

ОЦЕНКА СУХОДОЛЬНЫХ ОБРАЗЦОВ РИСА НА ПРИСУТСТВИЕ ГЕНА ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ QDTY1.1 С ПОМОЩЬЮ ДНК-МАРКЕРА

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

Н. Н. Вожжова, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник ЦФНИ, ORCID ID: 0000-0002-2046-4000;

А. В. Аксенов, младший научный сотрудник лаборатории селекции и семеноводства риса, ORCID ID: 0000-0002-6641-878X

ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской»,

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

Засуха является основным стресс-фактором при выращивании растений. Воздействие засухи на растения риса проявляется от уменьшения накопления сухого вещества до плохого распределения метаболитов из стеблей и листьев в зерно, что приводит к уменьшению количества выполненных зерен в метелке, уменьшению массы зерновки и в конечном счете урожайности. Сортовое разнообразие риса включает в себя различные гены устойчивости к засухе. Цель исследований – оценка суходольных образцов и сортов риса по устойчивости к засухе в полевых условиях и наличию гена qDTY1.1 с использованием ДНК-маркера RM431. С помощью ПЦР-анализа было оценено 66 линий, гибридов и сортов риса, выращенных на периодически увлажняемом и постоянно залитом водой полях. В результате маркерного анализа было установлено наличие гена устойчивости к засухе qDTY1.1 у 22 сортов и образцов риса: Ан-Юн-Хо, Волгоградский, Сталинградский, Волгоградский х Атлант, Чан-Чунь-Ман и др. Наибольшее значение индекса засухоустойчивости (ИЗУ) оказалось у носителей аллеля qDTY1.1: маньчжурских суходольных сортов Ан-Юн-Хо (79,4 %), Чан-Чунь-Ман (88,5 %) и других образцов, полученных ранее от скрещивания сорта Чан-Чунь-Ман с урожайными сортами донской селекции: Раздольный, Боярин, Командор, Южанин, Кубояр. Выделившиеся образцы, несущие ген qDTY1.1, превышали остальные формы в среднем по урожайности в условиях засухи на 0,20 т/га, на контроле – 0,21 т/га, а по ИЗУ – на 3,9 %. В долгосрочной перспективе повышения засухоустойчивости риса необходимо выявлять и использовать другие QTL с большими и постоянными эффектами и ключевыми регуляторами реакции растений на стресс.

Ключевые слова: рис, сорт, засухоустойчивость, ген, маркер, урожайность.

Для цитирования: Костылев П. И., Вожжова Н. Н., Аксенов А. В. Оценка суходольных образцов риса на присутствие гена засухоустойчивости qDTY1.1 с помощью ДНК-маркера // Зерновое хозяйство России. 2023. № 5. С. 48–55. DOI: 10.31367/2079-8725-2023-88-5-48-55.



ESTIMATION OF UPLAND RICE SAMPLES FOR THE PRESENCE OF THE DROUGHT RESISTANCE GENE QDTY1.1 USING A DNA MARKER

P. I. Kostylev, Doctor of Agricultural Sciences, senior researcher of the laboratory for rice breeding and seed production, p-kostylev@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-4371-6848;

N. N. Vozhzhova, Candidate of Agricultural Sciences, senior researcher of the CFRI, ORCID ID: 0000-0002-2046-4000;

A. V. Aksenov, junior researcher of the laboratory for rice breeding and seed production, ORCID ID: 0000-0002-6641-878X

FSBSI Agricultural Research Center "Donskoy",

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

Drought is the main stress factor when growing plants. The effects of drought on rice plants range from reduced dry matter accumulation to poor distribution of metabolites from stems and leaves into grain, resulting in reduced number of full grains per panicle, reduced grain weight and ultimately yield. Rice varietal diversity includes different drought tolerance genes. The purpose of the current research was to estimate upland rice samples and varieties for drought resistance under field conditions and the presence of the qDTY1.1 gene using the DNA marker RM431. PCR analysis was used to estimate 66 rice lines, hybrids and varieties grown in periodically wetted and constantly flooded fields. As a result of marker analysis, there has been identified the presence of the drought resistance gene qDTY1.1 in twenty-two rice varieties and samples such as 'An-Yun-Ho', 'Vologogradsky', 'Stalingradsky', 'Vologogradsky x Atlant', 'Chan-Chun-Man', etc. The highest value of the drought resistance index (DRI) was found in carriers of the qDTY1.1 allele, they are Manchurian upland varieties 'An-Yun-Ho' (79.4 %), 'Chan-Chun-Man' (88.5 %) and other samples developed earlier from crossing the variety 'Chan-Chun-Man' with productive varieties of Don selection 'Razdolny', 'Boyarin', 'Komandor', 'Yuzhanin', 'Kuboyar'. The identified samples carrying the qDTY1.1 gene exceeded the other forms on average in terms of productivity under drought conditions by 0.20 t/ha, under the control by 0.21 t/ha, and under IZU by 3.9 %. In the long term of improving rice drought tolerance, it is necessary to identify and exploit other QTLs with large and consistent effects and key regulators of plant stress responses.

Keywords: rice, variety, drought resistance, gene, marker, productivity.

