

ИЗУЧЕНИЕ ЭНЕРГИИ НАЧАЛЬНОГО РОСТА РАСТЕНИЙ ОБРАЗЦОВ РИСА В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ

П. И. Костылев, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории селекции и семеноводства риса, ORCID ID: 0000-0002-4371-6848;

В. А. Голубова, кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории физиологии растений ORCID ID: 0000-0002-5340-4901;

Н. В. Калинина, младший научный сотрудник лаборатории клеточной селекции, ORCID ID: 0000-0002-2305-4189;

Н. Н. Вожжова, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник лаборатории клеточной селекции, ORCID ID: 0000-0002-2046-4000

ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской»,

347740, Ростовская обл., г. Зерноград, Научный городок, 3; e-mail: vniizk30@mail.ru

В статье представлены результаты оценки образцов риса по способности энергичного роста растений из-под слоя воды. Устойчивость сортов к затоплению очень актуальна в России при борьбе с сорными растениями за счет глубокого слоя воды, который сорняки не могут преодолеть. Цель исследования: оценка селекционных образцов риса на устойчивость к затоплению и выделение лучших из них для использования в скрещиваниях при выведении устойчивых к затоплению сортов риса. Для исследований взяты образцы, полученные в лаборатории селекции и семеноводства риса АНЦ «Донской» от гибридизации отечественных сортов Кубояр и Контакт с азиатскими сортами Mazhan Red, Kharsu 80A, Khao Hlan On – донорами гена устойчивости к затоплению. Исследования проводили с использованием стеклянных цилиндров высотой 42 см. В результате оценки 48 сортообразцов риса выявлены формы, имеющие наибольшие темпы начального роста и способность преодолевать большой слой воды в анаэробных условиях. Результаты проращивания в цилиндрах показали существенные различия между растениями по скорости роста под водой: через 3 дня от посева семян длина ростков варьировала от 0,1 до 1,7 см, на 8-й день – от 2,0 до 12,0 см, на 13-й – от 8,4 до 47,0 см. Три четверти образцов через 2 недели имели небольшую высоту растений – до 30 см, четвертая часть образцов превышала эту величину. Наибольшая длина проростков была у образцов 1006 (47,0 см), 998 (45,3 см) и 997 (40,3 см), которые можно выращивать в поле без гербицидов по технологии получения всходов из-под слоя воды или использовать в качестве доноров высокой энергии роста. Выделен материал, имеющий практическую значимость для селекционного процесса.

Ключевые слова: рис, затопление, энергия роста, абиотический стресс, устойчивость к погрузению.

Для цитирования: Костылев П. И., Голубова В. А., Калинина Н. В., Вожжова Н. Н. Изучение энергии начального роста растений риса в лабораторных условиях // Зерновое хозяйство России. 2022. Т.14, № 5. С. 77–83. DOI: 10.31367/2079-8725-2022-82-5-77-83.



STUDY OF THE INITIAL GROWTH ENERGY OF THE RICE SAMPLES IN THE LABORATORY CONDITIONS

P. I. Kostylev, Doctor of Agricultural Sciences, professor, main researcher of the laboratory for rice breeding and seed production, ORCID ID: 0000-0002-4371-6848;

V. A. Golubova, Candidate of Biological Sciences, researcher of the laboratory for plant physiology, ORCID ID: 0000-0002-5340-4901;

N. V. Kalinina, junior researcher of the laboratory for cell breeding, ORCID ID: 0000-0002-2305-4189;

N. N. Vozhzhova, Candidate of Agricultural Sciences, senior researcher of the laboratory for cell breeding, ORCID ID: 0000-0002-2046-4000

