

## СРАВНЕНИЕ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ В $F_2$ И $F_3$ У ГИБРИДА РИСА КОНТРО Х КУБОЯР

**П.И. Костылев**, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории селекции и семеноводства риса, p-kostylev@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-4371-6848;  
**А.В. Аксенов**, агроном лаборатории селекции и семеноводства риса, ORCID ID: 0000-0002-6641-878X;  
**Е.В. Краснова**, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник лаборатории селекции и семеноводства риса, ORCID ID: 0000-0002-3392-4774;  
ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской»,  
347740, Ростовская обл., г. Зерноград, Научный городок, 3; e-mail: vniizk30@mail.ru

Рис является очень влаголюбивой культурой, поэтому сильно страдает от засухи. Однако в мире в последнее время все чаще возникает дефицит пресной воды, что делает использование суходольного риса актуальным. Поэтому сорта риса с пониженной требовательностью к водообеспечению, созданные в результате селекционной работы, являются более выгодными для сельхозпроизводителей, чем агротехнические или мелиоративные мероприятия. Производство такого риса на периодическом орошении гораздо дешевле. Цель исследований – генетический анализ главных количественных признаков у гибрида Контро х Кубояр с отбором лучших форм для последующей селекции на засухоустойчивость. Исследования проводили в 2019–2020 годы на чеках Обособленного подразделения «Пролетарское» «АНЦ «Донской» в Ростовской области. В процессе исследований был сделан генетический анализ ряда количественных признаков, определяющих продуктивность растений риса. Характер наследования признаков во втором и третьем поколении был идентичным. Наследование длины метелки характеризовалось частичным отрицательным доминированием и моногенными различиями родительских сортов. Количество колосков на метелке наследовалось по типу отрицательного доминирования меньших величин признака и определялось взаимодействием двух пар генов. Масса 1000 зерен отличалась частичным доминированием больших величин признака и моногенными различиями родительских сортов. Длина и ширина зерна расщеплялась по моногибридной схеме 1:2:1, доминирование отсутствовало. Из третьего поколения отобраны лучшие раннеспелые формы с оптимальной высотой растений, длиной метелок, массой 1000 зерен и повышенной озерненностью метелки для последующего выведения засухоустойчивых сортов риса.

**Ключевые слова:** рис, гибрид, суходольный, количественные признаки, метелка, зерновка, наследование, ген.

**Для цитирования:** Костылев П.И., Аксенов А.В., Краснова Е.В. Сравнение наследования признаков в  $F_2$  и  $F_3$  у гибрида риса Контро х Кубояр // Зерновое хозяйство России. 2021. № 3(75). С. 8–14. DOI: 10.31367/2079-8725-2021-75-3-8-14.



## COMPARISON OF THE $F_2$ AND $F_3$ TRAITS' INHERITANCE BY THE RICE HYBRID 'KONTRO X KUBOYAR'

**P.I. Kostylev**, Doctor of Agricultural Sciences, professor, main researcher of the laboratory for rice breeding and seed production, p-kostylev@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-4371-6848;  
**A.V. Aksenov**, agronomist of the laboratory for rice breeding and seed production, ORCID ID: 0000-0002-6641-878X;  
**E.V. Krasnova**, Candidate of Agricultural Sciences, leading researcher of the laboratory for rice breeding and seed production, ORCID ID: 0000-0002-3392-4774  
Agricultural Research Center "Donskoy",  
347740, Rostov region, Zernograd, Nauchny Gorodok, 3; e-mail: vniizk30@mail.ru

Rice is a very moisture-loving crop, therefore it suffers greatly from drought. However, in the world in recent years, there is an increasing shortage of fresh water, which makes the use of upland rice relevant. Therefore, rice varieties with a reduced demand for water supply, developed as a result of breeding work, are more profitable for agricultural producers than agrotechnical or reclamation measures. It is much cheaper to produce such rice with periodic irrigation. The purpose of the current study was to analyze genetically the main quantitative traits of the rice hybrid 'Kontro x Kuboyar' with the selection of the best forms for subsequent breeding for drought resistance. The study was carried out in 2019–2020 on the rice plots of the special subdivision 'Proletarskoye' belonging to of the Agricultural Research Center "Donskoy" in the Rostov Region. In the course of the study there has been made a genetic analysis of a number of quantitative traits that determine rice productivity. The character of traits' inheritance in the second and third generations was identical. The inheritance of the trait 'panicle length' was characterized by partial negative dominance and monogenic differences in parental varieties. The trait 'number of spikelets per panicle' was inherited according to the type of negative dominance of smaller values of the trait and was determined by the interaction of two pairs of genes. The trait '1000-kernel weight' was identified by the partial dominance of large values of the trait and monogenic differences in the parental varieties. The traits 'kernel length' and 'kernel width' were split according to the monohybrid scheme 1:2:1, and there was no dominance. From the third generation, the best early-maturing forms with optimal values of the traits 'plant height', 'panicle length', '1000-kernel weight' and 'the best kernel percentage per panicle' were selected for the subsequent breeding of drought-resistant rice varieties.

