

Физиология устойчивости

УДК 633.18:581.1:581.134

doi: 10.15389/agrobiology.2019.1.149rus

**ПРИЗНАКИ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ПОЛЕГАНИЕ РАСТЕНИЙ,
И ОЦЕНКА УСТОЙЧИВОСТИ К НЕМУ У ИНТЕНСИВНЫХ
И ЭКСТЕНСИВНЫХ РОССИЙСКИХ СОРТОВ РИСА (*Oryza sativa* L.)****М.А. СКАЖЕННИК, Н.В. ВОРОБЬЕВ, А.Х. ШЕУДЖЕН, В.С. КОВАЛЕВ,
И.В. БАЛЯСНЫЙ**

Полегание риса — одна из основных причин потери урожая. Оно нарушает фотосинтетическую активность растений и продуктивность посевов, при этом растения изгибаются и наклоняются, что ухудшает их освещенность, затрудняет отток пластических веществ из стебля и листьев к метелке. В результате осложняется механизированная уборка посевов риса, увеличиваются потери зерна. Установлено, что устойчивость сорта к полеганию определяется генотипом, прочностью тканей стебля, а также условиями выращивания. Нашей целью было изучение морфофизиологических признаков, обуславливающих устойчивость к полеганию у интенсивных и экстенсивных сортов риса (*Oryza sativa* L.) российской селекции. Изучали сорта риса Рапан, Визит, Гамма (интенсивные) и Соната и Атлант (экстенсивные). Исследования проводили в 2012-2015 годах, используя железобетонные микрочеки, заполненные почвой из рисовых чеков, в которых поддерживался режим орошения, характерный для коммерческих посевов. Удобрения в форме сульфата аммония, суперфосфата и хлористого калия вносили в нормах $N_{24}P_{12}K_{12}$ и $N_{36}P_{18}K_{18}$ (в расчете на 1 м² посева). В фазу цветения отбирали растения для определения сухой массы и массы органов — листьев, стеблей и метелок. В фазу полной спелости зерна учитывали площади посевов с полегшими растениями (в процентах к общему числу растений на делянке), определяли устойчивость стеблей на изгиб и содержание в их тканях целлюлозы, а также урожайность. Прочность стебля измеряли на 28-е сут от начала цветения. Отбирали главные побеги риса (по 10 шт. в 3-кратной повторности) и отрезали нижнюю часть (12 см), включающую 1-е и 2-е междоузлия соломины. Листья удаляли. Отрезки нижней частью зажимали в горизонтальном положении на штативе и их свободный конец с помощью разновесов изгибали на 30°, определяя массу нагрузки. Средняя величина этой нагрузки имела тесную связь с устойчивостью сортов к полеганию. Исследования показали, что у интенсивных сортов ассимиляты фотосинтеза в период кушения—выхода в трубку в большей степени используются на формирование генеративных органов и в меньшей — вегетативных, что приводит к повышенной продуктивности плодоноса, но с меньшей устойчивостью растений к полеганию. У сортов экстенсивного типа ассимиляты в большей мере потребляются на образование стебля и в меньшей — на формирование элементов продуктивности метелки, что снижает урожайность. При этом устойчивость посевов к полеганию повышалась благодаря большей прочности нижних междоузлий. Сопротивление нижней части стебля у интенсивных сортов составляло 56-63 г, у экстенсивных — 66-80 г, а коэффициент его корреляции с полеганием посевов в полевых условиях достигал $-0,99$ ($p \leq 0,05$). Повышение содержания целлюлозы в расчете на единицу длины стебля и увеличение сопротивления на изгиб к нижних междоузлий — основные признаки, определяющие снижения предрасположенности растений риса к полеганию.

Ключевые слова: *Oryza sativa* L., рис, интенсивные сорта, экстенсивные сорта, азотное питание, продуктивность метелок, устойчивость к полеганию, целлюлоза, сопротивление стебля на изгиб, урожайность.

Рис (*Oryza sativa* L.) — один из наиболее ценных пищевых продуктов, который использует более половины населения мира. По данным на 2014-2015 годы, его посевы в 116 странах занимали 160 млн га с годовым производством около 740 млн т, к 2020 году по прогнозу ФАО оно составит 781 млн т (при примерном сохранении посевных площадей), превысив на 2-3 % потребность в пшенице (1, 2). На 2018 год в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию, были включены 57 сортов риса, из них 31 — селекции Всероссийского НИИ риса. Удовлетворение спроса при росте потребностей и наблюдаемых климатических изменениях связывают с высокоэффективными технологиями и сортами (3-5), улучшенными по устойчивости к биотическим и абиотическим стрессам, качеству и продуктивности (6, 7). Потенциальная урожай-

ность риса значительно повысилась после «зеленой революции» благодаря созданию полукарликовых сортов (1950-е годы), трехлинейных гибридов (1970-е годы) и супергибридного риса (1996 год) (8, 9) с усиленным гетерозисом (10) и улучшенными донорно-акцепторными отношениями (11), что в целом обеспечило 12 % прибавки продуктивности по сравнению с обычными гибридами и инбредными сортами этой культуры. Кроме того, была усовершенствована технология возделывания супер-риса (10).