FSBSI "Agricultural Research Center "Donskoy",

347740, Rostov region, Zernograd, Nauchny Gorodok, 3; e-mail: vniizk30@mail.ru

The current paper has presented the results of estimating rice samples for the ability of energetic plant growth from under a layer of water. The resistance of varieties to flooding is of great relevance in Russia in the fight against weeds due to the deep layer of water that weeds cannot overcome. The purpose of the study was to estimate rice breeding samples for resistance to flooding and to select the best of them for use in crossings when breeding rice varieties resistant to flooding. For the study there have been taken the samples developed in the laboratory of rice breeding and seed production of the ARC "Donskoy" from the hybridization of domestic varieties 'Kuboyar' and 'Kon-takt' with such Asian varieties as 'Mazhan Red', 'Kharsu 80A', 'Khao Hlan On' as the donors of the flood resistance gene. The study was carried out using glass cylinders of 42 cm high. As a result of the estimation of 48 rice varieties, there were identified the forms that have the highest initial growth rates and the ability to overcome a large layer of water under anaerobic conditions. The results of germination in cylinders showed significant differences between plants in terms of growth rate under water: after 3 days from seed sowing, the length of the sprouts varied from 0.1 to 1.7 cm, on the 8th day it ranged from 2.0 to 12.0 cm, on the 13th it was from 8.4 to 47.0 cm. Three forth of the samples after 2 weeks had a small plant height up to 30 cm, the rest part of the samples exceeded this value. The greatest sprouts' length was in the samples '1006' (47.0 cm), '998' (45.3 cm) and '997' (40.3 cm), which can be grown in the field without herbicides using the technology of obtaining shoots from under a layer of water or used as donors of high growth energy. There has been identified the material of practical importance for the breeding process.

Keywords: rice, flooding, growth energy, abiotic stress, immersion resistance.

Введение. Наводнение или затопление являются одним из основных экологических стресс-факторов, влияющих на многие искусственные и естественные экосистемы во всем мире. Увеличение частоты и продолжительности сильных дождей из-за изменения климата отрицательно сказывается на росте и развитии растений, что в конечном итоге приводит к гибели растений, если оно сохраняется в течение нескольких дней. Большинство сельскохозяйственных культур, особенно рис, будучи полуводным растением, сильно страдают от затопления, что приводит к ежегодной потере урожая. Генетическая изменчивость реакции растений на затопление включает различные схемы: 1) покой, который позволяет выдерживать длительное время под водой, 2) стратегию быстрого удлинения стебля при изменениях в строении растений и метаболизме. Изучение механизма выживания при наводнении у риса дало важные сведения о развитии, физиологии и молекулярные стратегии выживания при погружении в воду. Значительный прогресс в селекции сортов риса, устойчивых к затоплению, был достигнут за последнее десятилетие после успешной идентификации и картирования локуса количественного признака (QTL) устойчивости к затоплению, обозначенного как *Submergence 1 (Sub1)*, из стародавнего сорта FR13A. Используя возвратное скрещивание с помощью маркеров, *Sub1* был включен во многие элитные сорта за короткое время и с высокой точностью по сравнению с традиционными методами селекции (Oladosu et al., 2020).

Большинство сортов риса неспособны прорасти и достичь поверхности воды при полном погружении. Следовательно, устойчивость к анаэробным условиям во время прорастания является важным признаком для выращивания риса прямым посевом в орошаемых экосистемах (Septiningsih et al., 2013). Высокая энергия и скорость начального роста растений представляет собой вторую стратегию выживания растений в условиях длительного затопления. Поэтому необходимо изучать полиморфизм различных форм риса по устойчивости к длительному глубокому уровню воды.

Энергия раннего прорастания (ЭРП) является основной целью селекции риса, особенно при прямом посеве. Китайские ученые идентифицировали 3 локуса количественного признака (QTL), влияющих на ЭРП. Это исследование обеспечивает теоретическую основу и генетические ресурсы при селекции риса для прямого посева (Yang et al., 2021).

В Индии были отобраны линии с сильной энергией раннего роста и быстрым равномерным прорастанием в сочетании с хорошей урожайностью с целью генетического улучшения генотипов риса для получения ранней энергии. Это делается для достижения равномерности популяции растений в поле за счет эффективного и быстрого прорастания семян из глубины почвы и раннего появления всхо-

дов, что способствует сокращению числа сорняков. Отобранные линии использованы в качестве доноров при выведении новых сортов риса с более высокой урожайностью (Singh et al., 2017).

В обзоре китайских ученых (Zhao et al., 2021) освещены текущие достижения в идентификации локусов количественных признаков (QTL) и регуляторных генов, влияющих на энергию прорастания и скорость роста риса. Эти гены будут способствовать повышению жизнеспособности семян с помощью селекционных и биотехнологических подходов.