**Keywords:** rice, hybrid, upland, quantitative traits, panicle, kernel/caryopsis, inheritance, gene.

**Введение.** Рис является очень влаголюбивой культурой, поэтому сильно страдает от засухи. Однако в мире в последнее время все чаще возникает дефицит пресной воды. Поэтому сорта риса с пониженной требовательностью к водообеспечению, созданные в результате селекционной работы, являются более выгодными для сельхозпроизводителей, чем агротехнические или мелиоративные мероприятия. Производство такого риса на периодическом орошении гораздо дешевле. Поэтому выращивание суходольного риса является актуальной задачей.

Самые высокие и наиболее устойчивые урожаи зерна зависят от возможности использования сортом почвенно-климатических условий культивирования в максимальной степени, а также способности преодолевать неблагоприятные метеорологические факторы, ухудшающие рост и развитие растений (Некрасова и др., 2017).

Селекционная работа по выведению суходольных засухоустойчивых сортов риса ведется во всем мире, особенно в Юго-Восточной Азии и Южной Америке. В селекции определены три основные цели, приводящие к повышению урожайности зерна риса в условиях недостаточного увлажнения: увеличение потенциальной урожайности зерна, выметывание и цветение во влагообеспеченный период и повышение физиологической засухоустойчивости (Bernier et al., 2008).

У риса были выявлены несколько QTL, влияющих на устойчивость к засухе за счет признаков корневой системы, листьев, стабильности клеточных мембран и осмотической регуляции (Lafitte et al., 2007). Эти локусы перенесли с помощью гибридизации с 28 донорами в урожайный сорт IR64, неустойчивый к засушливым условиям. В результате селекционной работы с помощью маркеров были отобраны 57 устойчивых линий.

Многие ученые выявили несколько QTL, контролирующих урожайность зерна и её компоненты на различающихся фонах засухи в горах Южной Индии (Babu, 2003) и низинах Таиланда (Lanceras et al., 2004).

В девятой хромосоме на участке между маркерами RM316 и RM219 был найден QTL, который влиял на уменьшение урожайности, биологической массы и индекса урожая при засухе (Yue et al., 2006).

Исследования Bernier J. в IRRI позволили выявить QTL, объясняющие 51% генетической дисперсии урожайности зерна в условиях засухи в полевых условиях на стадиях цветения и налива зерна. Эти QTL, определяющие устойчивость к нехватке влаги, могут активно использоваться в селекционных программах по засухоустойчивости риса (Bernier et al., 2008).

На хромосоме 1 был найден QTL qDTY1.1, который повышал урожайность риса в условиях засухи. Рядом с ним находился маркер RM431, с использованием которого в ПЦР-анализе со-

здали 3 засухоустойчивых сорта: Vaidehi, Dudhi, Birar (Singh et al., 2016).

В Малайзии было проведено маркерное пирамидирование локусов количественных признаков засухоустойчивости (qDTY), которые обеспечивают значительную толерантность к засухе для создания линий риса на основе популярного сорта MR219 (Shamsudin et al., 2016).

Два основных эффективных QTL (qDTY3.1 и qDTY12.1), были идентифицированы и затем интрогрессированы в высокоурожайные, но чувствительные к засухе сорта по всему миру, включая Anjali, Kalinga, IR64, TDK1, Swarna, Sabitri и Jinmibyeo (Sandhu and Kumar, 2017). Эти улучшенные сорта доказали, что имеют преимущество в урожайности и хорошо выживают в условиях засухи.

В других исследованиях с использованием маркерной селекции были созданы высокоурожайные линии риса с толерантностью к засухе (qDTY3.1 и qDTY12.1) и погружению в воду (Sub1) (Mohd Ikmal et al., 2021).

Для получения высокой и стабильной урожайности большую роль играют адаптивные свойства и устойчивость сортов к основным стрессорам средовых условий (Дубинина, 2017).

Исследования по созданию устойчивых к засухе сортов проводятся в ФНЦ риса (Харитонов и др., 2015) и в «АНЦ «Донской» (Костылев и др., 2020). Поэтому создание таких сортов для аридных условий Ростовской области является актуальным. Чтобы улучшить эффективность этой работы, нужно понимать типы наследования количественных признаков у гибридов.

Цель исследований – генетический анализ главных количественных признаков у гибрида Контроль x Кубояр с отбором лучших форм для последующей селекции на засухоустойчивость.

**Материалы и методы исследования.** Исходным материалом для анализа послужили гибриды второго-третьего поколения от скрещивания Контроль x Кубояр. Контроль – засухоустойчивый китайский сорт. Кубояр – высокоурожайный сорт «АНЦ «Донской» для условий затопления. Оба сорта – среднерослые (85–95 см). Сорт Кубояр отличается от Контроль более поздним цветением (на 9 дней), короткой вертикальной метелкой с большим количеством зерен на метелке.