Введение. В мире существует огромное разнообразие сортов риса, выращиваемых в разнообразных экосистемах. При глобальном изменении климата рис может подвергнуться нескольким абиотическим стрессам. Одним из основных стресс-факторов является засуха. В процессе глобального потепления климата планеты происходит увеличение содержания в атмосфере углекислого газа и метана, приводящее к повышению температуры и уменьшению количества осадков. Такое изменение климата приведет в ближайшее время к усилению частоты и интенсивности засухи. Для того чтобы произвести 1 кг зерна риса, нужно 3–5 м² воды, а неравномерное и редкое выпадение осадков на богарных территориях приведут к уменьшению производства риса. По оценкам ряда авторов, около 34 млн га риса в богарных регионах Азии периодически страдают от водного стресса (Dar et al., 2020).

В Ростовской области на формирование 1 т риса-сырца расходуется от 4 до 8 тыс. м³ воды, тогда как для кукурузы достаточно 230–300 тыс. м³. Поэтому необходимо снижение затрат воды и повышение эффективности использования водных ресурсов.

Засуха оказывает пагубное воздействие на параметры роста растений и в конечном итоге снижает урожайность. Наступление засухи может произойти на всех этапах выращивания риса. Однако чувствительность к засушливому стрессу зависит от его продолжительности и интенсивности. Засухоустойчивость – это способность растения давать максимальный экономический урожай в условиях ограниченного количества воды. Это сложный признак, зависящий от действия и взаимодействия различных морфологических, биохимических и физиологических реакций (Kumar et al., 2017). Устойчивость к засухе определяется так же, как способность растений выживать при низком содержании воды в тканях. Повреждения зависят от масштаба, интервала стресса и стадии роста растения.

Хотя рис сильно угнетается на всех фазах онтогенеза, засуха, воздействующая на растения во время цветения и налива зерна, особенно опасна, так как существенно уменьшает урожайность зерна (Venuprasad et al., 2007). Засуха по-разному влияет на растения риса, она снижает накопление сухого вещества и приводит к ухудшению распределения метаболитов из листьев и стеблей в зерна. В результате происходит уменьшение числа налившихся зерен на метелке, масса каждой зерновки и в итоге урожайности. Полиморфизм сортов риса включает в себя разнообразные механизмы устойчивости к недостатку влаги. Толерантность обеспечивается с помощью уменьшения количества побегов, площади листовых пластинок, укорочения, утолщения и скручивания листьев, ускорения их старения (Kumar et al., 2017). Эти механизмы открывают возможности для улучшения сортов в районах, подверженных засухе. Кроме того, селекция будущих

сорт, устойчивых к множественным стрессам, требует повышенной засухоустойчивости, особенно на репродуктивной стадии. Влияние засухи на репродуктивной фазе развития проявляется в замедлении развития метелки, задержке цветения, что ухудшает развитие и налив зерна, приводя к снижению урожайности, зачастую значительному. Воздушная засуха в фазу цветения приводит к стерильности метелки, так как метелка, еще находящаяся внутри листового влагалища, не развивается. Отказ от воспроизводства в конечном итоге приводит к значительному снижению урожайности. Устойчивость риса к стрессу на репродуктивной стадии считается сложным и многообразным признаком, управляемым несколькими генами, основными и второстепенными (Vinod et al., 2019).

Используя молекулярные маркеры различного типа, в нескольких исследованиях была опубликована информация о локусах количественных признаков (QTL), контролирующей устойчивость к засухе у риса, с применением в качестве критерия урожайности зерна при нехватке влаги. Основным QTL по устойчивости к засушливому стрессу является qDTY1.1. Он локализован на первой хромосоме у устойчивых сортов Нагина 22 и Дхагаддеш, обеспечивая 12,–16,9 % фенотипической изменчивости Dhagaddeshi (Vikram et al., 2011). Этот локус был первым QTL из нескольких, о которых ученые узнали, что он влияет на различные признаки, связанные с засухой, такие как длина, толщина и масса корней, содержание в них воды, осмотическое давление. Ранее было установлено, что локус qDTY1.1 фланкирован маркерами RM431 и RM11943 (Vikram et al., 2011).

Сообщалось также о других QTL, идентифицированных у различных сортов риса, эффективность которых была продемонстрирована как в горных, так и в низинных условиях. К ним относятся qDTY2.1, qDTY2.2, qDTH2.3, qDTY3.1, qDTY6.1, qDTR8, qDLR8.1, qDTY9.1A и qDTY12.1 (Kumar, et al., 2018; Panda et al., 2021).

Маркерная интрогрессия QTL может быть эффективным и быстрым подходом к селекции сортов риса, устойчивых к засушливому стрессу. Последующие попытки перенести эти QTL с помощью маркерной селекции, в первую очередь в наиболее распространенные сорта, показали значительные успехи в выведении климатически-адаптированных сортов, таких как Sabitri (qDTY3.2 и qDTY12.1), IR 64 (qDTY2.2 и qDTY4.1), Vandana и Pusa 44 (qDTY12.1). За последние годы в мире было выпущено 66 устойчивых к засухе сортов, которые включают несколько QTL (Kumar et al., 2014, Dixit et al., 2017, Sandhu et al., 2019, Muthu et al., 2020, Dwivedi et al., 2021).