Междоузлия глубоководного риса удлиняются в ответ на повышение уровня воды, чтобы его листья оставались над поверхностью воды и избегали кислородного голодания. Это удлинение стимулируется генами, регулируемые этиленом, *Snorkel1* и *Snorkel2*. Напротив, когда внезапное наводнение происходит на стадии всходов, устойчивый к погружению рис, несущий ген *Sub1A*, остается низкорослым и выживает в воде в течение нескольких недель, чтобы избежать потребления энергии, связанного с удлинением растения, а затем возобновляет свой рост, используя его сохраненную энергию после отступления воды. Однако глубоководный и устойчивый к затоплению рис имеет противоположную реакцию на затопление, а именно: подниматься над поверхностью за счет удлинения стебля или оставаться в низкорослом состоянии под водой, пока наводнение не отступит (Nagai et al., 2010).

Гены *Snorkel1 (SK1)* и *Snorkel2 (SK2)*, выявленные на хромосоме 12, определяют чувствительность к этилену и регулируют удлинение междоузлий глубоководного риса в ответ на погружение. У нормального культивируемого риса гены *SK* отсутствуют (Nagai et al., 2022).

В «ФНЦ риса» было установлено, что массу проростков российских сортов определяют локусы, которые находятся на 4-й, 5-й, 9-й и 12-й хромосомах риса. Два хромосомных региона на 4-й и 9-й хромосомах (RM126, RM242) обуславливали длину зародышевого корня, локус на 5-й хромосоме, расположенный в районе маркера RM289, – высоту проростка (Харитонов и др., 2019; Бруяко, 2016).

Для крупномасштабного скрининга зародышевой плазмы риса с устойчивостью к стрессу, вызванному погружением, японские ученые разработали два новых метода анализа, которые были основаны главным образом на силе проростков, оцениваемой по способности быстрого удлинения побегов в условиях погружения. Их результаты показывают, что сила роста проростков служит механизмом устойчивости риса к затоплению. Показана взаимосвязь между энергией прорастания, основанной на быстром удлинении побега, и устойчивостью к погружению в воду, обусловленной восстановлением после стресса, вызванного погружением (Скаженник и др., 2016).

Цель исследования: оценка селекционных образцов риса на устойчивость к затоплению

и выделение лучших из них для использования в скрещиваниях при выведении устойчивых к затоплению сортов риса.

Материалы и методы исследований. Материалом исследований были 48 селекционных образцов риса, полученных в лаборатории селекции и семеноводства риса АНЦ «Донской» от скрещивания отечественных сортов Кубояр и Контакт с азиатскими сортами Mazhan Red, Kharsu 80A, Khao Hlan On – доно-

рами гена устойчивости к затоплению Snorkel. Для их оценки нами была модифицирована методика Ху и Maskill (1996), разработанная для оценки устойчивости риса к длительному погружению в воду. Для проращивания семян и роста растений использовали мерные цилиндры высотой 42 см. Цилиндры заполняли полевой почвой на 5 см, заливали водопроводной водой и опускали на поверхность по 10 семян (рис. 1).