Исследования проводили в 2019–2020 годы на полях ОП «Пролетарское» «АНЦ «Донской» в Ростовской области. Метеорологические условия в эти годы были вполне благоприятными для роста и развития риса. Посев риса проводили в начале мая: F<sub>2</sub> – сеялкой Wintersteiger, F<sub>3</sub> – вручную на однорядковых делянках на глубину 1 см. Уборку осуществляли вручную. Для анализа данных использовали программу Statistica 8 и Полиген А (Мережко, 2005).

Результаты и их обсуждение. Высота растений у родительских сортов была примерно одинаковой (80–85 см). Другие признаки показали существенные различия, проявившиеся при расщеплении гибридных популяций F<sub>2</sub>–F<sub>3</sub>.

В обоих поколениях по признакам «длина метелки» и «количество колосков на метелке» определено неполное отрицательное доминирование, «масса 1000 зёрен» – частичное положительное, «длина зерновки» – частичное положительное доминирование и его отсутствие, «ширина зерновки» – отсутствие доминирования (табл. 1). Величины признаков внутри сортов мало различались по годам.

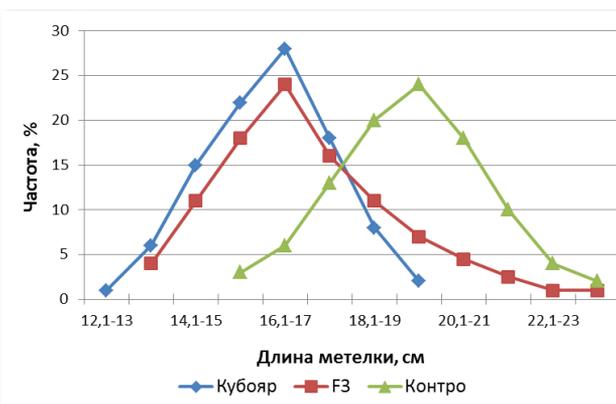
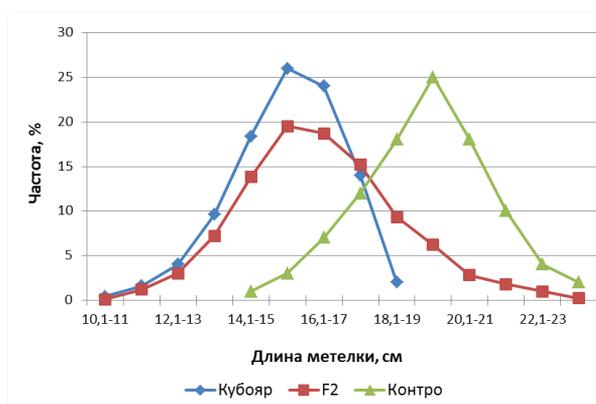
Метелки родительских сортов значительно различались между собой. У сорта Контро она была длинной, рыхлой, поникающей с небольшим количеством колосков, у сорта Кубояр – наоборот. Средняя длина метелки сорта Контро составила 18,8, Кубояр – 15,0–15,7 см, у гибридов были промежуточные значения признака, уклоняющиеся в сторону величины сорта Кубояр.

### 1. Характеристики родительских форм, гибрида и степень доминирования (2019–2020 гг.) 1. Characteristics of parental forms, the hybrid and dominance degree (2019–2020)

Название	Длина метёлки, см	Количество колосков, шт.	Масса 1000 зёрен, г	Длина зерновки, мм	Ширина зерновки, мм
Контро, 2019 г.	18,8	67,8	27,3	7,20	3,00
Контро, 2020 г.	18,8	84,6	29,6	7,53	3,06
Кубояр, 2019 г.	15,0	155,3	31,8	8,20	3,40
Кубояр, 2020 г.	15,7	162,2	31,6	8,14	3,43
Гибрид, F <sub>2</sub>	15,9	86,7	30,2	7,80	3,20
Гибрид, F <sub>3</sub>	16,5	102,2	30,9	7,83	3,26
hp F <sub>2</sub>	-0,51	-0,57	0,28	0,14	0,02
hp F <sub>3</sub>	-0,47	-0,53	0,30	0,01	0,09

Длина метелок всех гибридных растений варьировала в пределах изменчивости родительских форм. Средняя длина метелки оказалась в F<sub>2</sub> – 15,9 см, в F<sub>3</sub> – 16,5 см, доминирование было неполным отрицательным, hp = -0,51 и hp = -0,47, соответственно. Кривая распределения частот признака (КРЧ) у гибрида имела одну вершину, наблюдалась правосторонняя

