Progeny: a design for ultra-high resolution mapping of Quantitative Trait Loci in crosses between inbred or pure lines. *BMC Genetics*. 2015;16:76. doi 10.1186/s12863-015-0206-z
- Hua K., Zhang J., Botella J.R., Ma Ch., Kong F., Liu B., Zhu J.-K. Perspectives on the application of genome-editing technologies in crop breeding. *Mol Plant*. 2019;12(8):1047-1059. doi 10.1016/j.molp.2019.06.009
- Jin S., Xu L., Yang Q., Zhang M., Wang Sh., Wang R., Tao T., Hong L., Guo Q., Song Sh., Leng Y., Cai X., Gao J. High-resolution quantitative trait locus mapping for rice grain quality traits using genotyping by sequencing. *Front Plant Sci*. 2023;13:860664. doi 10.3389/fpls.2022.860664
- Kim W.J., Yang B., Kim D.G., Kim S.H., Lee Y.J., Kim J., Baek S.H., Kang S.Y., Ahn J.W., Choi Y.J., Bae C.H., Iwar K., Kim S.H., Ryu J. Genotyping-by-sequencing analysis reveals associations between agronomic and oil traits in gamma ray-derived mutant rapeseed (*Brassica napus* L.). *Plants*. 2024;13(11):1576. doi 10.3390/plants13111576
- Kishor D., Lee H.-Y., Hemasundar A., Kim J.-G., Lee S.-Y., Kang B.-Ch., Song K., You C.-R. Identification of an allelic variant of the *CsOr* gene controlling fruit endocarp color in cucumber (*Cucumis sativus* L.) using genotyping-by-sequencing (GBS) and whole-genome sequencing. *Front Plant Sci*. 2021;12:676884. doi 10.3389/fpls.2021.676884
- Koutroubas S., Mazzini F., Pons B., Ntanos D. Grain quality variation and relationships with morphophysiological traits in rice (*Oryza sativa* L.) genetic resources in Europe. *Field Crops Res*. 2004;86: 115-130. doi 10.1016/S0378-4290(03)00117-5
- Kumar A., Thomas J., Gill N., Dwiningsih Yh., Ruiz Ch., Famoso A., Pereira A. Molecular mapping and characterization of QTLs for grain quality traits in a RIL population of US rice under high nighttime temperature stress. *Sci Rep*. 2023;13(1):4880. doi 10.1038/s41598-023-31399-w
- Kumari A., Sharma D., Sharma P., Sil S., Wang Ch., Verma V., Patil A., ... Chandel G., Grover A., Jagadish S.V.K., Katiyar-Agarwal S., Agarwal M. Meta-QTL and haplo-pheno analysis reveal superior haplotype combinations associated with low grain chalkiness under high temperature in rice. *Front Plant Sci*. 2023;14:1133115. doi 10.3389/fpls.2023.1133115
- Li J., Yang H., Xu G., Deng K., Yu J., Xiang S., Zhou K., Zhang Q., Li R., Li M., Ling Y., Yang Zh., He G., Zhao F. QTL analysis of Z414, a chromosome segment substitution line with short, wide grains, and substitution mapping of *qGL11* in rice. *Rice*. 2022;15(1):25. doi 10.1186/s12284-022-00571-7
- Li Y., Fan C., Xing Y., Yun P., Luo L., Yan B., Peng B., Xie W., Wang G., Li X., Xiao J., Xu C., He Y. *Chalk5* encodes a vacuolar H(+)-translocating pyrophosphatase influencing grain chalkiness in rice. *Nat Genet*. 2014;46:398-404. doi 10.1038/ng.2923
- Liu C., Wang L., Lu W., Zhong J., Du H., Liu P., Du Q., Du L., Qing J. Construction of SNP-based high-density genetic map using genotyping by sequencing (GBS) and QTL analysis of growth traits in *Eucommia ulmoides* oliver. *Forests*. 2022;13(9):1479. doi 10.3390/f13091479

- Liu J., Zhang H., Wang Y., Liu E., Shi H., Gao G., Zhang Q., Zhang Q., Lou G., Jiang G., He Y. QTL analysis for rice quality-related traits and fine mapping of *qWCR3*. *Int J Mol Sci*. 2024;25(8):4389. doi 10.3390/ijms25084389