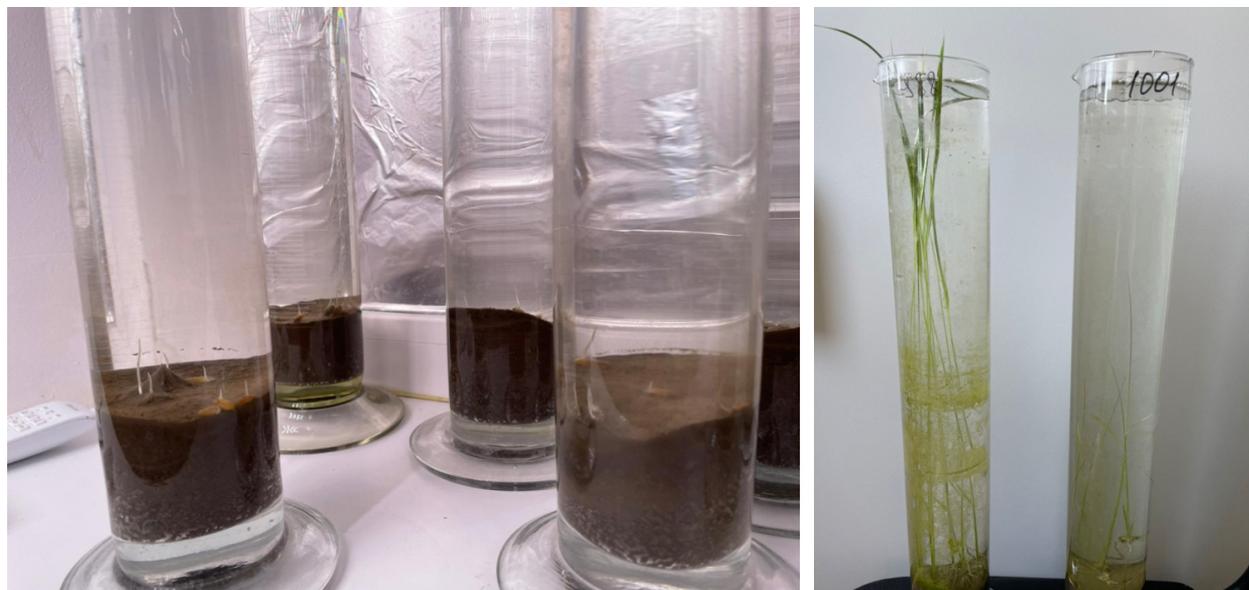


Рис. 1. Прорастание семян риса и рост растений в цилиндрах под водой
Fig. 1. Rice seeds' germination and plants' growth in cylinders under water

Культивирование проводили на свету в комнатных условиях при температуре 25–30 °С. Измерения длины ростков риса выполняли на 3-й, 8-й и 13-й день роста для выявления его динамики.

Результаты и их обсуждение. Результаты исследований показали существенные различия между селекционными образцами риса по скорости и динамике роста растений под водой.

Через 3 дня от посева длина ростков варьировала от 0,1 до 1,7 см. Максимальная длина ростка в этот период (1,5–1,7 см) наблюдалась у образцов, родителем которых был в основном сорт Kharsu 80A: 1134 (Kharsu 80A x Контакт), 1537 (Kharsu 80A x Контакт),

1533 (Kharsu 80A x Контакт), 1032 (Кубояр x Kharsu 80A), 1063 (Кубояр x Mazhan Red), минимальная (0,1–0,2 см) – у образцов 995 (Контакт x Khao Hlan On), 996 (Контакт x Khao Hlan On) (табл.).

На 8-й день различия образцов по длине растений стали более существенными – от 2,0 до 12,0 см (в среднем 6,42 см). Наибольшие значения длины (11,5–12,0 см) в этот период показали уже образцы из другой гибридной комбинации Контакт x Khao Hlan On. Это образцы под номерами 985, 998 и 1007 (таблица). Минимальная длина (2 см) на этом этапе была у образцов 1001 (Контакт x Khao Hlan On) и 1036 (Кубояр x Kharsu 80A).

Длина растений риса при проращивании в цилиндрах, см
Rice plants' length during germination in cylinders, cm

№ образца	Название	Длина растений по дням промеров, см		
		3-й день	8-й день	13-й день
983	Контакт x Khao Hlan On	0,30	8,30	36,00
985	Контакт x Khao Hlan On	0,50	11,50	39,67
986	Контакт x Khao Hlan On	0,50	8,00	31,67
987	Контакт x Khao Hlan On	0,50	6,50	31,00
988	Контакт x Khao Hlan On	0,80	9,30	39,17
991	Контакт x Khao Hlan On	0,50	10,00	39,67
992	Контакт x Khao Hlan On	1,00	6,00	28,67
994	Контакт x Khao Hlan On	0,50	6,50	31,00

Продолжение табл.