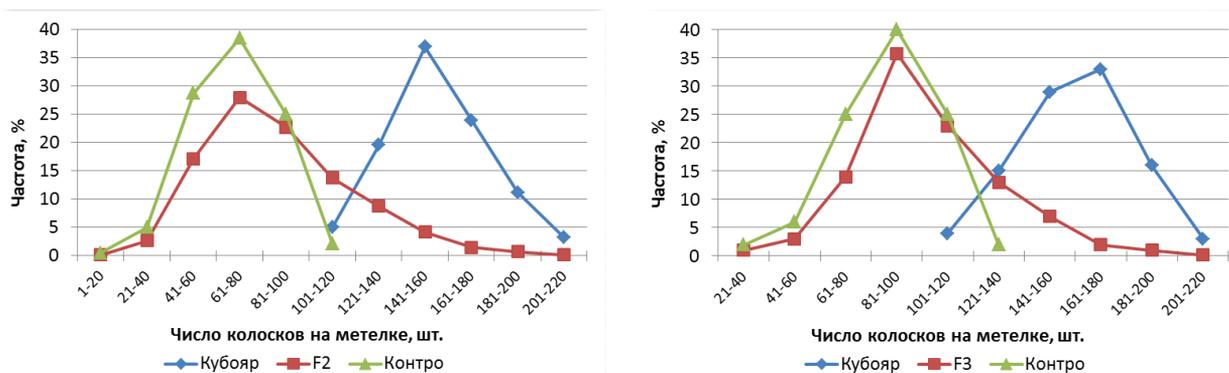
асимметрия. Вершина кривой гибрида находилась в одном классе с вершиной сорта Кубояр (рис. 1). Использование для генетического анализа компьютерной программы Полиген А позволило выявить моногенные различия между родительскими сортами и расщепление гибридов в соотношении 3:1 как у F<sub>2</sub>, так и у F<sub>3</sub>. Сила действия гена составила в F<sub>2</sub> – 3,8, в F<sub>3</sub> – 3,1 см.



**Рис. 1.** Распределение частот признака «длина метелки» у гибрида F<sub>2</sub>-F<sub>3</sub> Контро × Кубояр и его родительских форм (2019–2020 гг.)  
**Fig. 1.** Frequency distribution of the trait 'panicle length' in the rice hybrid F<sub>2</sub>-F<sub>3</sub> 'Kontro × Kuboyar' its parental forms (2019–2020)

Среднее количество колосков на метелке у исходных родительских форм значительно различалось: сорт Кубояр формировал 155,3–162,2, а Контро – 67,8–84,6 колосков. У гибрида преобладали малоозерненные формы, в среднем 86,7–102,2 колосков (табл. 1). КРЧ гибридов располагались в пределах изменчивости этого признака родительских сортов, а ее вершина сдвинута влево и находилась в одном классе с вершиной Контро (рис. 2). Они имели значительную правостороннюю асимметрию

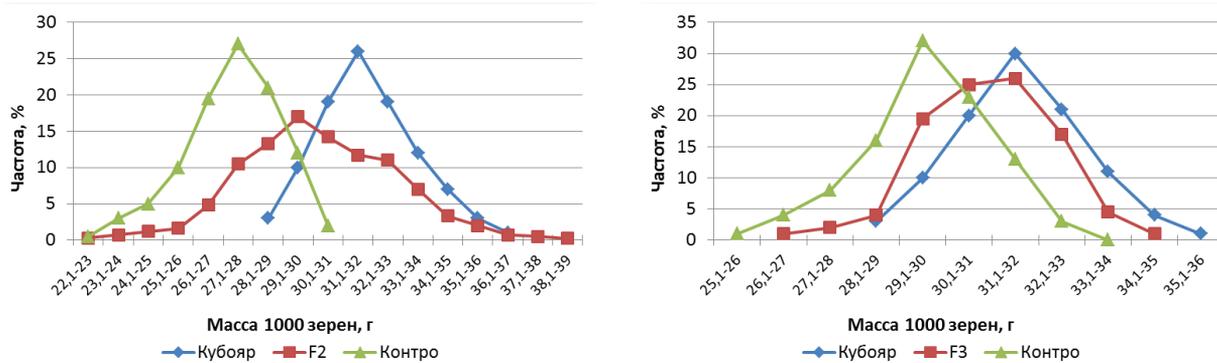
(As = 0,73–0,82). Наблюдалось отрицательное доминирование меньшего числа колосков, степень доминирования в F<sub>2</sub> и F<sub>3</sub> составила -0,57 и -0,53. Расщепление во втором и третьем поколениях происходило по дигибридной схеме при независимом комбинировании двух пар генов в соотношении 9:6:1, вследствие чего возникло 6,25% растений, несущих на метелке такое же количество колосков, как у сорта Кубояр (121–220 шт.). Сила одного гена составила в F<sub>2</sub> – 43,8, в F<sub>3</sub> – 37,8 колосков.