Полегание — один из факторов, вызывающих уменьшение урожайности у большинства хлебных злаков. Оно может снизить ее почти наполовину, особенно у высокоурожайных сортов риса (12-15). Показано, что из-за чрезмерного внесения азотных удобрений, высокой густоты стояния растений и глобального потепления климата увеличилось распространение полегания (16). Значительное полегание снижает транспирацию, транспорт питательных веществ и ассимилятов через ксилему и флоэму, что приводит к сокращению их использования при наливе зерна (17). Кроме того, листья полегших растений из-за условий повышенной влажности могут стать благоприятной средой для распространения болезней, которые снижают урожай и качество зерна (18).

Гены карликовости были введены в сорта пшеницы и риса для снижения высоты растений, чтобы улучшить устойчивость к полеганию и потенциальную урожайность (19-21). Однако уменьшение высоты растения может снижать фотосинтетическую активность и биомассу посевов (22, 23). Сокращение высоты растений на 6 см приводит к уменьшению потенциальной урожайности на 1 т/га (24). Проведенные исследования подтвердили существование конкурентных связей между потенциальной урожайностью и устойчивостью к полеганию. В практике возделывания риса эту проблему частично решают за счет применения регуляторов роста и ретардантов (25, 26).

Прочность стебля зерновых культур в первую очередь определяется морфологическими признаками и анатомической структурой растений. В частности, анатомическое строение является следствием роста и развития на клеточном уровне и зависит от экологических факторов (27). У кукурузы условия затенения приводят к уменьшению толщины механической ткани, количества сосудистых пучков, площади ксилемы и флоэмы (28), морфо-анатомические изменения сопровождаются повышением ломкости стебля (29), у пшеницы при высокой густоте стояния формируется более длинный и стройный стебель с низкой плотностью ткани, что снижает устойчивость к полеганию (30). Для риса и пшеницы, которые характеризуются высокой устойчивостью к изгибу стебля и полеганию, характерен большой наружный диаметр, толщина стенки стебля и механической ткани, большее количество крупных и мелких сосудистых пучков (31, 32). Однако А. Kelbert с соавт. (33) утверждают, что у сортов пшеницы толщина склеренхимной ткани не связана с устойчивостью к полеганию. Показано, что при полегании растений озимой ржи уменьшается прочность стебля на излом, масса второго нижнего междоузлия, масса зерна с главного колоса и растения. Изменчивость этих признаков обусловлена в большей мере степенью полегания, чем генотипом. Благодаря значительной сопряженности между элементами продуктивности, морфо-анатомическими, динамическими признаками стебля и степенью его полегания рекомендуется использовать эти параметры в качестве селекционных критериев для оценки устойчивости к полеганию (34, 35).

Оптимальные режимы применения азотных удобрений способствуют повышению урожайности риса (36, 37), но их чрезмерное использование

становится причиной полегания (38, 39). Высокие нормы азота приводят к снижению устойчивости к полеганию растений риса и пшеницы за счет увеличения количества побегов, длины нижних междоузлий, высоты растений, уменьшения сухой массы на 1 см стебля (40, 41). Показано, что полегание можно уменьшить, сокращая потребление азота, то есть риск полегания для риса оказывается самым низким при средних нормах расхода азотных удобрений (42-44).

Чтобы вести селекцию новых высокопродуктивных сортов с учетом анатомических и биохимических особенностей растений риса, необходимы данные об этих показателях у исходных родительских форм и у получаемого гибридного потомства (13, 14). Нужно также иметь представление о наследовании анатомических признаков, определяющих степень устойчивости к полеганию (45, 46), и их изменчивости у гибридов первого и последующих поколений. Кроме того, требуются нетрудоемкие и информативные методы анализа анатомических и биохимических особенностей растений риса.

В представленной работе мы впервые выявили морфофизиологические признаки, определяющие большую подверженность полеганию у российских интенсивных и экстенсивных сортов риса в зависимости от фона азотного питания. Проявление устойчивости связано с низким содержанием целлюлозы в стебле и, как следствие, с его слабой механической прочностью на изгиб. Образцы риса оценивали на устойчивость к полеганию по величине нагрузки, вызывающей изгиб стебля, которая тесно коррелирует с полегаемостью.

Нашей целью было изучение морфофизиологических признаков, связанных у интенсивных и экстенсивных сортов риса (*Oryza sativa* L.) с устойчивостью к полеганию.

Методика. Исследования проводили в 2012-2015 годах в вегетационно-микрополевых опытах (47). Сравнивали сорта риса Рапан, Визит, Гамма (интенсивные) и Соната, Атлант (экстенсивные). Опыт выполняли в железобетонных резервуарах, позволяющих поддерживать режим орошения, характерный для полевых условий. Посев осуществляли 5-7 мая, уборку — 1-5 сентября. Резервуар (площадь 3,6 м²) был заполнен лугово-черноземной почвой, взятой из рисовой оросительной системы Всероссийского НИИ риса. Фоны минерального питания — N₂₄P₁₂K₁₂ (оптимальный) и N₃₆P₁₈K₁₈ (высокий) (в расчете на 1 м²). Площадь делянки в опытах составила 1,2 м², повторность 3-кратная. Густота стояния растений — 300 шт/м².