Индийские ученые сообщали об улучшении устойчивости сорта Basmati к засухе с помощью интрогрессии локуса количественного признака (QTL) «qDTY1.1» в сорт Pusa Basmati 1 из австралийского сорта Nagina 22. Микросателлитный SSR-маркер RM431, распо-

ложенный на теломерном конце хромосомы 1, использовали для отбора форм с qDTY1.1 в процессе беккроссирования. При этом были восстановлены все агрономические признаки, включая урожайность (Dhawan et al., 2021). Авторы провели также оценку улучшенного сорта в различных местах и средах для подтверждения стабильности урожайности и засухоустойчивости.

Другие авторы сообщали об успешной интрогрессии с помощью маркеров гена qDTY12.1 в чувствительный к засухе сорт риса Pusa 44, произрастающий на северо-западе Индии. Селекцию проводили с помощью трех обратных скрещиваний и четырех поколений отбора, что привело к созданию улучшенных почти изогенных линий (Oo et al., 2021).

Целью наших исследований была оценка суходольных коллекционных и селекционных сортов и образцов риса на устойчивость к засухе в полевых условиях и по наличию гена qDTY1.1 с помощью ДНК-маркера RM 431.

Материалы и методы исследований.

Испытываемые генотипы риса представляли собой коллекционные образцы, полученные из ВИР им. Н.И. Вавилова, а также селекционные сорта и линии, созданные в АНЦ «Донской» путем скрещивания отечественных высокоурожайных сортов риса с различными источниками устойчивости к дефициту влаги, а также засухоустойчивые линии из ФНЦ риса (ЗУЛК). Всего было оценено 66 линий, гибридов и сортов.

Для ПЦР-анализа маркеров выделяли ДНК из листьев риса после гомогенизации в приборе Bertin Precellys 24 СТАВ методом. ПЦР проводилась в амплификаторе Bio-Rad T100. Пробирки объемом 10 мкл содержали ДНК (20–30 нг), праймеры (по 5 пмоль), dNTP (0,05 мМ), буфер (10 мМ Трис, 50 мМ KCl и 1,8 мМ MgCl₂) и Taq-полимераза (0,5 ЕД). Процесс амплификации включал один цикл начальной денатурации (94 °C, 5 мин); затем 35 циклов денатурации (94 °C по 1 мин), отжиг (55–60 °C, 1 мин), элонгация (72 °C, 1 мин) и окончательное удлинение (72 °C, 7 мин). Продукты амплификации распределяли с помощью электрофореза в агарозном геле (3,5 %). Для окрашивания бэндов использовали бромистый этидий. Изображение ампликона получали с использованием системы документирования геля Bio-Rad Gel Doc.

Последовательности нуклеотидов в маркерах были взяты из базы данных Gramene (<http://www.gramene.org>), а праймеры к ним были синтезированы в фирме Евроген, г. Москва (Россия).

SSR маркер RM 431 локуса qDTY1.1 (F: tcctgcgaactgaagagttg; R: agagcaaaaccctgtgtac) был полиморфным и таким образом использовался для отбора нужных форм.

Для оценки устойчивости сортов и образцов риса к засухе опыты проводили на полях ОП «Пролетарское» (Ростовская область) в течение трех лет – с 2020 по 2022 год.

Эксперименты были организованы с использованием рендомизированных блоков с тремя повторениями для каждого варианта. Размер делянки 10 м². Почва опытного участка суглинистая, содержание гумуса около 3,0 %, азота – 0,5 мг, фосфора – 1,0–2,0 мг, калия – 23,8–30,2 мг в 100 г почвы. Образцы изучали в двух вариантах: 1) контрольный участок в обычных условиях, на котором поддерживали постоянный уровень воды 20 см; 2) отдельный стрессовый участок с периодическим поливом из оросительного канала впуском воды. Опытные участки оставляли без полива до тех пор, пока почва не растрескивалась. При этом уровне влажности почвы наблюдалось сильное скручивание и подсыхание листьев. После такого сильного стресса проводили спасательные ирригации, заливая водой примерно на 8–10 см. Этот цикл постоянно повторялся до сбора урожая. Контрольные участки поддерживали при постоянном заливе водой. Всего на стрессовых участках было проведено три полива. За период вегетации с мая по сентябрь в 2020, 2021 и 2022 гг. выпало 195,1, 295,5 и 194,0 мм осадков соответственно.

У образцов определяли урожайность зерна при засухе и в благоприятных условиях. На основе этих данных рассчитывали индекс засухоустойчивости (ИЗУ) как отношение величины признака при засухе (опыт) к урожайности при затоплении (контроль) по формуле $O/K \times 100 \%$. Математическую обработку полученных данных проводили с использованием программы Excel.