**Рис. 2.** Распределение частот признака «число колосков на метелке» у гибрида риса  $F_2$ – $F_3$  Контро × Кубояр и его родительских форм (2019–2020 гг.)  
**Fig. 2.** Frequency distribution of the trait 'number of spikelets per panicle' in the rice hybrid  $F_2$ – $F_3$  'Kontro × Kuboyar' its parental forms (2019–2020)

По массе 1000 зерен родительские сорта Контро и Кубояр различались на 2,0–4,5 г (табл. 1). У сорта Контро в 2019 г. она составила 27,3 г, в 2020 г. – 29,6 г. У сорта Кубояр колебания этого признака по годам были менее значительными. Масса 1000 зерен варьировала в  $F_2$  от 22 до 39 г (в среднем 30,2 г), а в  $F_3$  в более узких пределах – от 26 до 35 г (в среднем 30,9 г). КРЧ гибридов обоих поколений имели по одной вершине, которые у  $F_2$  находились между вершинами родительских сортов, а у  $F_3$  в одном классе с вершиной Кубояра (рис. 3). Наблюдалось частичное доминирова-

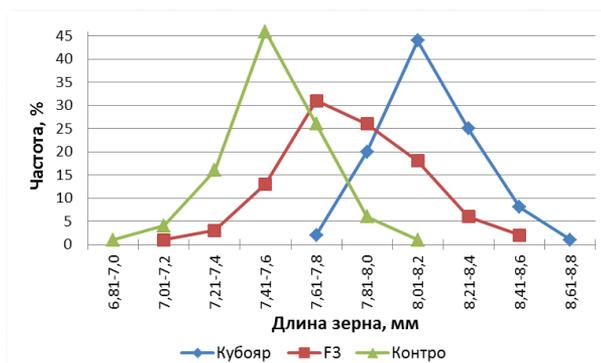
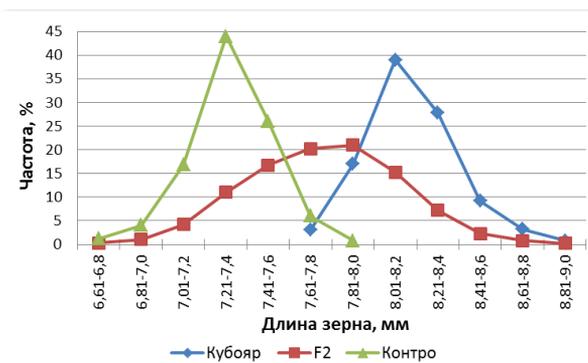
ние больших величин признака ( $h_p = 0,28$ – $0,30$ ). При этом частоты классов мелких (менее 27 г) и относительно крупных семян (более 33 г) были значительно ниже, чем частоты классов средней массы зерновки (27,1–33 г). В обоих гибридных поколениях расщепление популяции происходило в числовом отношении 1:2:1, т.е. появлялось примерно по 25% особей с массой зерновок, как у родительских сортов, что указывает на различия по аллельному состоянию одной пары генов. Сила гена составила в  $F_2$  – 4,5, в  $F_3$  – 2,0 г.



**Рис. 3.** Распределение частот признака «масса 1000 зёрен» у гибрида риса  $F_2$ – $F_3$  Контро × Кубояр и его родительских форм (2019–2020 гг.)  
**Fig. 3.** Frequency distribution of the trait '1000-kernel weight' in the rice hybrid  $F_2$ – $F_3$  'Kontro × Kuboyar' its parental forms (2019–2020)

По длине зерновки сорт Контро уступал Кубояру на 0,6–1,0 мм. У Контро она составляла по годам 7,20 и 7,53, у Кубояра – 8,20 и 8,14 мм. Гибридные поколения имели промежуточные средние значения, у  $F_2$  – 7,80 мм, у  $F_3$  – 7,83 мм. Степень доминирования составила 0,14 и 0,01 соответственно. Кривые распределения частот были почти симметричными, а варьирование признаков гибридных популя-

ций в обеих генерациях находилось в пределах родительских значений (рис. 4). На долю краевых частот гибрида приходилось по ¼ части родительских частот, что свидетельствует о моногенных различиях родительских сортов, различавшихся по аллельному состоянию одной пары генов. Расщепление происходило в соотношении 1:2:1. Сила гена составила в  $F_2$  – 1,0, в  $F_3$  – 0,6 мм.

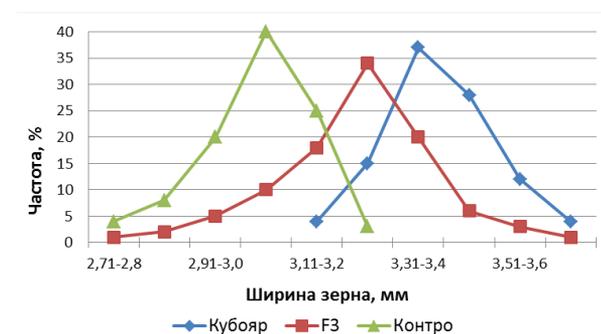
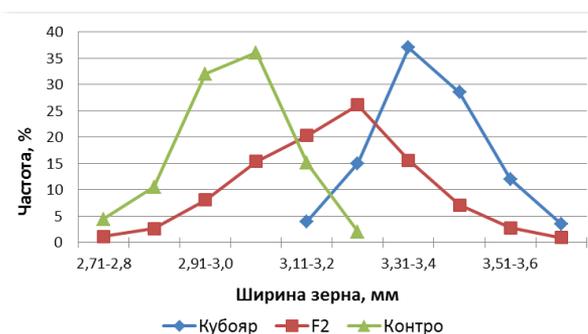


**Рис. 4.** Распределение частот признака «длина зерновки» у гибрида риса  $F_2-F_3$  Контро × Кубояр и его родительских форм (2019–2020 гг.)