На закрепленных площадках фиксировали число побегов. В фазу цветения отбирали растения для определения сухой массы и массы отдельных органов: листьев, стеблей и метелок. В фазу полной спелости зерна учитывали площади посевов с полегшими растениями (в процентах к общему количеству растений на делянке), определяли устойчивость стеблей на изгиб и содержание в их тканях целлюлозы (48), а также урожайность. Прочность стебля измеряли на 28-е сут от начала цветения. Отбирали главные побеги (по 10 шт.) в 3-кратной повторности и отрезали нижнюю часть (12 см), включающую 1-е и 2-е междоузлия соломины. Листья удаляли. Отрезки нижней частью зажимали в горизонтальном положении на штативе и их свободный конец с помощью разновесов изгибали на 30°, определяли массу нагрузки, рассчитывали ее среднюю величину для оценки корреляции с устойчивостью к полеганию.

Полученные данные оценивали методами двухфакторного дисперсионного и регрессионного анализа, вычисляли среднее арифметическое

(*M*) и стандартную ошибку среднего (\pm SEM) в программе Doc Statpak (49). Достоверность различий оценивали по *t*-критерию Стьюдента, различия считали статистически значимыми при $p \leq 0,05$.

Результаты. Температурные условия в годы исследований были близки к среднегодовым значениям. Начало периода со средней температурой воздуха выше 10 °С приходилось на 7-18 мая, окончание — на 17-30 сентября, продолжительность составляла 122-146 сут, сумма положительных температур — 2300-3000 °С. Отклонение средней месячной температуры от нормы в июле не превышало 2,0-3,5 °С.

Полегание растений у всех исследуемых сортов наблюдалось как на оптимальном, так и на высоком фоне питания. В последнем случае особенно сильным оно было у сортов Рапан и Гамма. Следует отметить, что высота растений у сортов риса не имеет достоверной связи со степенью полегания посевов (50). Разная устойчивость к полеганию возникает в результате неодинаковой интенсивности биосинтеза гиббереллинов и ауксинов у сортов риса при внесении средних и высоких доз азотных удобрений.

Целлюлоза служит главным компонентом клеточных стенок и сосудисто-волокнистых пучков, определяющих прочность скелетных тканей соломины. В загущенных посевах при высоком обеспечении растений азотом ее биосинтез ослаблялся, что приводило к уменьшению содержания целлюлозы в стеблях (51). В этих условиях снижалось ее количество в единице длины стебля, что связано с усиленным растяжением клеток в продольном направлении в ущерб их поперечным размерам (52). Изменения в содержании клетчатки в стебле сопровождалось полеганием растений. Разная устойчивость сортов риса к полеганию, во-первых, была связана с неодинаковым содержанием в стеблях целлюлозы, определяемым генотипом, во-вторых — с неодинаковой реакцией на повышенное азотное питание (табл. 1).

1. Содержание целлюлозы в стебле, его устойчивость на изгиб и полегаемость у сортов риса (*Oryza sativa* L.) в фазу полной спелости в зависимости от фона минерального питания ($M \pm$ SEM, 2012-2015 годы)

Сорт	Тип	Содержание целлюлозы, %	Содержание целлюлозы на 1 см стебля, мг/см	Устойчивость стебля на изгиб, г	Полегаемость, %
Минеральный фон N ₂₄ P ₁₂ K ₁₂					
Рапан	I	31,27±0,58	4,45±0,05	60,00±0,71	43,30±2,35
Визит	I	30,89±0,57	4,55±0,05	62,50±0,75	36,70±2,36
Гамма	I	29,70±0,55	4,79±0,05	60,00±0,73	40,00±2,04
Соната	II	31,87±0,86	5,85±0,06	79,80±1,18	1,00±0,04
Атлант	II	32,40±0,87	5,01±0,06	73,80±0,90	13,30±0,95
<i>r</i> с полегаемостью посевов		-0,70±0,25	-0,92±0,22	-0,99±0,04	
Минеральный фон N ₃₆ P ₁₈ K ₁₈					
Рапан	I	28,41±0,54	4,19±0,04	56,20±0,88	53,30±2,39
Визит	I	33,36±0,88	4,43±0,05	58,80±0,90	43,30±1,69
Гамма	I	29,40±0,55	4,40±0,05	57,50±0,95	50,00±2,04
Соната	II	29,49±0,56	5,06±0,06	72,30±1,17	6,70±0,28
Атлант	II	29,01±0,53	4,50±0,06	66,40±0,91	23,30±1,67
<i>r</i> с полегаемостью посевов		0,10±0,57*	-0,92±0,23	-0,99±0,03	
НСР ₀₅ по вариантам		1,67	0,17	3,4	3,27

Примечание. I — интенсивный, II — экстенсивный сорт; *r* — коэффициент корреляции.
* Значение не достоверно; остальные значения коэффициентов корреляции статистически значимы при $p \leq 0,05$.

В стеблях у сортов Рапан, Визит и Гамма с интенсивным ростом побега на фоне N₂₄P₁₂K₁₂ количество целлюлозы было существенно ниже, чем у сортов Соната и Атланта. На фоне N₃₆P₁₈K₁₈ отмечалось ее повышенное содержание у сорта Визит. Полегание растений на оптимальном азотном фоне происходило при содержании целлюлозы в стебле менее 4,8 мг,

на высоком фоне — менее 4,5 мг. Между количеством целлюлозы в расчете на 1 см длины стебля и полегаемостью посевов риса была установлена тесная обратная связь (r от $-0,92 \pm 0,22$ до $-0,92 \pm 0,23$): чем ниже содержание целлюлозы в 1 см длины стебля, тем выше полегаемость сортов при прочих равных условиях.