- Liu Q., Han R., Wu K., Zhang J., Ye Y., Wang S., Chen J., Pan Y., Li Q., Xu X., Zhou J., Tao D., Wu Y., Fu X. G-protein  $\beta$  subunits determine grain size through interaction with MADS-domain transcription factors in rice. *Nat Commun*. 2018;9:852. doi 10.1038/s41467-018-03047-9
- Lu Y., Zhu J.-K. Precise editing of a target base in the rice genome using a modified CRISPR/Cas9 system. *Mol Plant*. 2017;10(3):523-525. doi 10.1016/j.molp.2016.11.013
- Mukhina Zh.M., Tumanyan N.G., Garkusha S.V., Papulova E.Yu., Chukhir N.P., Chukhir I.N., Gnennyi E.Yu., Esaulova L.V., Malyuchenko E.A., Vakhrusheva N.I. Improving coloured rice grain quality through accelerated breeding. *SABRAO J Breed Genet*. 2024; 56(1):89-100. doi 10.54910/sabro2024.56.1.8
- Naidu B.S.L., Reddy V.L.V., Naik B.J., Naik E.S. Allele mining and allelic diversity of genes governing grain size related traits in rice (*Oryza sativa* L.). *Can J Biotechnol*. 2017;1:200. doi 10.24870/cjb.2017-a186
- Ngangkham U., Samantaray S., Yadav M., Kumar A., Chidambarathan P., Katara J.L. Effect of multiple allelic combinations of genes on regulating grain size in rice. *PLoS One*. 2018;13(1):e0190684. doi 10.1371/journal.pone.0190684
- Odoom D., Kugbe J., Dzomeku I., Berdjour A., Boateng D., Yaro R., Wireko P., Sam E., Ghanney Ph. Impact of production inputs and timing on crackness of rice in Northern Ghana. *Int J Agronomy*. 2021;4:1-14. doi 10.1155/2021/9982911
- Pan Y., Chen L., Zhao Y., Guo H., Li J., Rashid M.A.R., Lu Ch., ... Qing D., Gao L., Dai G., Li D., Deng G. Natural variation in *OsMCK3* contributes to grain size and chalkiness in rice. *Front Plant Sci*. 2021;12:784037. doi 10.3389/fpls.2021.784037
- Peng B., Wang L., Fan C., Jiang G., Luo L., Li Y., He Y. Comparative mapping of chalkiness components in rice using five populations across two environments. *BMC Genet*. 2014;15:49. doi 10.1186/1471-2156-15-49
- Piao R.H., Chen M.-J., Meng F.-M., Qi C.-Y., Koh H.-J., Gao M.-M., Song A.-Q., Jin Y.-M., Yan Y.-F. Identification and characterization of the chalkiness endosperm gene *CHALK-H* in rice (*Oryza sativa* L.). *J Integr Agric*. 2023;22(10):2921-2933. doi 10.1016/j.jia.2023.04.020
- Qiu X., Pang Y., Yuan Z., Xing D., Xu J., Dingkuhn M., Li Z., Ye G. Genome-wide association study of grain appearance and milling quality in a worldwide collection of indica rice germplasm. *PLoS One*. 2015;10(12):e0145577. doi 10.1371/journal.pone.0145577
- Quero G., Gutiérrez L., Monteverde E., Blanco P., Pérez de Vida F., Rosas J., Fernández S., Garaycochea S., McCouch S., Berberian N., Simondi S., Bonnacarrè V. Genome-wide association study using historical breeding populations discovers genomic regions involved in high-quality. *Plant Genome*. 2018;11(3):170076. doi 10.3835/plantgenome2017.08.0076
- Rahmati R., Nemati Z., Naghavi M., Pfanzelt S. Phylogeography and genetic structure of *Papaver bracteatum* populations in Iran based on genotyping-by-sequencing (GBS). *Sci Rep*. 2024;14(1):16309. doi 10.1038/s41598-024-67190-8
- Riangwong K., Saensuk Ch., Pitaloka M.K., Dumhai R., Ruanjichon V., Toojinda Th., Wanchana S., Arikrit S. Genetic diversity and population structure of a longan germplasm in Thailand revealed by genotyping-by-sequencing (GBS). *Horticulturae*. 2023;9(6):726. doi 10.3390/horticulturae9060726