**Fig. 4.** Frequency distribution of the trait 'kernel length' in the rice hybrid  $F_2-F_3$  'Kontro × Kuboyar' its parental forms (2019–2020)

Сходные закономерности наследования были установлены по ширине зерновок. КРЧ гибридов были почти симметричными, транс-

грессии отсутствовали (рис. 5). Величины признака у гибридных растений варьировали в пределах обеих родительских форм.



**Рис. 5.** Распределение частот признака «ширина зерновки» у гибрида риса  $F_2-F_3$  Контро × Кубояр и его родительских форм (2019–2020 гг.)

**Fig. 5.** Frequency distribution of the trait 'kernel width' in the rice hybrid  $F_2-F_3$  'Kontro × Kuboyar' its parental forms (2019–2020)

Родительские сорта различались на 0,40 мм. У Кубояра зерновка (3,40–3,43 мм) была несколько шире, чем у Контро (3,00–3,06 мм). У гибрида  $F_2$  средняя ширина зерновки составила 3,2, у  $F_3$  – 3,26 мм. Доминирование отсутствовало ( $h_{p_2} = 0,02$  и  $h_{p_3} = 0,09$ ), расщепление в соотношении 1:2:1 доказывает моногенные различия сортов по этому признаку. Сила гена составляет в  $F_2$  – 0,40, в  $F_3$  – 0,37 мм.

В таблице 2 представлена характеристика выделившихся скороспелых среднерослых форм  $F_3$ , которые имеют оптимальные значе-

ния длины метелок, массы 1000 зерен и размеров зерновок и повышенное количество колосков на метелках. Данные линии зацвели 24–31 июля 2020 года, тогда как сорт Контро – 29 июля, Кубояр – 7 августа. Эти и другие формы были отобраны для посева в гибридном питомнике на четвертое поколение и дальнейшей селекционной работы с ними с целью получения рекомбинантных инбредных линий, которые можно будет высеять при двух режимах полива орошения и поиска лучших из них с признаками засухоустойчивости.

## 2. Характеристика лучших форм $F_3$ в комбинации Контро × Кубояр (2020 г.)

### 2. Characteristics of the best form $F_3$ in the hybrid 'Kontro x Kuboyar' (2020)

Название	Длина метёлки, см	Общее число колосков, шт.	Масса 1000 зерен, г	Длина зерновки, мм	Ширина зерновки, мм
Контро	18,8	84,6	29,6	7,53	3,06
Кубояр	15,7	162,2	31,6	8,14	3,43
5430/1	18	109	29	7,7	2,3
5430/3	19	111	30	8,5	2,2
5441/1	15	131	28	8,2	3,3
5447/2	15	127	30	7,7	3,4
5447/3	14	118	31	8,2	3,2
5474/2	18	137	33	8,5	3,4

Название	Длина метёлки, см	Общее число колосков, шт.	Масса 1000 зерен, г	Длина зерновки, мм	Ширина зерновки, мм
5476/1	16	111	28	7,8	3,3
5476/3	18	122	30	8,1	3,1
5530/1	19	92	31	7,6	3,4
5547/1	16	118	32	7,4	3,2
5556/1	15	138	32	7,2	3,3
5556/3	15	129	32	7,4	3,2
$\sigma$	2,3	31,8	1,9	0,5	0,3

Лучшие формы по хозяйственно-биологическим признакам станут исходным материалом при выведении раннеспелых урожайных засухоустойчивых сортов риса.

#### Выводы

1. Анализ наследования длины метелки в  $F_2$  и  $F_3$  показал неполное отрицательное доминирование ( $hp_2 = -0,51$  и  $hp_3 = -0,47$ ). Родительские сорта Контро и Кубояр имели аллельные различия одной пары генов, которые расщеплялись в соотношении 3:1.

2. По количеству колосков на метелке установлено неполное отрицательное доминирование, степень которого в  $F_2$  составила  $-0,57$ , а в  $F_3$   $-0,53$ . Установлено расщепление в соотношении 9:3:3:1 по двум парам генов.

3. По массе 1000 зерен выявлено частичное доминирование больших значений при-

знака ( $hp_2 = 0,28$ ,  $hp_3 = 0,30$ ), моногенные различия родительских сортов и расщепление в соотношении 1:2:1.