Выведение сортов, сочетающих продуктивность и устойчивость к неблагоприятным факторам, представляет сложную задачу. В особенности это касается повышения урожайности, которая связана с совершенствованием системы донорно-акцепторных отношений, объединяющей комплекс физиолого-морфо-биометрических признаков, которые составляют основу моделей интенсивного и экстенсивного сортов риса.

Механизмы, определяющие устойчивость к полеганию в период созревания растений, связаны с меньшим числом морфофизиологических признаков. Значение этих механизмов в повышении урожайности риса велико: неполная реализация потенциальной продуктивности у возделываемых сортов чаще всего наблюдается из-за недостаточной густоты стояния и полегания посевов в период налива зерновок (52).

В период кушения—выхода в трубку у растений формируются стебли и метелки, что влияет на устойчивость ценоза к полеганию. Эти процессы продолжаются и в фазу цветения. У изученных сортов в этот период масса стеблей и метелок существенно различалась вследствие разной интенсивности притока ассимилятов (табл. 2). У интенсивных сортов на образование стебля и его долю в массе побега использовалось меньше ассимилятов, у экстенсивных — больше, что повышало их устойчивость к полеганию. У первых это приводило к росту продуктивности плодonoса и урожая, но при меньшей устойчивости к полеганию посевов.

2. Масса стебля и метелки в фазу цветения растений, полегаемость и урожайность сортов риса (*Oryza sativa* L.) в зависимости от фона минерального питания (2012–2015 годы)

Сорт	Тип сорта	Полегаемость, %	Масса стебля		Масса метелки		Урожайность, кг/м ²	
			г	доля в массе побега, %	г	доля в массе побега, %		
Минеральный фон N ₂₄ P ₁₂ K ₁₂								
Рапан	I	43,30±2,35	1,59±0,03	62,60±0,25	0,40±0,01	15,75±0,32	1,206±0,030	
Визит	I	36,70±2,36	1,49±0,03	63,14±0,30	0,33±0,01	13,98±0,33	1,078±0,020	
Гамма	I	40,00±2,04	1,34±0,02	59,00±0,32	0,35±0,01	15,42±0,35	1,058±0,020	
Соната	II	1,00±0,04	1,64±0,04	67,77±0,33	0,32±0,01	13,22±0,31	0,994±0,020	
Атлант	II	13,30±0,95	1,95±0,04	67,71±0,34	0,32±0,01	11,11±0,28	0,933±0,010	
г с полегаемостью посевов			-0,56±0,23	-0,88±0,27	0,71±0,20	0,71±0,19	0,700±0,190	
Минеральный фон N ₃₆ P ₁₈ K ₁₈								
Рапан	I	53,30±2,39	1,55±0,03	60,31±0,32	0,40±0,01	15,56±0,32	1,264±0,050	
Визит	I	43,30±1,69	1,67±0,04	66,80±0,33	0,31±0,01	12,40±0,29	1,207±0,020	
Гамма	I	50,00±2,04	1,24±0,02	60,50±0,32	0,27±0,01	13,17±0,31	1,107±0,020	
Соната	II	6,70±0,28	1,69±0,04	67,06±0,35	0,32±0,01	12,70±0,32	1,098±0,020	
Атлант	II	23,30±1,67	2,05±0,05	69,49±0,36	0,34±0,01	11,53±0,33	0,940±0,010	
г с полегаемостью посевов			-0,55±0,23	-0,73±0,19	0,10±0,58*	0,53±0,23	0,600±0,220	
НСР ₀₅ по вариантам			3,27	0,08	1,72	0,02	0,52	0,05

Примечание. I — интенсивный, II — экстенсивный сорт. r — коэффициент корреляции.

* Значение не достоверно; остальные значения коэффициентов корреляции статистически значимы при $p \leq 0,05$.

Сорта Соната и Атлант образовывали устойчивые к изгибу стебли, но с меньшей продуктивностью метелки. Мы выявили связь полегания посевов с массой стебля и метелки в фазу цветения, а также с урожайностью (см. табл. 2), что делает возможность оценивать генотипы риса по этим признакам для выявления перспективных форм.

На оптимальном фоне азотного питания у экстенсивных сортов Атлант и Соната величина нарузки, вызывающая изгиб, составила 73,8–79,8 г,

у интенсивных сортов Рапан, Визит и Гамма — 60,0-62,5 г (см. табл. 1). На высоком азотном фоне у первых двух сортов она уменьшилась до 66,4-72,3 г, у остальных — до 56,2-58,5 г. Следовательно, сортовые различия по сопротивляемости стебля на изгиб при повышении обеспеченности растений азотом сохранялись. Мы установили сильную отрицательную зависимость между величиной нагрузки и полегаемостью (r от $-0,99 \pm 0,04$ до $-0,99 \pm 0,03$). Отметим, что по сравнению с трудоемким анализом содержания целлюлозы в стеблях риса примененная нами экспресс-оценка устойчивости по сопротивлению нижних отрезков стеблей на изгиб проста, надежна и показала высокую эффективность в течение десяти последних лет.