№ образца	Название	Длина растений по дням промеров, см		
		3-й день	8-й день	13-й день
995	Контакт х Khao Hlan On	0,10	6,00	38,33
996	Контакт х Khao Hlan On	0,20	4,30	25,00
997	Контакт х Khao Hlan On	0,50	8,00	40,33
998	Контакт х Khao Hlan On	0,30	12,00	45,33
1001	Контакт х Khao Hlan On	0,30	2,00	18,00
1004	Контакт х Khao Hlan On	0,50	6,30	26,33
1006	Контакт х Khao Hlan On	0,40	10,50	47,00
1007	Контакт х Khao Hlan On	0,50	11,80	35,33
1008	Контакт х Khao Hlan On	0,75	4,51	13,94
1029	Кубояр х Kharsu 80A	0,50	2,75	11,11
1032	Кубояр х Kharsu 80A	1,50	3,75	9,19
1033	Кубояр х Kharsu 80A	0,40	3,00	8,85
1035	Кубояр х Kharsu 80A	0,75	3,40	12,28
1036 (1)	Кубояр х Kharsu 80A	0,60	4,50	11,72
1036 (2)	Кубояр х Kharsu 80A	0,30	2,00	9,95
1037 (1)	Кубояр х Kharsu 80A	0,75	3,25	11,08
1037 (2)	Кубояр х Kharsu 80A	0,50	3,13	9,39
1038	Кубояр х Kharsu 80A	0,75	2,58	8,56
1041	Кубояр х Kharsu 80A	1,17	4,75	24,94
1044	Кубояр х Kharsu 80A	0,75	2,90	8,55
1047	Кубояр х Kharsu 80A	1,17	4,00	11,03
1058	Кубояр х Mazhan Red	1,00	3,88	9,25
1063	Кубояр х Mazhan Red	1,50	5,33	15,85
1065	Кубояр х Mazhan Red	1,25	3,17	8,40
1133	Kharsu 80A х Контакт	1,39	9,38	18,50
1134	Kharsu 80A х Контакт	1,70	9,00	25,00
1417	Khao Hlan On х Контакт	1,27	7,25	18,17
1515	Khao Hlan On х Кубояр	1,23	8,17	16,43
1516	Khao Hlan On х Кубояр	1,34	6,75	20,00
1518	Khao Hlan On х Кубояр	1,13	6,25	16,42
1522	Khao Hlan On х Кубояр	1,23	10,00	14,57
1523	Khao Hlan On х Кубояр	1,41	9,88	18,29
1525	Kharsu 80A х Контакт	1,14	6,75	16,07
1526	Kharsu 80A х Контакт	1,16	7,00	16,14
1528	Kharsu 80A х Контакт	1,05	6,25	14,71
1529	Kharsu 80A х Контакт	1,07	7,00	14,48
1532	Kharsu 80A х Контакт	0,93	6,00	12,60
1533	Kharsu 80A х Контакт	1,54	7,50	23,25
1535	Kharsu 80A х Контакт	0,92	6,25	12,20
1537	Kharsu 80A х Контакт	1,57	11,00	20,33
	Средние	0,86	6,42	21,12
	Минимум	0,10	2,00	8,40
	Максимум	1,70	12,00	47,00
	Станд.откл.	0,43	2,79	11,23

На 13-й день средняя длина стеблей колебалась от 8,4 до 47,0 см (в среднем 21,1 см). Наибольшая длина проростков (более 30 см) была у образцов из гибридной комбинации Контакт х Khao Hlan On – 1006 (47,0 см), 998 (45,3 см), 997 (40,3 см), 991 (39,7 см), 985 (39,7 см) и др., наименьшая – у образцов комбинации Кубояр х Kharsu 80A: 1033 (8,8 см), 1038 (8,6 см) и 1044 (8,6 см).

Энергично растущие растения поднялись над слоем воды и верхним краем цилиндра и стали поставлять кислород по аэренхиме в корневую систему. Слаборослые растения не дошли и до середины цилиндра.

Динамика роста растений риса с максимальными и минимальными величинами на 13-й день в цилиндрах под водой представлена на рисунке 2.

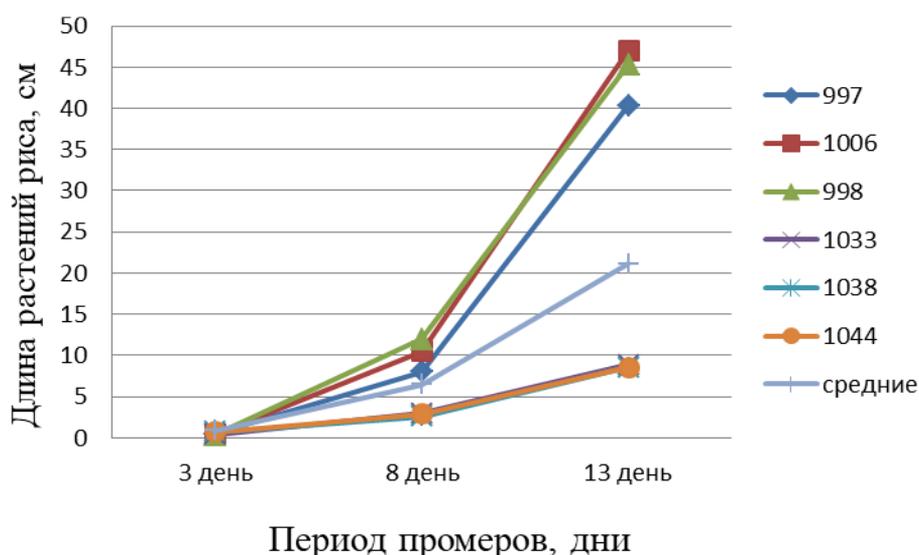


Рис. 2. Динамика роста растений риса в цилиндрах под водой (максимальные и минимальные величины на 13-й день)