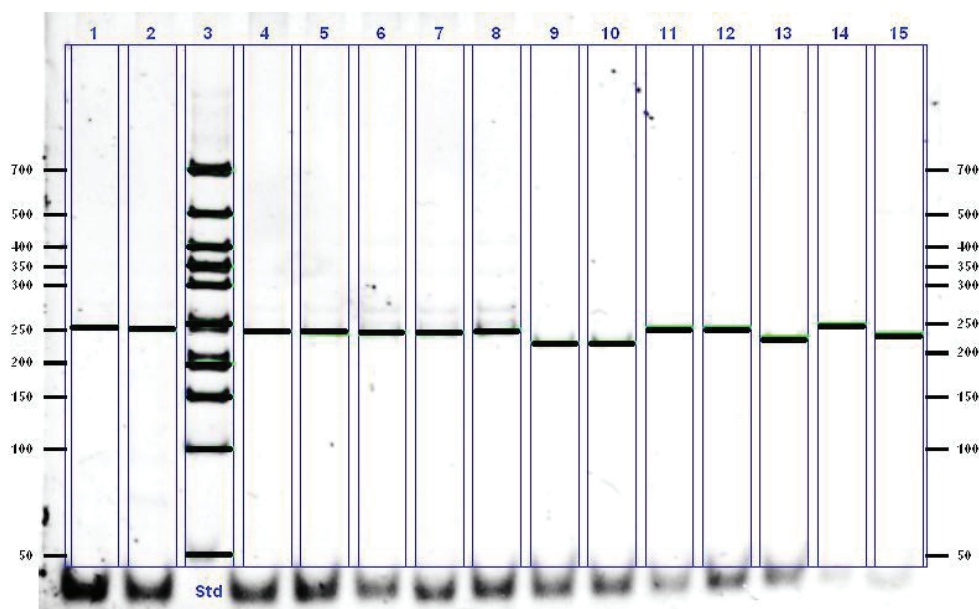
Результаты и их обсуждение. В результате выполненных молекулярно-генетических анализов было исследовано 66 коллекционных и селекционных образцов риса на наличие гена устойчивости к засухе qDTY1.1 маркером RM431, размер ампликона – 251 п.н.

После оценки полученных данных было установлено наличие генов устойчивости к засухе у 22 образцов риса: Волгоградский, Сталинградский, Ан-Юн-Хо, Чан-Чунь-Ман, ЗУЛК 4 и др. (см. рисунок, табл. 1).

Пример электрофореграммы представлен на рисунке.

Эти образцы представляют собой ценный селекционный материал и могут послужить источником устойчивости при применении в селекционных программах по созданию устойчивых к засухе сортов риса.

Полевая оценка образцов на двух фонах увлажнения показала, что урожайность значительно различалась как между образцами, так и между вариантами влагообеспеченности. В среднем за три года урожайность зерна при засухе варьировала у образцов от 2,10 до 5,00 т/га (в среднем 3,49 т/га). При выращивании в условиях затопления урожайность колебалась в пределах 4,78–9,00 т/га (в среднем 6,79 т/га). При этом индекс засухоустойчивости (ИЗУ) варьировал у образцов от 31,2 до 88,5% (табл. 1).



Электрофореграмма скрининга образцов риса на наличие гена qDTY1.1 с молекулярным маркером RM 431. Линии: 1 – Ан-Юн-Хо, 2 – Чан-Чунь-Ман, 3 – маркер молекулярной массы Evrogen 50+ (размер ампликонов снизу вверх – 50, 100, 150, 200, 250, 300, 350, 400, 500, 700 п.н.), 4 – Сталинградский, 5 – Волгоградский, 6 – Волгоградский х Атлант, 7 – (Суходольный х Боярин) х Боярин, 8 – Суходольный 554 х Кубояр, 9 – Аргамак, 10 – Боярин, 11 – Чан-Чунь-Ман х Кубояр, 12 – Чан-Чунь-Ман х Боярин, 13 – Контроль, 14 – ЗУЛК-4, 15 – Южанин

Electropherogram of rice samples' screening for the presence of the qDTY1.1 gene with the molecular marker RM 431.

Lines: 1 – 'An-Yun-Ho', 2 – 'Chan-Chun-Man', 3 – 'Evrogen 50+' molecular weight marker (amplicon size from bottom to top – 50, 100, 150, 200, 250, 300, 350, 400, 500, 700 bp), 4 – 'Stalingradsky', 5 – 'Volgogradsky', 6 – 'Volgogradsky x Atlant', 7 – '(Sukhodolny x Boyarin) x Boyarin', 8 – 'Sukhodolny 554 x Kuboyar', 9 – 'Argamak', 10 – 'Boyarin', 11 – 'Chan-Chun-Man x Kuboyar', 12 – 'Chan-Chun-Man x Boyarin', 13 – Control, 14 – 'ZULK-4', 15 – 'Yuzhanin'

Таблица 1. Наличие гена qDTY1.1 у образцов риса, их урожайность при засухе и нормальных условиях и индекс засухоустойчивости (ИЗУ) (2020–2022 гг.)
Table 1. Presence of the qDTY1.1 gene in rice samples, their productivity under drought and normal conditions, and drought resistance index (DRI), (2020–2022)