Формирование повышенной продуктивности сортов связано с более эффективным использованием ассимилятов фотосинтеза и запасных веществ растений на образование урожая зерна (52, 53). У высокопродуктивных сортов риса наблюдается более интенсивный приток пластических веществ к формирующейся метелке, что обуславливает образование большего числа колосков и выполненных зерновок, определяющих повышенную урожайность этих генотипов, но при этом снижается их устойчивость к полеганию (52). В сортах интенсивного типа ассимиляты в большей мере потребляются на образование вегетативных органов и в меньшей — на элементы продуктивности метелки, что приводит к повышению устойчивости растений к полеганию. Иными словами, характером распределения ассимилятов по органам побега обусловлено формирование морфологических и физиологических признаков, определяющих как величину урожая, так и устойчивости к полеганию.

У изученных сортов мы отмечаем различия по устойчивости к полеганию вследствие неодинакового содержания в стеблях целлюлозы, которое обусловлено генотипически и при этом зависит от сортовых особенностей реакции на повышенное азотное питание. Следовательно, один из подходов к управлению продуктивностью и устойчивостью риса к полеганию (как на уровне генотипа, так и посредством оптимизации агротехнологий) может основываться на контроле содержания целлюлозы в стеблях (15, 51, 52). Накопление целлюлозы на единицу длины стебля и повышение сопротивления нижних междоузлий на изгиб мы рассматриваем как главные признаки, обеспечивающие снижение полегания посевов. Полученные нами данные о роли режима азотного питания в устойчивости риса к полеганию и ее связи с продуктивностью в целом согласуются с сообщениями других авторов (40, 42-44).

Таким образом, предрасположенность растений риса к полеганию обусловлена накоплением в стебле целлюлозы, которое можно оценить по его механической устойчивости к изгибу. У изученных сортов эта устойчивость, в том числе связанная с реакцией на уровень азотного питания, неодинакова. У интенсивных сортов преобладающая часть ассимилятов фотосинтеза используется на формирование высокопродуктивной метелки, определяющей продуктивность генотипа и агрофитоценоза, но при этом снижается их устойчивость к полеганию. У экстенсивных сортов образуются более устойчивые к изгибу стебли, но с меньшей продуктивностью метелки. Эти факторы следует учитывать в программах селекции риса на продуктивность и устойчивость к полеганию.

ФБНУ Всероссийский НИИ риса,

350921 Россия, г. Краснодар, п/о Белозерный, 3,
e-mail: arrri_kub@mail.ru ✉, sma_49@mail.ru, vorobev35@inbox.ru,
bondarevatatjna@mail.ru, vs_rice@mail.ru

*Поступила в редакцию
25 декабря 2017 года*

THE TRAITS DETERMINING PLANT LODGING AND ASSESSMENT OF LODGING RESISTANCE IN INTENSIVE AND EXTENSIVE RUSSIAN RICE (*Oryza sativa* L.) VARIETIES

M.A. Skazhennik, N.V. Vorobyov, A.Kh. Sheudzen, V.S. Kovalyov, I.V. Balyasny

All-Russian Rice Research Institute, 3, Belozernii, Krasnodar, Russia 350921, e-mail arri_kub@mail.ru (✉ corresponding author), sma_49@mail.ru, vorobev35@inbox.ru, bondarevatatjna@mail.ru, vs_rice@mail.ru

ORCID:

Skazhennik M.A. orcid.org/0000-0002-8140-3287

Kovalyov V.S. orcid.org/0000-0003-2249-3603

Vorobyov N.V. orcid.org/0000-0002-6998-5771

Balyasny I.V. orcid.org/0000-0003-0678-0370

Sheudzen A.Kh. orcid.org/0000-0001-5116-197X

The authors declare no conflict of interests

Received December 25, 2017

doi: 10.15389/agrobiology.2019.1.149eng

Abstract

Lodging is one of the main causes of rice crop loss due to adverse effects on photosynthesis and plant productivity. Plant bend hinders illumination and makes it difficult for the plastic substances to flow out of the stem and leaves to the panicle. This worsens grain filling, technological and sowing qualities. Lodging restricts potential productivity of rice varieties. The resistance of a variety to lodging depends on its genotype, the strength of the stem tissues, and the growing conditions. Insufficient stability of rice plant stems occurs when the crops are thickened or subjected to high nitrogen supply, deep water in the rice field, increasing dynamic loads due to sprouting, wind, rain, dew and diseases. The objective of this study was to determine morphophysiological traits causing resistance to lodging of rice (*Oryza sativa* L.) intensive and extensive varieties with a focus on the use of laboratory method for express estimates of lodging resistance. The studied Russian rice varieties were Rapan, Vizit, Gamma of intensive type and Sonata and Atlant of extensive type. Plants grew in concrete micro-check plots filled with soil from rice check plots in which rice irrigation mode was the same as in field conditions. The fertilizers, as ammonium sulphate, superphosphate and potassium chloride, were applied at $N_{24}P_{12}K_{12}$ and $N_{36}P_{18}K_{18}$ dosages. The study showed that during tillering to booting of intensive varieties Rapan, Vizit, Gamma, photosynthesis assimilates are more used for the formation of generative organs and less vegetative, resulting in high productivity of panicle, but less lodging resistance. Varieties of extensive types, Sonata and Atlant, during tillering—booting period use more for stem formation and less for panicle productivity elements formation. This leads to a decrease in panicle productivity and yield, while the resistance of sowings to lodging increases due to higher strength of the lower internodes. To quantitate lodging resistance of rice varieties, we measured mechanical resistance of lower part of stem, including the first and the second culm internode, to bend. This index averages 56–63 g for the intensive varieties, 66–80 g for extensive varieties 66–80 g, and correlates with lodging rate of tested genotypes under field conditions at $r = -0.99$ ($p \leq 0.050$). The increase in cellulose content per unit stem length and lower internodes resistance are the main traits for reducing the lodging of rice plants.