- Shen L., Hua Y., Fu Y., Li J., Liu Q., Jiao X., Xin G., Wang J., Wang X., Yan C., Wang K. Rapid generation of genetic diversity by multiplex CRISPR/Cas9 genome editing in rice. *Sci China Life Sci*. 2017;60: 506-515. doi 10.1007/s11427-017-9008-8
- Shi H., Zhu Y., Yun P., Lou G., Wang L., Wang Y., Gao G., Zhang Q., Li X., He Y. Fine mapping of *qWCR4*, a rice chalkiness QTL affecting yield and quality. *Agronomy*. 2022;12(3):706. doi 10.3390/agronomy12030706
- Song Sh., Tian D., Li C., Tang B., Dong L., Xiao J., Bao Y., Zhao W., He H., Zhang Zh. Genome Variation Map: a data repository of genome variations in BIG Data Center. *Nucleic Acids Res*. 2018; 4(46)(D1):944-949. doi 10.1093/nar/gkx986
- Sreenivasulu N., Zhang C., Tiozon R.N. Jr., Liu Q. Post-genomics revolution in the design of premium quality rice in a high-yielding background to meet consumer demands in the 21st century. *Plant Commun*. 2022;3(3):100271. doi 10.1016/j.xplc.2021.100271
- Sun C., Hu Z., Zheng T., Lu K., Zhao Y., Wang W., Shi J., Wang C., Lu J., Zhang D., Li Z., Wei C. RPN: rice pan-genome browser for ~3000 rice genomes. *Nucleic Acids Res*. 2017;45(2):597-605. doi 10.1093/nar/gkw958
- Susiyanti S., Rusmana R., Maryani Y., Sjaifuddin S., Krisdianto N., Syabana M. The physicochemical properties of several Indonesian rice varieties. *Biotropia*. 2020;27(1):41050. doi 10.11598/btb.2020.27.1.1030
- Tang X., Zhong W., Wang K., Gong X., Xia Y., Nong J., Xiao L., Xia S. Regulation of grain chalkiness and starch metabolism by FLO2 interaction factor 3, a bHLH transcription factor in *Oryza sativa*. *Int J Mol Sci*. 2023;24(16):12778. doi 10.3390/ijms241612778
- Tyrka M., Mokrzycka M., Bakera B., Tyrka D., Szeliga M., Stojalowski S., Matysik P., Rokicki M., Rakoczy-Trojanowska M., Krajewski P. Evaluation of genetic structure in European wheat cultivars and advanced breeding lines using high-density genotyping-by-sequencing approach. *BMC Genomics*. 2021;22(1):81. doi 10.1186/s12864-020-07351-x
- Wang H., Zhang J., Farkhanda N., Li J., Sun S., He G., Zhang T., Ling Y., Zhao F. Identification of rice QTL for important agronomic traits with long-kernel CSSL-Z741 and three SSSLs. *Rice Sci*. 2020; 27(5):414-423. doi 10.1016/j.rsci.2020.04.008
- Wang N., Chen H., Qian Y., Liang Z., Zheng G., Xiang J., Feng T., Li M., Zeng W., Bao Y., Liu E., Zhang C., Xu J., Shi Y. Genome-wide association study of rice grain shape and chalkiness in a worldwide collection of Xian accessions. *Plants*. 2023;12(3):419. doi 10.3390/plants12030419
- Wang Y., Wang J., Zhai L., Liang Ch., Chen K., Xu J. Identify QTLs and candidate genes underlying source-, sink-, and grain yield-related traits in rice by integrated analysis of bi-parental and natural populations. *PLoS One*. 2020;15:e0237774. doi 10.1371/journal.pone.0237774
- Wing R., Purugganan M., Zhang Q. The rice genome revolution: from an ancient grain to Green Super Rice. *Nat Rev Genet*. 2018;19:505-517. doi 10.1038/s41576-018-0024-z
- Wu M., Cai M., Zhai R., Ye J., Zhu G., Yu F., Ye Sh., Zhang X. A mitochondrion-associated PPR protein, WBG1, regulates grain chalkiness in rice. *Front Plant Sci*. 2023;14:1136849. doi 10.3389/fpls.2023.1136849
- Xu Q., Jiang J., Jing C., Hu C., Zhang M., Li X., Shen J., Hai M., Hai M., Zhang Y., Zhang Y., Wang D., Dang X. Genome-wide association mapping of quantitative trait loci for chalkiness-related traits in rice (*Oryza sativa* L.). *Front Genet*. 2024;15:1423648. doi 10.3389/fgene.2024.1423648