№	№ обр.	Название	Ген*	Урожайность, т/га		ИЗУ, %
				опыт	контроль	
1	8523	Ан-Юн-Хо, Китай	2	4,22	5,31	79,4
2	8537	Волгоградский	2	3,37	5,68	59,4
3	1889	Волгоградский х Атлант	2	4,07	6,15	66,2
4	8539	Сталинградский	2	4,16	7,17	58,0
5	8535	Чан-Чунь-Ман, Китай	2	4,73	5,35	88,5
6	8569	ЗУЛК 4	2	2,63	6,88	38,3
7	8609	Командор х Чан-Чунь-Ман	2	4,92	7,14	68,9
8	8545	(Суходол х Боярин) х Боярин	2	3,44	6,95	49,5
9	8547	Суходольный 554 х Кубояр	2	3,29	6,79	48,4
10	8633	Чан-Чунь-Ман х Кубояр	2	3,04	7,02	43,3
11	8635	Чан-Чунь-Ман х Боярин	2	2,79	8,40	33,2
12	8637	Чан-Чунь-Ман х Боярин	2	3,59	7,10	50,5
13	8639	Чан-Чунь-Ман х Боярин	2	3,00	8,61	34,9
14	8641	Чан-Чунь-Ман х Боярин	2	3,39	6,82	49,7
15	8643	Чан-Чунь-Ман х Боярин	2	3,67	7,91	46,4
16	8645	Чан-Чунь-Ман х Боярин	2	3,53	7,40	47,7
17	8647	Чан-Чунь-Ман х Раздольный	2	4,16	7,90	52,7
18	8651	Чан-Чунь-Ман х Раздольный	2	3,32	7,27	45,7
19	8653	Чан-Чунь-Ман х Южанин	2	3,19	5,98	53,4
20	8655	Чан-Чунь-Ман х Южанин	2	3,55	5,75	61,7
21	8629	(Чан-Чунь-Ман х Боярин) х Кубояр	2	3,64	7,90	46,1
22	8631	(Чан-Чунь-Ман х Боярин) х Кубояр	2	3,96	7,03	56,3
23	8557	Акустик	0	4,24	8,14	52,1
24	8627	Аргамак	0	5,00	8,55	58,5
25	8555	Боярин	0	3,40	6,55	51,9

Продолжение табл. 1

№	№ обр.	Название	Ген*	Урожайность, т/га		ИЗУ, %
				опыт	контроль	
26	8551	Вирасан	0	3,60	6,81	52,9
27	8553	Контакт	0	3,54	6,31	56,1
28	8561	Пируэт	0	3,78	8,91	42,4
29	8521	Суходол	0	4,11	7,32	56,2
30	8559	Южанин	0	3,17	7,00	45,3
31	8563	Волгоградский х Магнат	0	2,70	7,00	38,6
32	8527	Золотые всходы, Суходол	0	3,46	5,26	65,7
33	8533	Хун-Мо, Китай	0	3,00	4,78	62,7
34	8529	Контро, Китай	0	4,12	5,26	78,3
35	8613	Контро х Боярин	0	3,38	7,24	46,7
36	8615	Контро х Кубояр	0	4,04	8,11	49,8
37	8329	Дин-Сян, Китай	0	4,07	6,15	66,2
38	8565	Дин Сян х Боярин	0	3,47	7,08	49,0
39	8567	Дин Сян х Кубояр	0	3,31	5,89	56,2
40	8601	Командор х Ан-Юн-Хо	0	3,04	8,27	36,8
41	8603	Командор х Золотые всходы	0	2,90	6,45	45,0
42	8599	Командор х Маловодотребовательный	0	4,16	7,12	58,4
43	8605	Командор х Хун-Мо	0	3,45	6,15	56,1
44	8607	Командор х Чан-Чунь-Ман	0	3,28	6,55	50,1
45	8611	Командор х Чан-Чунь-Ман	0	3,54	6,85	51,6
46	8617	Раздольный х Суходольный	0	3,05	6,26	48,7
47	8619	Скомс белый х Кубань 3	0	2,49	6,02	41,3
48	8621	Скомс белый х Кубань 3	0	2,40	7,14	33,6
49	8623	Скомс белый х Кубань 3	0	2,67	6,41	41,6
50	8625	Скомс белый х Кубань 3	0	3,88	6,03	64,4
51	8649	Чан-Чунь-Ман х Раздольный	0	3,24	7,53	43,1
52	8549	(Lampro х Вираж) х Боярин	0	2,44	5,98	40,9
53	8573	ЗУЛК 1	0	3,52	6,31	55,9
54	8575	ЗУЛК 2	0	3,20	5,93	54,1
55	8577	ЗУЛК 3	0	3,88	6,88	56,4
56	8571	ЗУЛК 5	0	2,97	5,95	49,8
57	8579	ЗУЛК 6	0	3,60	5,46	65,8
58	8581	ЗУЛК 7	0	3,19	7,37	43,4
59	8583	ЗУЛК 8	0	4,88	7,38	66,1
60	8585	ЗУЛК 9	0	4,70	6,30	74,7
61	8589	ЗУЛК 10	0	3,19	6,57	48,6
62	8587	ЗУЛК 11	0	2,99	6,95	43,0
63	8597	ЗУЛК 12	0	2,81	9,00	31,2
64	8591	ЗУЛК 13	0	2,10	6,72	31,3
65	8595	ЗУЛК 14	0	3,13	6,15	50,9
66	8593	ЗУЛК 15	0	3,34	5,81	57,4
		НСР ₀₅	—	0,61	0,92	11,5

Примечание. *2 – функциональный ген qDTY1.1 присутствует в гомозиготном состоянии, 0 – ген отсутствует.