4. По длине зерновки в  $F_2$  было частичное доминирование большей величины признака ( $hp_2 = 0,14$ ), а в  $F_3$  – отсутствие доминирования ( $hp_3 = 0,01$ ). Расщепление происходило в соотношении 1:2:1, показывающем различия по аллелям одной пары генов.

5. По ширине зерна доминирование отсутствовало, а сегрегация происходила в моногенном соотношении 1:2:1.

6. Выделены раннеспелые формы  $F_3$  с оптимальной высотой растений, длиной метелок, массой 1000 зерен и повышенной озерненностью метелки для последующего выведения засухоустойчивых сортов риса.

#### Библиографические ссылки

1. Дубинина О.А. Устойчивость озимой пшеницы к основным стрессовым факторам окружающей среды и погодных условий (обзор) // Зерновое хозяйство России. 2017. № 1(49). С. 23–26.
2. Костылев П.И., Краснова Е.В., Аксенов А.В. Селекционная работа по маловодотребовательному рису в АНЦ «Донской» // Зерновое хозяйство России. 2020. № 1(67). С. 54–58. <https://doi.org/10.31367/2079-8725-2020-67-1-54-58>.
3. Мережко А.Ф. Использование менделеевских принципов в компьютерном анализе наследования варьирующих признаков // Экологическая генетика культурных растений: Материалы школы молодых ученых РАСХН, ВНИИ риса. Краснодар, 2005. С. 107–117.
4. Некрасова О.А., Костылев П.И., Некрасов Е.И. Модель сорта в селекции озимой пшеницы (обзор) // Зерновое хозяйство России. 2017. № 5(53). С. 29–32.
5. Харитонов Е.М., Гончарова Ю.К., Малюченко Е.А. Генетика признаков, определяющих адаптивность риса (*Oryza sativa* L.) к абиотическим стрессам // Экологическая генетика. 2015. т. 13. № 4. С. 37–54.
6. Babu R.C., Nguyen B.D., Chamarek V., Shanmugasundaram P., Chezian P., Jeyaprakash P., Ganesh S.K., Palchamy A., Sadasivam S., Sarkarung S., Wade L.J., Nguyen H.T. Genetic analysis of drought resistance in rice by molecular markers: Association between secondary traits and field performance // Crop Science. 2003. 43. Pp.1457–1469. <https://doi.org/10.2135/cropsci2003.1457>.
7. Bernier J., Gary N., Atlin G.N., Serraj R., Kumar A., Spaner D. Breeding upland rice for drought resistance. Review // Science of Food and Agriculture. 2008. Vol. 88. Iss. 6. Pp. 927–939. <https://doi.org/10.1002/jsfa.3153>.
8. Lafitte H.R., Yongsheng G., Yan S., Li Z.K. Whole plant responses, key processes, and adaptation to drought stress: the case of rice // Journal of Experimental Botany. 2007. 58. Pp. 169–175. DOI: 10.1093/jxb/erl101.
9. Lanceras J.C., Pantuwan G.P., Jongdee B., Toojinda T. Quantitative trait loci associated with drought tolerance at reproductive stage in rice // Plant Physiology. 2004. 135. Pp. 384–399. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.103.035527>.
10. Mohd Ikmal A., Noraziyah A.A.S., Wickneswari R. Incorporating drought and submergence tolerance QTL in rice (*Oryza sativa* L.) – the effects under reproductive stage drought and vegetative stage submergence stresses // Plants. 2021. 10. Pp. 225. <https://doi.org/10.3390/plants10020225>.
11. Sandhu N., Kumar A. Bridging the rice yield gaps under drought: QTLs, genes, and their use in breeding programs // Agronomy. 2017. 7. Pp. 27.
12. Shamsudin N.A.A., Swamy B.P.M., Ratnam, W., Cruz, M.T.S., Raman A., Kumar A. Marker assisted pyramiding of drought yield QTLs into a popular Malaysian rice cultivar, MR219 // BMC Genet. 2016. 17. Pp. 30.
13. Singh R, Singh Y, Xalaxo S, Verulkar S. et al. From QTL to variety- harnessing the benefits of QTLs for drought, flood and salt tolerance in mega rice varieties of India through a multi-institutional network. Plant Science, 2016. Vol. 242. Pp. 278–287.

14. Yue B., Xue W., Xiong L., Yu X., Luo L., Cui K., Jin D., Xing Y., Zhang Q. Genetic basis of drought resistance at reproductive stage in rice: Separation of drought tolerance from drought avoidance // *Genetics*. 2006. Vol. 172. No. 2. Pp. 1213–1228. DOI: 10.1534/genetics.105.045062.