Keywords: *Oryza sativa* L., rice, intensive varieties, extensive varieties, panicle productivity, lodging resistance, cellulose, bending resistance, yield.

REFERENCES

1. USDA. Economic Research Service. Available <https://www.ers.usda.gov/data-products/rice-yearbook/>. No date.
2. Avakyan K.M., Agarkov V.D., Alekseenko E.V., Andrusenko V.V., Bondareva T.N., Bochko T.F., Vorob'v V.I., Vorob'v N.V., Gromyko E.V., Garkusha S.V., Gospodinova V.I., Zelenskii G.L., Zinnik A.N., Kas'yanov A.I., Kovalev V.S., Kremzin N.M., Ladatko A.G., Malysheva N.N., Myrzin A.S., Parashchenko V.N., Popov V.A., Sapelkin V.K., Skazhennik M.A., Sorochinskaya E.M., Trubilin A.I., Tuman'yan N.G., Udzhukhu A.Ch., Kharitonov E.M., Chebatarov M.I., Sheudzen A.Kh., Shilovskii V.N. *Sistema risovodstva Krasnodarskogo kraia* [Rice farming system in Krasnodar region]. Krasnodar, 2011 (in Russ.).
3. Kharitonov E.M., Tuman'yan N.G. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK*, 2010, 11: 14-15 (in Russ.).
4. Chakraborty D., Ladha J.K., Rana D.S., Jat M.L., Gathala M.K., Yadav S., Rao A.N., Ramesha M.S., Raman A. A global analysis of alternative tillage and crop establishment practices for economically and environmentally efficient rice production. *Sci. Rep.*, 2017, 7(1): 9342 (doi: 10.1038/s41598-017-09742-9).
5. Stuecker M.F., Tigchelaar M., Kantar M.B. Climate variability impacts on rice production in the Philippines. *PLoS ONE*, 2018; 13(8): e0201426 (doi: 10.1371/journal.pone.0201426).