Максимальная величина ИЗУ оказалась у стародавних китайских суходольных сортов Чан-Чунь-Ман (88,5 %) и Ан-Юн-Хо (79,4 %). Эти сорта имеют в своих генотипах локус qDTY1.1, который контролирует устойчивость к засухе через урожайность зерна. От скрещивания образца Чан-Чунь-Ман в прошлые годы с урожайными сортами АНЦ «Донской» Раздольный, Боярин, Командор, Кубояр, Южанин было получено много перспективных линий с оптимальным габитусом растений.

Как видно из таблицы 1, образцы 8609, 8633, 8635, 8637, 8639, 8641, 8643, 8645, 8647, 8651, 8653, 8655, 8629 и 8631 унаследовали от донора Чан-Чунь-Ман данный ген интереса. В то же время имеются линии с участием этого сорта, у которых ген устойчивости отсутствует.

Усреднив данные внутри двух групп образцов риса, которые имели или не имели ген qDTY1.1, было установлено, что первая группа превышала вторую по урожайности в опыте на 0,20 т/га, на контроле – 0,21 т/га, а по ИЗУ – на 3,9 % (табл. 2).

Таблица 2. Сравнение средних величин урожайности (2020–2022 гг.) при засухе и на контроле, а также ИЗУ, в двух группах образцов риса: с геном qDTY1.1 и без него
Table 2. Comparison of average productivity (2020–2022) under drought and in control, as well as ISD, in two groups of rice samples: with and without the qDTY1.1 gene

Параметры	Средняя урожайность, т/га		ИЗУ, %
	опыт	контроль	
1 группа образцов с геном qDTY1.1	3,62	6,93	53,6
2 группа образцов без гена qDTY1.1	3,42	6,72	51,6
Прибавка (1–2), т/га	0,20	0,21	2,0
Прибавка (1–2), %	5,95	3,09	3,9

Это свидетельствует о том, что наличие данного гена дает определенный эффект прибавки как урожайности, так и засухоустойчивости в целом, на которую влияет большое количество других генов, а также условия окружающей среды.

По данным ряда авторов, аддитивный эффект влияния qDTY 1.1 на урожай зерна в условиях стресса составил 14,7 %, qDTY 1.2 – 18 %, qDTY2.1 – 4,5 %, qDTY 3.1 – 31 %, qDTY6.1 – 66 %, qDTY12.1 – 23,8 % (Venuprasad et al., 2007; Vikram et al., 2011).

Поэтому образцы из изученного набора, показавшие высокие значения ИЗУ, но не имеющие ген qDTY 1.1, могут нести другие QTL, которые обладают даже большей эффективностью повышения устойчивости.

К ним относятся китайские сорта Контро, Дин Сян, Хун-Мо, краснодарские образцы ЗУЛК 6, ЗУЛК 8 ЗУЛК 9, ИЗУ которых составляла от 62,6 до 78,3 %, а также сорта АНЦ «Донской» Аргамак и Суходол. При этом новый сорт Аргамак сформировал максимальную урожайность в условиях засухи – 5,00 т/га с индексом засухоустойчивости 58,5 %.

Необходим скрининг исходного материала по другим эффективным qDTY, таким как qDTY2.1, qDTY3.1, qDTY12.1 и др.

С долгосрочной целью повышения засухоустойчивости риса необходимо выявлять и использовать другие QTL с большими и постоянными эффектами и ключевыми регуляторами реакции растений на стресс. Пирамидирование нескольких хорошо охарактеризованных QTL и/или ключевых генов с помощью MAS в элитные сорта может быть успешной стратегией создания новых сортов с высокой стабильностью урожая в засушливых средах.

Выводы.

1. В результате маркерного анализа было установлено наличие гена устойчивости к засухе qDTY1.1 у 22 образцов риса из 66: Ан-Юн-Хо, Чан-Чунь-Ман, Волгоградский, Волгоградский х Атлант, Сталинградский и др.

2. Максимальную величину индекса засухоустойчивости (ИЗУ) показали носители гена qDTY1.1 китайские суходольные сорта Чан-Чунь-Ман (88,5 %), Ан-Юн-Хо (79,4 %) и другие образцы, полученные от гибридизации сорта Чан-Чунь-Ман с урожайными сортами АНЦ «Донской» Раздольный, Боярин, Командор, Кубояр, Южанин.

3. Выделившиеся образцы с геном qDTY1.1 превышали остальные в среднем по урожайности в условиях засухи на 0,20 т/га, на контроле – 0,21 т/га, а по ИЗУ – на 3,9 %.