Fig. 2. Dynamics of rice plants' growth in cylinders under water (maximum and minimum values on the 13th day)

Из графика видно, что на третий день различия по длине растений между этими образцами были незаметны, на 8-й день стали существенными, а на 13-й день – значительными. При этом образцы с минимальными значениями 1033, 1038 и 1044 имели почти одинаковые конфигурации кривой, а с максимальными – несколько различались. Близкие конфигурации были у кривых образцов 998 и 1006, а у 997 линия располагалась чуть ниже. Средние по всей группе изученных образцов величины этого признака на 3-й день были больше, чем у этих

шести образцов (0,86 см), на 8-й день – находились посередине (6,42 см), а на 13-й – ближе к меньшим значениям (21,12 см).

Это свидетельствует о правосторонней асимметрии распределения длины растений в этот период – преобладали более низкорослые растения.

Наглядно это демонстрирует гистограмма распределения изученных образцов риса по длине растений с листьями на 13-й день после посева (рис. 3).

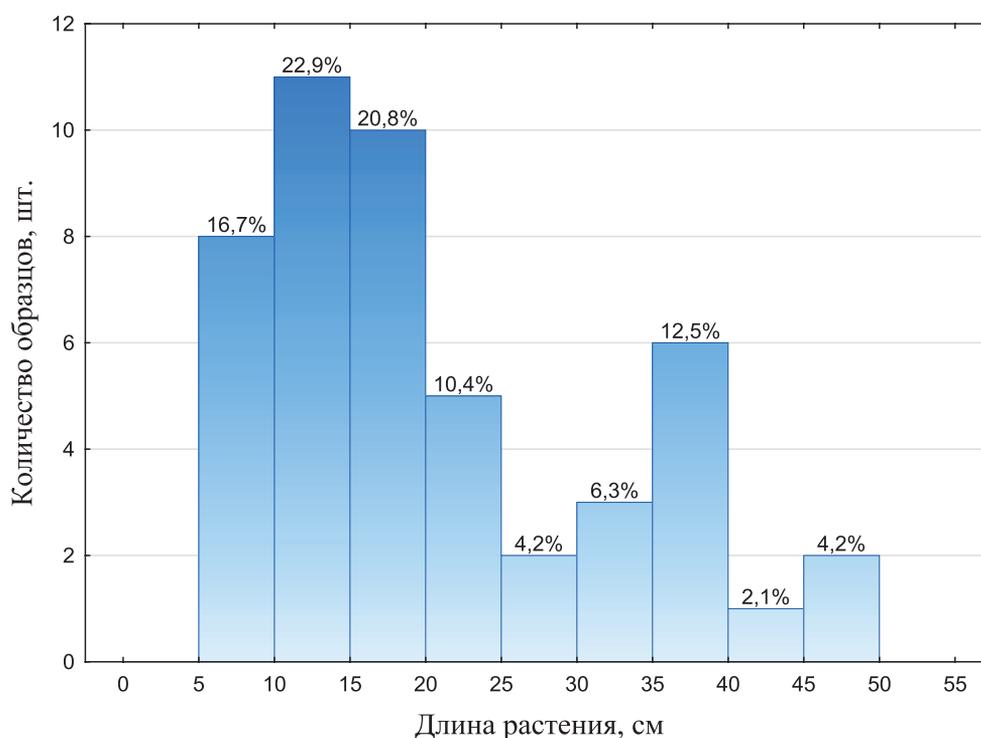


Рис. 3. Распределение образцов риса по длине растений с листьями на 13-й день после посева

Fig. 3. Distribution of rice samples according to the plants' length with leaves on the 13th day after sowing

Гистограмма имеет 3 пика, один в классе 10–15 см, другой – 35–40 см, третий – 45–50 см. Большинство образцов – 36 шт. (75 %) имели небольшую высоту растений – до 30 см. Четвертая часть образцов – 12 шт. (25 %) превышала эту величину. Особенно выделились два образца (998 и 1006), отмеченные ранее.