6. Wenzel G. Wissensbasiert zu optimaler qualitativer und quantitativer Anpassung der Grundnahrung smittelproduktion. «Gemeinsames Symposium der Deutschen Akademie der Naturforscher leopoldina und der osterreichischen Akademie der Wissenschaften. Wien. 30-31 Okt., 2008». *Nova acta Leopoldina*, 2010, 108(374): 69-89.
7. Zhou X., Bai X., Xing Y. A rice genetic improvement boom by Next Generation Sequencing. *Curr. Issues Mol. Biol.*, 2018, 27: 109-126 (doi: 10.21775/cimb.027.109).
8. Tang S., Ding L., Bonjean A.P. Rice production and genetic improvement in China. *Cereals in China*, 2010, 36: 15.
9. Gu M.H. Discussion on the aspects of high-yielding breeding in rice. *Acta Agronomica Sinica*, 2010, 36: 1431-1439.
10. Peng S.B., Khus G.S., Virk P., Tang Q.Y., Zou Y.B. Progress in ideotype breeding to increase rise yield potential. *Field Crop. Res.*, 2008, 108(1): 32-38 (doi: 10.1016/j.fcr.2008.04.001).
11. Zhang Y.B., Tang Q.Y., Zou Y.B., Li D.Q., Qin J.Q., Yang S.H., Chen L., Xia B., Peng S. Yield potential and radiation use efficiency of “super” hybrid rice grown under subtropical conditions. *Field Crop. Res.*, 2009, 114: 91-98 (doi: 10.1016/j.fcr.2009.07.008).
12. Zhang W.J., Li G.H., Yang Y.M., Li Q., Zhang J., Liu J.Y., Wang S., Tang S., Ding Y.F. Effects of nitrogen application rate and ratio on lodging resistance of super rice with different genotypes. *Journal of Integrative Agriculture*, 2014, 13(1): 63-72 (doi: 10.1016/S2095-3119(13)60388-3).
13. Hirano K., Ordonio R.L., Matsuoka M. Engineering the lodging resistance mechanism of post-Green Revolution rice to meet future demands. *Proc. Jpn. Acad. Ser. B Phys. Biol. Sci.*, 2017, 93(4): 220-233 (doi: 10.2183/pjab.93.014).
14. Zelenskii G.L. *Risovodstvo*, 2009, 14: 45-50 (in Russ.).
15. Zelenskii G.L. *Ris: biologicheskie osnovy seleksii i agrotekhniki* [Rice: biological foundations of breeding and agrotechnics]. Krasnodar, 2016 (in Russ.).
16. Pham Q.D., Akira A., Hirano M., Sagawa S., Kuroda E. Analysis of lodging resistant characteristics of different rice genotypes grown under the standard and nitrogen-free basal dressing accompanied with sparse planting density practices. *Plant Prod. Sci.*, 2004, 7: 243-251 (doi: 10.1626/ppp.7.243).
17. Kashiwagi T., Sasaki H., Ishimaru K., Factors responsible for decreasing sturdiness of the lower part in lodging of rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Prod. Sci.*, 2005, 8(2): 166-172 (doi: 10.1626/ppp.8.166).
18. Kono M. Physiological aspects of lodging. In: *Since of the rice*. T. Matsuo, K. Kumazawa, R. Ishii, K. Ishihara, H. Hirata (eds.). Food and Agriculture policy research Center, Tokyo, 1995. 2: 971-982.
19. Islam M.S., Peng S., Visperas R.M., Ereful N., Bhuiya M.S.U., Julfiguar A.W. Lodging-related morphological traits of hybrid rice in a tropical irrigated ecosystem. *Field Crop. Res.*, 2007, 101: 240-248 (doi: 10.1016/j.fcr.2006.12.002).
20. Bepalova L.A., Kudryashov I.N., Kolesnikov F.A., Novikov A.V., Puzyrnaya O.YU., Gritsai T.I., Nabokov G.D., Borovik A.N., Kerimov V.R. *Zemledelie*, 2014, 3: 9-12 (in Russ.).
21. Kovtun V.I., Kovtun L.N. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2014, 4: 262-263 (in Russ.).
22. Kuroda E., Ookawa T., Ishihara K. Analysis on difference of dry matter production between rice cultivars with different plant height in relation to gas diffusion inside stands. *Jpn. J. Crop Sci.*, 1989, 58(3): 374-382 (doi: 10.1626/jcs.58.374).
23. Gent M.P.N. Canopy light interception, gas exchange, and biomass in reduced height isolines of winter wheat. *Crop Sci.*, 1995, 35: 1636-1642 (doi: 10.2135/cropsci1995.0011183X003500060020x).
24. Berry P.M., Sylvester-Bradley R., Bery S. Ideotype design for lodging-proof wheat. *Euphytica*, 2007, 154: 165-179 (doi: 10.1007/s10681-006-9284-3).
25. Berry P.M., Kendall S., Rutherford Z., Griffiths S. Historical analysis of the effects of breeding on the height of winter wheat (*Triticum aestivum*) and consequences for lodging. *Euphytica*, 2015, 203: 375-383 (doi: 10.1007/s10681-014-1286-y).
26. Sinniah U.R., Wahyuni S., Syahputra B., Surya A., Gantait S. A potential retardant for lodging resistance in direct seeded rice (*Oryza sativa* L.). *Can. J. Plant Sci.*, 2012, 92, 1: 13-17 (doi: 10.4141/cjps2011-089).
27. Huber H., Brouwer J., Wettberg E.J., During H.J., Anten N.P. More cells, bigger cell or simply reorganization? Alternative Mechanisms leading to changed internode architecture under contrasting stress regimes. *New Phytol.*, 2013, 201: 193-204 (doi: 10.1111/nph.12474).
28. Cui H.Y., Jin L.B., Li B., Zhang J.W., Zhao B., Dong S.T., Liu P. Effects of shading on stalks morphology, structure and lodging of summer maize in field. *Sci. Agric. Sin.*, 2012, 45: 3497-3505.
29. Fu X.Q., Feng J., Yu B., Gao Y.J., Zheng Y.L., Yue B. Morphological, biochemical and genetic analysis of a brittle stalk mutant of maize inserted by mutator. *Journal of Integrative Agriculture*, 2013, 12: 12-18 (doi: 10.1016/S2095-3119(13)60200-2).
30. Zheng T., Chen Y., Pan G.Q., Li J.G., Li C.S., Rong X.J., Li G.R., Yang W.Y., Guo X. Ef-