Библиографические ссылки

1. Dar M.H., Waza S.A., Shukla S., Zaidi N.W., Nayak S., Hossain M., Kumar A., Ismail A.B., Singh U.S. Drought tolerant rice for ensuring food security in eastern India // Sustainability. 2020. Vol. 12(6), 17 p. DOI: 10.3390/su12062214.
2. Dhawan G., Kumar A., Dwivedi P., Gopala Krishnan S., Pal M., Vinod K.K., Nagarajan M., Bhowmick P.K., Bollinedi H., Ellur R.K., Ravikiran K.T., Kumar P., Singh A.K. Introgression of qDTY1.1 governing reproductive stage drought tolerance into an elite Basmati rice variety "Pusa Basmati 1" through marker assisted backcross breeding // Agronomy. 2021. Vol. 11(2), Article number: 202. DOI: 10.3390/agronomy11020202
3. Dixit S., Singh A., Sandhu N., Bhandari A., Vikram P., Kumar A. Combining drought and submergence tolerance in rice: Marker-assisted breeding and QTL combination effects // Molecular Breeding. 2017. Vol. 37(12), Article number: 143. DOI: 10.1007/s11032-017-0737-2
4. Dwivedi P., Ramawat N., Dhawan G., Gopala Krishnan S., Vinod K.K., Singh M.P., Nagarajan M., Bhowmick P.K., Mandal N.P., Perraju P. Drought tolerant near isogenic lines (NILs) of Pusa 44 developed through marker assisted introgression of qDTY2.1 and qDTY3.1 enhances yield under reproductive stage drought stress // Agriculture. 2021. Vol. 11(1), Article number: 64. DOI: 10.3390/agriculture11010064
5. Kumar A., Dixit S., Ram T., Yadav R.B., Mishra K.K., Mandal N.P. Breeding high-yielding drought-tolerant rice: Genetic variations and conventional and molecular approaches // Journal of Experimental Botany. 2014. Vol. 65(21), P. 6265–6278. DOI: 10.1093/jxb/eru363
6. Kumar A., Basu S., Ramegowda V., Pereira A. Mechanisms of drought tolerance in rice // In book: Achieving Sustainable Cultivation of Rice. 2017. Vol. 1, P. 131–164. DOI: 10.19103/AS.2106.0003.08
7. Kumar A., Sandhu N., Dixit S., Yadav S., Swamy B.P. M., Shamsudin N.A.A. Marker-assisted selection strategy to pyramid two or more QTLs for quantitative trait-grain yield under drought // Rice. 2018. Vol. 11(1), Article number: 35. DOI: 10.1186 / s12284-018-0227-0
8. Muthu V., Abbai R., Nallathambi J., Rahman H., Ramasamy S., Kambale R. Pyramiding QTLs controlling tolerance against drought, salinity, and submergence in rice through marker assisted breeding // PLoS ONE. 2020. Vol. 15, Article number: 59. DOI: 10.1371/journal.pone.0227421

9. Oo K.S., Krishnan S.G., Vinod K.K., Dhawan G., Dwivedi P., Kumar P., Bhowmick P.K., Pal M., Chinnuswamy V., Nagarajan M., Bollineni H., Kumar E.R., Kumar A.S. Molecular breeding for improving productivity of *Oryza sativa* L. cv. Pusa 44 under reproductive stage drought stress through introgression of a major QTL, qDTY12.1 // *Genes*. 2021. Vol. 12(7), Article number: 967. DOI: 10.3390/genes12070967
10. Panda D., Mishra S.S., Behera P.K. Drought Tolerance in Rice: Focus on Recent Mechanisms and Approaches // *Rice Science*. 2021. Vol. 28(2), P. 119–132. DOI: 10.1016/j.rsci.2021.01.002
11. Sandhu N., Dixit S., Swamy B.P. M., Raman A., Kumar S., Singh S.P., Yadaw R. B., Singh O. N., Reddy J. N., Anandan A., Yadav Sh., Venkataeshwarlu Ch., Henry A., Verulkar S., Mandal N. P., Ram T., Badri J., Vikram P., Kumar A. Marker assisted breeding to develop multiple stress tolerant varieties for flood and drought prone areas // *Rice*. 2019. Vol. 12(1), Article number: 8. DOI: 10.1186 / s12284-019-0269- y
12. Venuprasad R., Lafitte H.R., Atlin G.N. Response to direct selection for grain yield under drought stress in rice // *Crop Science*. 2007. Vol. 47(1), P. 285–293. DOI: 10.2135/cropsci2006.03.0181
13. Vikram P., Swamy B.P. M., Dixit S., Ahmed H. U., Cruz M. T., Singh A. K., Kumar A. qDTY1.1, a major QTL for rice grain yield under reproductive-stage drought stress with a consistent effect in multiple elite genetic backgrounds // *BMC Genet*. 2011. Vol. 12(1), Article number: 89. DOI: 10.1186/1471-2156-12-89
14. Vinod K.K., Gopala Krishnan S., Thiribhuvan R., Singh A.K. Genetics of drought tolerance, candidate genes and their utilization in rice improvement // In book: *Genomics assisted breeding of crops for abiotic stress tolerance*. Switzerland. 2019. Vol. II, P. 145–186. DOI: 10.1007/978-3-319-99573-1_9