Таким образом, в результате физиологической оценки выявлены более энергично растущие образцы риса, имеющие наибольший потенциал роста и развития. Быстрый рост растений является адаптивной реакцией риса на получение кислорода, что необходимо для выживания при длительном погружении в воду. У ряда изученных образцов раскрыт потенциал быстро расти, преодолевать большой слой воды и накапливать вегетативную массу.

Показатель энергии начального роста растений риса в лабораторных условиях в совокупности с полевой оценкой позволит выявить различия испытуемых образцов по реакции на абиотический стресс, что даст возможность выделить образцы, устойчивые к затоплению.

Выводы

1. Результаты проращивания в цилиндрах высотой 42 см показали существенные различия между растениями по скорости роста под водой. Через 3 дня от посева семян длина ростков варьировала от 0,1 до 1,7 см, на 8-й день – от 2,0 до 12,0 см, на 13-й – от 8,4 до 47,0 см.

2. Большинство образцов (75 %) через 2 недели имели небольшую высоту растений – до 30 см, 25 % образцов превышали эту величину, достигая 47 см.

3. Наибольшая длина проростков была у образцов 1006 (47,0 см), 998 (45,3 см) и 997 (40,3 см), которые можно использовать в качестве источников высокой энергии роста для создания сортов, которые можно выращивать в поле без гербицидов по технологии получения всходов из-под слоя воды.

Материалы подготовлены в рамках конкурса Российского научного фонда 2021 года «Проведение фундаментальных научных исследований и поисковых научных исследований малыми отдельными научными группами» (соглашение № 22-26-00246 от 21.12.2022 г).

Библиографические ссылки

1. Бруйко В. Н. Сравнительный анализ темпов роста сортов риса по группам // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. 2016. № 117. С. 705–722.
2. Скаженник М. А., Воробьев Н. В., Шеуджен А. Х., Ковалев В. С. Энергия прорастания семян сортов риса и ее связь с образованием всходов // Российская сельскохозяйственная наука. 2016. № 2–3. С. 7–9.
3. Харитонов Е. М., Гончарова Ю. К., Гончаров С. В., Бруйко В. Н. Молекулярное маркирование локусов, определяющих высокие темпы роста на начальных этапах развития растений у российских сортов риса (*Oryza sativa* L.) // Сельскохозяйственная биология. 2019. Т. 54, № 5. С. 892–904. DOI: 10.15389/agrobiology.2019.5.892rus.
4. Nagai K., Hattori Y., Ashikari M. Stunt or elongate? Two opposite strategies by which rice adapts to floods // J Plant Res. 2010. Vol. 123(3). P. 303–309. DOI: 10.1007/s10265-010-0332-7.
5. Nagai K., Kurokawa Y., Mori Y., Minami A., Reuscher S., Wu J., Matsumoto T., Ashikari M. Snorkel genes relating to flood tolerance were pseudogenized in normal cultivated rice // Plants. 2022. Vol. 11(3). P. 376. DOI: 10.3390/plants11030376.
6. Oladosu Y., Rafii M. Y., Arolu F., Chukwu S. C., Muhammad I., Kareem I., Salisu M. A., Arolu I. W. Submergence Tolerance in Rice: Review of Mechanism, Breeding and Future // Sustainability. 2020. Vol. 12(4) P. 1632. <https://doi.org/10.3390/su12041632>.
7. Septiningsih E. M., Ignacio J. C. I., Sendon P. M. D., Sanchez D. L., Ismail A. M., Mackill D. J. QTL mapping and confirmation for tolerance of anaerobic conditions during germination derived from the rice landrace Ma-Zhan Red // Theor. Appl. Genet. 2013. Vol. 126. P. 1357–1366. DOI: 10.1007/s00122-013-2057-1.
8. Singh U. M., Yadav S., Dixit S., Ramayya P. J., Devi M. N., Raman K. A., Kumar A. QTL Hotspots for Early Vigor and Related Traits under Dry Direct-Seeded System in Rice (*Oryza sativa* L.) // Frontiers in Plant Science. 2017. Vol. 8. Art. 286. P. 1–14. DOI: 10.3389/fpls.2017.00286.
9. Yang J., Sun K., Li D., Luo L., Liu Y., Huang M., Yang G., Liu H., Wang H., Chen Z., Guo T. Identification of stable QTLs and candidate genes involved in anaerobic germination tolerance in rice via high-density genetic mapping and RNA-Seq // BMC Genomics. 2019. Vol. 20. P. 355. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-5741-y>.
10. Zhao J., He Y., Huang S., Wang Z. Advances in the Identification of Quantitative Trait Loci and Genes Involved in Seed Vigor in Rice // Frontiers in Plant Science. 2021. Vol. 12. Art. 659307. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.659307>.