- fects of plant and row allocation on population light environment and lodging resistance of strip sown wheat in drill. *Sci. Agric. Sin.*, 2013, 46: 1571-1582.
31. Kong E., Liu D., Guo X., Yang W., Sun J., Li X., Zhan K., Cui D., Lin J., Zhang A. Anatomical and chemical characteristics associated with lodging resistance in wheat. *Crop J.*, 2013, 1: 43-49 (doi: 10.1016/j.cj.2013.07.012).
 32. Duan C.R., Wang B.H., Wang P.Q., Wang D.H., Cai S.X. Relationship between the minute structure and the lodging resistance of rice stems. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 2004, 35: 155-158 (doi: 10.1016/j.colsurfb.2004.03.005).
 33. Kelbert A., Spaner D., Briggs K. The association of culm anatomy with lodging susceptibility in modern spring wheat genotypes. *Euphytica*, 2004, 136: 211-221 (doi: 10.1023/B:EUPH.0000030670.36730.a4).
 34. Ponomareva M.L., Ponomarev S.N. Morphometric parameters of stem as criteria for estimation of resistance of winter rye to lodging in the conditions of Middle Povolzh'e. *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya [Agricultural Biology]*, 2004, 3: 90-94 (in Russ.).
 35. Konovalov A.A., Shundrina I.K., Mamatyuk V.I., Goncharov N.P. *Doklady Rossiiskoi akademii sel'skokhozyaistvennykh nauk*, 2013, 5: 3-6 (in Russ.).
 36. Yang S.M., Xie L., Zheng S.L., Li J., Yuan J.C. Effects of nitrogen rate and transplanting density on physical and chemical characteristics and lodging resistance of culms in hybrid rice. *Acta Agronomica Sinica*, 2009, 35: 93-103 (doi: 10.3724/SP.J.1006.2009.00093).
 37. Guo J., Hu X., Gao L., Xie K., Ling N., Shen Q., Hu S., Guo S. The rice production practices of high yield and high nitrogen use efficiency in Jiangsu, China. *Sci. Rep.*, 2017, 7: 2101 (doi: 10.1038/s41598-017-02338-3).
 38. Wang C.Y., Dai X.L., Shi Y.H., Wang Z.L., Chen X.G., He M.R. Effects of nitrogen application rate and plant density on lodging resistance in winter wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 2012, 38(1): 121-128 (doi: 10.3724/SP.J.1006.2012.00121).
 39. Zhang J., Li G.H., Song Y.P., Zhang W.J., Yang C.D., Wang S.H., Ding Y.F. Lodging resistance of super-hybrid rice Y Liangyou 2 in two ecological regions. *Acta Agronomica Sinica*, 2013, 39: 682-692 (doi: 10.3724/SP.J.1006.2013.00682).
 40. Li G.H., Zhong X.H., Tian K., Huang N.R., Pan J.F., He T.N. Effect of nitrogen application on stem lodging resistance of rice and its morphological and mechanical mechanisms. *Sci. Agric. Sin.*, 2013, 46: 1323-1334.
 41. Duktov V.P., Duktova N.A. *Agrokhimicheskii vestnik*, 2015, 4: 13-16 (in Russ.).
 42. Shi Y.J., Huang Y.L., Shen G.L., Wang W.G., Zhang Z.Z., Shi Y.Y., Chen D.P. Effect of nitrogen application rate and planting density on mechanic characteristics of rice culms. *Chin. Agric. Sci. Bull.*, 2008, 24: 101-106.
 43. Zhang W., Wu L., Ding Y., Yao X., Wu X., Weng F., Li G., Liu Z., Tang S., Ding C., Wang S. Nitrogen fertilizer application affects lodging resistance by altering secondary cell wall synthesis in japonica rice (*Oryza sativa*). *Journal of Plant Research*, 2017, 130(5): 859-871 (doi: 10.1007/s10265-017-0943-3).
 44. Zhang W., Wu L., Wu X., Ding Y., Li G., Li J., Weng F., Liu Z., Tang S., Ding C., Wang S. Lodging resistance of Japonica rice (*Oryza sativa* L.): morphological and anatomical traits due to top-dressing nitrogen application rates. *Rice (N Y)*, 2016, 9: 31 (doi: 10.1186/s12284-016-0103-8).
 45. Yadav S., Singh U.M., Naik S.M., Venkateshwarlu C., Ramayya P.J., Raman K.A., Sandhu N., Kumar A. Molecular mapping of QTLs associated with lodging resistance in dry direct-seeded rice (*Oryza sativa* L.). *Front. Plant Sci.*, 2017, 8: 1431 (doi: 10.3389/fpls.2017.01431).
 46. Sowadan O., Li D., Zhang Y., Zhu S., Hu X., Bhanbhro LB., Edzesi WM., Dang X., Hong D. Mining of favorable alleles for lodging resistance traits in rice (*Oryza sativa*) through association mapping. *Planta*, 2018, 248(1): 155-169 (doi: 10.1007/s00425-018-2885-y).
 47. Sheudzhen A.Kh., Bondareva T.N. *Agrokhimiya. Ch. 2. Metodika agrokhimicheskikh issledovaniy [Agrochemistry. Part 2. Methods of agrochemical research]*. Krasnodar, 2015 (in Russ.).
 48. Skazhennik M.A., Vorob'ev N.V., Doseeva O.A. *Metody fiziologicheskikh issledovaniy v risovodstve [Methods of physiological research of rice]*. Krasnodar, 2009 (in Russ.).
 49. Dzyuba V.A. *Mnogofaktornyye opyty i metody biometricheskogo analiza eksperimental'nykh dannykh [Multifactorial experiments and methods of biometric analysis of experimental data]*. Krasnodar, 2007 (in Russ.).
 50. Lyakhovkin A.G. *Ris. Mirovoe proizvodstvo i genofond [Rice. World production and gene pool]*. St. Petersburg, 2005 (in Russ.).
 51. Wu L., Zhang W., Ding Y., Zhang J., Cambula E.D., Weng F., Liu Z., Ding C., Tang S., Chen L., Wang S., Li G. Shading contributes to the reduction of stem mechanical strength by decreasing cell wall synthesis in Japonica rice (*Oryza sativa* L.). *Front. Plant Sci.*, 2017, 8: 881 (doi: 10.3389/fpls.2017.00881).
 52. Vorob'ev N.V., Skazhennik M.A., Kovalev V.S. *Produktsionnyi protsess u sortov risa [Production process in rice varieties]*. Krasnodar, 2011 (in Russ.).
 53. Kolomeichenko V.V., Bedenko V.P. *Vestnik Orel'GAU*, 2008, 4: 17-21 (in Russ.).