References

1. Dar M.H., Waza S.A., Shukla S., Zaidi N.W., Nayak S., Hossain M., Kumar A., Ismail A.B., Singh U.S. Drought tolerant rice for ensuring food security in eastern India // *Sustainability*. 2020. Vol. 12(6), 17 p. DOI: 10.3390/su12062214
2. Dhawan G., Kumar A., Dwivedi P., Gopala Krishnan S., Pal M., Vinod K.K., Nagarajan M., Bhowmick P.K., Bollinedi H., Ellur R.K., Ravikiran K.T., Kumar P., Singh A.K. Introgression of qDTY1.1 governing reproductive stage drought tolerance into an elite Basmati rice variety “Pusa Basmati 1” through marker assisted backcross breeding // *Agronomy*. 2021. Vol. 11(2), Article number: 202. DOI: 10.3390/agronomy11020202
3. Dixit S., Singh A., Sandhu N., Bhandari A., Vikram P., Kumar A. Combining drought and submergence tolerance in rice: Marker-assisted breeding and QTL combination effects // *Molecular Breeding*. 2017. Vol. 37(12), Article number: 143. DOI: 10.1007/s11032-017-0737-2
4. Dwivedi P., Ramawat N., Dhawan G., Gopala Krishnan S., Vinod K.K., Singh M.P., Nagarajan M., Bhowmick P.K., Mandal N. P., Perraju P. Drought tolerant near isogenic lines (NILs) of Pusa 44 developed through marker assisted introgression of qDTY2.1 and qDTY3.1 enhances yield under reproductive stage drought stress // *Agriculture*. 2021. Vol. 11(1), Article number: 64. DOI: 10.3390/agriculture11010064
5. Kumar A., Dixit S., Ram T., Yadaw R. B., Mishra K. K., Mandal N. P. Breeding high-yielding drought-tolerant rice: Genetic variations and conventional and molecular approaches // *Journal of Experimental Botany*. 2014. Vol. 65(21), P. 6265–6278. DOI: 10.1093/jxb/eru363
6. Kumar A., Basu S., Ramegowda V., Pereira A. Mechanisms of drought tolerance in rice // In book: *Achieving Sustainable Cultivation of Rice*. 2017. Vol. 1, P. 131–164. DOI: 10.19103/AS.2106.0003.08
7. Kumar A., Sandhu N., Dixit S., Yadav S., Swamy B.P. M., Shamsudin N.A.A. Marker-assisted selection strategy to pyramid two or more QTLs for quantitative trait-grain yield under drought // *Rice*. 2018. Vol. 11(1), Article number: 35. DOI: 10.1186 / s12284-018-0227-0
8. Muthu V., Abbai R., Nallathambi J., Rahman H., Ramasamy S., Kambale R. Pyramiding QTLs controlling tolerance against drought, salinity, and submergence in rice through marker assisted breeding // *PLoS ONE*. 2020. Vol. 15, Article number: 59. DOI: 10.1371/journal.pone.0227421
9. Oo K.S., Krishnan S.G., Vinod K.K., Dhawan G., Dwivedi P., Kumar P., Bhowmick P.K., Pal M., Chinnuswamy V., Nagarajan M., Bollineni H., Kumar E.R., Kumar A.S. Molecular breeding for improving productivity of *Oryza sativa* L. cv. Pusa 44 under reproductive stage drought stress through introgression of a major QTL, qDTY12.1 // *Genes*. 2021. Vol. 12(7), Article number: 967. DOI: 10.3390/genes12070967
10. Panda D., Mishra S.S., Behera P.K. Drought Tolerance in Rice: Focus on Recent Mechanisms and Approaches // *Rice Science*. 2021. Vol. 28(2), P. 119–132. DOI: 10.1016/j.rsci.2021.01.002
11. Sandhu N., Dixit S., Swamy B.P. M., Raman A., Kumar S., Singh S.P., Yadaw R. B., Singh O. N., Reddy J. N., Anandan A., Yadav Sh., Venkataeshwarlu Ch., Henry A., Verulkar S., Mandal N. P., Ram T., Badri J., Vikram P., Kumar A. Marker assisted breeding to develop multiple stress tolerant varieties for flood and drought prone areas // *Rice*. 2019. Vol. 12(1), Article number: 8. DOI: 10.1186 / s12284-019-0269- y
12. Venuprasad R., Lafitte H.R., Atlin G.N. Response to direct selection for grain yield under drought stress in rice // *Crop Science*. 2007. Vol. 47(1), P. 285–293. DOI: 10.2135/cropsci2006.03.0181
13. Vikram P., Swamy B.P. M., Dixit S., Ahmed H. U., Cruz M. T., Singh A. K., Kumar A. qDTY1.1, a major QTL for rice grain yield under reproductive-stage drought stress with a consistent effect in multiple elite genetic backgrounds // *BMC Genet*. 2011. Vol. 12(1), Article number: 89. DOI: 10.1186/1471-2156-12-89
14. Vinod K.K., Gopala Krishnan S., Thiribhuvan R., Singh A.K. Genetics of drought tolerance, candidate genes and their utilization in rice improvement // In book: *Genomics assisted breeding of crops for abiotic stress tolerance*. Switzerland. 2019. Vol. II, P. 145–186. DOI: 10.1007/978-3-319-99573-1_9

Поступила: 29.08.23; доработана после рецензирования: 11.10.23; принята к публикации: 11.10.23.

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. – научное руководство, постановка цели и задач, анализ литературных данных, формирование методологии исследования, анализ данных, написание текста

статьи; Вожжова Н. Н. – ПЦР анализ риса; Аксенов А. В. – закладка опыта, посев сортов, отбор растений для анализа, сбор данных, промеры и подсчеты, заполнение таблиц.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.