References

1. Bruyako V. N. Sravnitel'nyi analiz tempov rosta sortov risa po gruppam [Comparative analysis of growth rates of rice varieties by groups] // Po-litematicheskii setevoi elektronnyi nauchnyi zhurnal Kubanskogo gosudarstvennogo ag-rarnogo universiteta. 2016. № 117. S. 705–722.
2. Skazhennik M. A., Vorob'ev N. V., Sheudzhen A. Kh., Kovalev V. S. Energiya proras-taniya semyan sortov risa i ee svyaz' s obrazovaniem vskhodov [Seed germination energy of rice varieties and its relationship with the formation of seedlings] // Rossiiskaya sel'skokhozyai-stvennaya nauka. 2016. № 2–3. S. 7–9.

3. Kharitonov E. M., Goncharova Yu. K., Goncharov S. V., Bruyako V. N. Molekulyarnoe markirovanie lokusov, opredelyayushchikh vysokie tempy rosta na nachal'nykh etapakh razvitiya rastenii u rossiiskikh sortov risa (*Oryza sativa* L.) [Molecular marking of loci that determine high growth rates at the initial stages of plant development among the Russian rice varieties (*Oryza sativa* L.)] // Sel'skokhozyaistvennaya biologiya. 2019. T. 54, № 5. С. 892–904. DOI: 10.15389/agrobiology.2019.5.892rus.
4. Nagai K., Hattori Y., Ashikari M. Stunt or elongate? Two opposite strategies by which rice adapts to floods // J Plant Res. 2010. Vol. 123(3). P. 303–309. DOI: 10.1007/s10265-010-0332-7.
5. Nagai K., Kurokawa Y., Mori Y., Minami A., Reuscher S., Wu J., Matsumoto T., Ashikari M. Snorkel genes relating to flood tolerance were pseudogenized in normal cultivated rice // Plants. 2022. Vol. 11(3). P. 376. DOI: 10.3390/plants11030376.
6. Oladosu Y., Rafii M. Y., Arolu F., Chukwu S. C., Muhammad I., Kareem I., Salisu M. A., Arolu I. W. Submergence Tolerance in Rice: Review of Mechanism, Breeding and Future // Sustainability. 2020. Vol. 12(4) P. 1632. <https://doi.org/10.3390/su12041632>.
7. Septiningsih E. M., Ignacio J. C. I., Sendon P. M. D., Sanchez D. L., Ismail A. M., Mackill D. J. QTL mapping and confirmation for tolerance of anaerobic conditions during germination derived from the rice landrace Ma-Zhan Red // Theor. Appl. Genet. 2013. Vol. 126. P. 1357–1366. DOI: 10.1007/s00122-013-2057-1.
8. Singh U. M., Yadav S., Dixit S., Ramayya P. J., Devi M. N., Raman K. A., Kumar A. QTL Hotspots for Early Vigor and Related Traits under Dry Direct-Seeded System in Rice (*Oryza sativa* L.) // Frontiers in Plant Science. 2017. Vol. 8. Art. 286. P. 1–14. DOI: 10.3389/fpls.2017.00286.
9. Yang J., Sun K., Li D., Luo L., Liu Y., Huang M., Yang K., Liu H., Wang H., Chen Z., Guo T. Identification of stable QTLs and candidate genes involved in anaerobic germination tolerance in rice via high-density genetic mapping and RNA-Seq // BMC Genomics. 2019. Vol. 20. P. 355. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-5741-y>.
10. Zhao J., He Y., Huang S., Wang Z. Advances in the Identification of Quantitative Trait Loci and Genes Involved in Seed Vigor in Rice // Frontiers in Plant Science. 2021. Vol. 12. Art. 659307. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.659307>.

Поступила: 07.09.22; доработана после рецензирования: 06.10.22; принята к публикации: 06.10.22.

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

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Авторский вклад. Костылев П. И. – постановка цели и задач, формирование методологии исследования и концепции, написание текста статьи; Калинина Н. В., Вожжова Н. Н. – сбор и анализ литературных данных, Голубова В. А. – лабораторные опыты, выращивание растений риса.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.