### References

1. Dubinina O.A. Ustojchivost' ozimoy pshenicy k osnovnym stressovym faktorom okruzhayushchej sredy i pogodnyh uslovij (obzor) [Winter wheat resistance to the main stress factors of the environment and weather conditions (review)] // *Zernovoe hozyajstvo Rossii*. 2017. № 1(49). S. 23–26.
2. Kostylev P.I., Krasnova E.V., Aksekov A.V. Selekcionnaya rabota po malovodotrebovatel'nomu risu v ANC «Donskoj» [Breeding work on low-water-demanding rice in the ARC "Donskoy"] // *Zernovoe hozyajstvo Rossii*. 2020. № 1 (67). S. 54–58. <https://doi.org/10.31367/2079-8725-2020-67-1-54-58>.
3. Merezhko A.F. Ispol'zovanie mendeleevskih principov v komp'yuternom analize nasledovaniya var'iruyushchih priznakov [The application of Mendeleev's principles in computer analysis of the inheritance of varying traits] // *Ekologicheskaya genetika kul'turnyh rastenij: Materialy shkoly molodyh uchenyh RASKHN, VNII risa. Krasnodar, 2005*. S. 107–117.
4. Nekrasova O.A., Kostylev P.I., Nekrasov E.I. Model' sorta v selekcii ozimoy pshenicy (obzor) [A variety model in winter wheat breeding (review)] // *Zernovoe hozyajstvo Rossii*. 2017. № 5(53). S. 29–32.
5. Haritonov E.M., Goncharova YU.K., Malyuchenko E.A. Genetika priznakov, opredelyayushchih adaptivnost' risa (*Oryza sativa* L.) k abioticheskim stressam [Genetics of traits that determine rice adaptability (*Oryza sativa* L.) to abiotic stresses] // *Ekologicheskaya genetika*. 2015. t. 13. № 4. S. 37–54.
6. Babu R.C., Nguyen B.D., Chamarek V., Shanmugasundaram P., Chezhian P., Jeyaprakash P., Ganesh S.K., Palchamy A., Sadasivam S., Sarkarung S., Wade L.J., Nguyen H.T. Genetic analysis of drought resistance in rice by molecular markers: Association between secondary traits and field performance // *Crop Science*. 2003. 43. Pp.1457–1469. <https://doi.org/10.2135/cropsci2003.1457>.
7. Bernier J., Gary N., Atlin G.N., Serraj R., Kumar A., Spaner D. Breeding upland rice for drought resistance. *Review // Science of Food and Agriculture*. 2008. Vol. 88. Iss. 6. Pp. 927–939. <https://doi.org/10.1002/jsfa.3153>.
8. Lafitte H.R., Yongsheng G., Yan S., Li Z.K. Whole plant responses, key processes, and adaptation to drought stress: the case of rice // *Journal of Experimental Botany*. 2007. 58. Pp. 169–175. DOI: 10.1093/jxb/erl101.
9. Lanceras J.C., Pantuwan G.P., Jongdee B., Toojinda T. Quantitative trait loci associated with drought tolerance at reproductive stage in rice // *Plant Physiology*. 2004. 135. Pp. 384–399. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.103.035527>.
10. Mohd Ikmal A., Noraziyah A.A.S., Wickneswari R. Incorporating drought and submergence tolerance QTL in rice (*Oryza sativa* L.) – the effects under reproductive stage drought and vegetative stage submergence stresses // *Plants*. 2021. 10. Pp. 225. <https://doi.org/10.3390/plants10020225>.
11. Sandhu N., Kumar A. Bridging the rice yield gaps under drought: QTLs, genes, and their use in breeding programs // *Agronomy*. 2017. 7. Pp. 27.
12. Shamsudin N.A.A., Swamy B.P.M., Ratnam, W., Cruz, M.T.S., Raman A., Kumar A. Marker assisted pyramiding of drought yield QTLs into a popular Malaysian rice cultivar, MR219 // *BMC Genet*. 2016. 17. Pp. 30.
13. Singh R, Singh Y, Xalaxo S, Verulkar S. et al. From QTL to variety- harnessing the benefits of QTLs for drought, flood and salt tolerance in mega rice varieties of India through a multi-institutional network. *Plant Science*, 2016. Vol. 242. Pp. 278–287.
14. Yue B., Xue W., Xiong L., Yu X., Luo L., Cui K., Jin D., Xing Y., Zhang Q. Genetic basis of drought resistance at reproductive stage in rice: Separation of drought tolerance from drought avoidance // *Genetics*. 2006. Vol. 172. No. 2. Pp. 1213–1228. DOI: 10.1534/genetics.105.045062.

Поступила: 3.03.21; принята к публикации: 14.04.21.

**Критерии авторства.** Авторы статьи подтверждают, что имеют на статью равные права и несут равную ответственность за плагиат.

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

**Авторский вклад.** Костылев П.И. – общее научное руководство, постановка цели и задач, анализ литературных данных, формирование методологии исследования и концепции статьи, анализ данных, написание текста статьи; Аксенов А.В. – закладка опыта, посев сортов и образцов, отбор растений для анализа, промеры и подсчеты, заполнение таблиц; Краснова Е.В. – руководство технологическими процессами, выращивание растений, структурный анализ.

**Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.**