- Yadav S., Sandhu N., Singh V., Catolos M., Kumar A. Genotyping-by-sequencing based QTL mapping for rice grain yield under reproductive stage drought stress tolerance. *Sci Rep*. 2019;9(1):14326. doi 10.1038/s41598-019-50880-z
- Yang W., Liang J., Hao Q., Luan X., Tan Q., Lin S., Zhu H., Liu G., Liu Z., Bu S., Wang S., Zhang G. Fine mapping of two grain chalkiness QTL sensitive to high temperature in rice. *Rice*. 2021a;14:33. doi 10.1186/s12284-021-00476-x
- Yang W., Xiong L., Liang J., Hao Q., Luan X., Tan Q., Lin S., Zhu H., Liu G., Liu Z., Bu S., Wang S., Zhang G. Substitution mapping of two closely linked QTLs on chromosome 8 controlling grain chalkiness in rice. *Rice*. 2021b;14:85. doi 10.1186/s12284-021-00526-4

- Yang W., Chen S., Hao Q., Zhu H., Tan Q., Lin S., Chen G., Li Z., Bu S., Liu Z., Liu G., Wang S., Zhang G. Pyramiding of low chalkiness QTLs is an effective way to reduce rice chalkiness. *Rice*. 2024; 17(1):4. doi 10.1038/s41598-019-50880-z
- Yang X., Lu J., Shi W., Chen Y., Yu J., Chen S., Zhao D., Huang L., Fan X., Zhang C., Zhang L., Liu Q., Li Q. *RG1* regulates grain size, rice quality and seed germination in the small and round grain mutant *srg5*. *BMC Plant Biol*. 2024;24(1):167. doi 10.1186/s12870-024-04864-5
- Yao X., Wu K., Yao Y., Bai Y., Ye J., Chi D. Construction of a high-density genetic map: genotyping by sequencing (GBS) to map purple seed coat color (*Psc*) in hulless barley. *Hereditas*. 2018;155:37. doi 10.1186/s41065-018-0072-6
- Yuyu C., Aike Z., Pao X., Xiaoxia W., Yongrun C., Beifang W., Yue Z., Liaqat S., Shihua C., Liyong C., Yingxin Zh. Effects of *GS3* and *GL3.1* for grain size editing by CRISPR/Cas9 in rice. *Rice Sci*. 2020; 27(5):405-413. doi 10.1016/j.rsci.2019.12.010
- Zhao D., Li Q., Zhang C., Zhang C., Yang Q., Pan L., Ren X., Lu J., Gu M., Liu Q. *GS9* acts as a transcriptional activator to regulate rice grain shape and appearance quality. *Nat Commun*. 2018;9(1):1240. doi 10.1038/s41467-018-03616-y
- Zhao D., Zhang C., Li Q., Liu Q. Genetic control of grain appearance quality in rice. *Biotechnol Adv*. 2022;60:108014. doi 10.1016/j.biotechadv.2022.108014
- Zhao H., Yao W., Ouyang Y., Yang W., Wang G., Lian X., Xing Y., Chen L., Xie W. RiceVarMap: a comprehensive database of rice genomic variations. *Nucleic Acids Res*. 2015;43(D1):D1018-D1022. doi 10.1093/nar/gku894
- Zhao K., Wright M., Kimball J., Eizenga G., McClung A., Kovach M., Tyagi W., Ali M.L., Tung C.W., Reynolds A., Bustamante C.D., McCouch S.R. Genomic diversity and introgression in *O. sativa* reveal the impact of domestication and breeding on the rice genome. *PLoS One*. 2010;5(5):e107780. doi 10.1371/journal.pone.0010780
- Zhou L., Chen L., Jiang L., Zhang W., Liu L., Liu X., Zhao Z., Liu S., Zhang L., Wang J., Wan J. Fine mapping of the grain chalkiness QTL *qPGWC-7* in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*. 2009; 118(3):581-590. doi 10.1007/s00122-008-0922-0
- Zhu A., Zhang Y., Zhang Z., Wang B., Xue P., Cao Y., Chen Y., Li Z., Liu Q., Cheng S., Cao L. Genetic dissection of *qPCG1* for a quantitative trait locus for percentage of chalky grain in rice (*Oryza sativa* L.). *Front Plant Sci*. 2018;9:1173. doi 10.3389/fpls.2018.01173

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 10.10.2025. После доработки 14.01.2026. Принята к публикации 16.02.2026.