

## АНАЛИЗ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ У ГИБРИДА РИСА ОТ СКРЕЩИВАНИЯ СУХОДОЛЬНОГО ОБРАЗЦА КОНТРО С ПРОДУКТИВНЫМ СОРТОМ КУБОЯР

**П. И. Костылев**, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории селекции и семеноводства риса, 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: p-kostylev@mail.ru

Рис – это важная сельскохозяйственная культура. Он может расти не только при затоплении почвы водой, но и на периодическом орошении, как искусственном, так и естественном (дожди). Производство такого риса гораздо дешевле. Кроме того, в мире ощущается дефицит пресной воды, что делает использование суходольного риса актуальным. Цель работы – создание продуктивных засухоустойчивых линий риса на основе гибрида Контро × Кубояр. Основные задачи – гибридизация сортов между собой, генетический анализ ряда количественных признаков и отбор лучших растений, формирующих компактные прямостоячие хорошо озерненные метелки для дальнейшей селекционной работы и испытания на засухоустойчивость. Проведен генетический анализ варьирующих количественных признаков, влияющих на зерновую продуктивность риса. По высоте растений родительские формы не различались. По длине метелки наблюдались частичное отрицательное доминирование и моногенные различия скрещенных сортов. По числу колосков на метелке установлены отрицательное доминирование меньших значений и взаимодействие двух пар генов. По массе 1000 зерен установлены частичное доминирование больших значений признака и моногенные различия исходных родительских форм. По длине и ширине зерновки расщепление происходило в соотношении 1 : 2 : 1, что свидетельствует о моногенных различиях родительских сортов. Отбраны лучшие рекомбинантные формы риса, сочетающие в себе компактную прямостоячую метелку с большим количеством зерен, создан исходный материал для практической селекции. Исследования проводили в 2019 г. на полях обособленного подразделения «Пролетарское» ФГБНУ «АНЦ «Донской» в Ростовской области.

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

**Для цитирования:** Костылев П. И., Аксенов А. В., Краснова Е. В. Анализ наследования признаков у гибрида риса от скрещивания суходольного образца Контро с продуктивным сортом Кубояр // Зерновое хозяйство России. 2020. № 4(70). С. 44–49. DOI: 10.31367/2079-8725-2020-70-4-44-49.



## THE ANALYSIS OF TRAIT INHERITANCE OF RICE HYBRID FROM THE CROSSING OF THE UPLAND RICE SAMPLE “KONTR0” WITH THE PRODUCTIVE RICE VARIETY “KUBOYAR”

**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;

**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: p-kostylev@mail.ru

Rice is an important agricultural crop. It can grow not only when the flooded soil, but in the conditions of periodic irrigation, both artificial and natural (rain). The production of such rice is much cheaper. In addition, there is a shortage of fresh water in the world, which makes the use of upland rice relevant. The purpose of the current work was to develop the productive drought-resistant rice lines based on the “Kontro x Kuboyar” hybrid. The main tasks were to hybridize the varieties, to analyze genetically a number of quantitative traits and to select the best plants that could form compact full-grained panicles for further breeding work and testing for drought resistance. There has been conducted a genetic analysis of varying quantitative traits affecting the rice productivity. The parental forms did not differ in plant height. Along the panicle length there was a partial negative dominance and monogenic differences between the hybridized varieties. According to the number of spikelets per panicle there has been identified a negative dominance of lower values and the interaction of two pairs of genes. According to 1000 grain weight, there was a partial dominance of large values of the trait and monogenic differences in the original parental forms. Splitting along the length and width of the caryopsis was in a ratio of 1 : 2 : 1, which indicated monogenic differences between the parental varieties. There have been selected the best recombinant rice forms, combining a compact panicle with a large number of grains, and there has been developed the initial material for practical breeding. The study was carried out in 2019 on the plots of the Separate Subdivision “Proletarskoye” of the FSBSI “ARC “Donskoy” in the Rostov Region.

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

**Введение.** Рис является одной из самых важных культур в мире. Эволюционно он является очень влаголюбивым, поэтому он мало адаптирован к условиям с ограниченным количеством воды и чрезвычайно чувствителен к стрессу засухи. Под засухой понимают

сложное агрометеорологическое явление, в результате которого у растения нарушается водный баланс; под влиянием недостатка влаги, вызванного усиленным испарением или длительным бездождем, растение увядает или гибнет (Ионова и др., 2019). Однако

засухоустойчивые сорта, выведенные путем селекции растений, являются более доступными для сельскохозяйственных предприятий, чем дорогостоящие агрономические методы или усовершенствование ирригационных систем, которые могут потребовать больших инвестиций. Рис может расти не только при затоплении почвы водой, но и на периодическом орошении, как искусственном, так и естественном (дожди). Производство такого риса гораздо дешевле. Кроме того, в мире ощущается дефицит пресной воды, что делает использование суходольного риса актуальным.

Поэтому необходима селекционная работа по созданию суходольных сортов риса и повышению их засухоустойчивости. Такие исследования ведутся во всем мире, особенно в Юго-Восточной Азии (Китай, Индия, Бангладеш, Филиппины) и в Южной Америке (Бразилия). В этих странах выращивают сорта AUS, IRAT109, Way Rarem, адаптированные к засухе. Существуют 3 основные цели селекции, которые могут привести к улучшению урожайности зерна риса в условиях засухи: увеличение потенциальной урожайности как таковой, своевременное цветение в период, когда есть вода, и повышение устойчивости к засухе (Bernier et al., 2008).

У риса были идентифицированы несколько локусов количественных признаков (QTL), связанных с реакцией на засуху, включая признаки корневой системы (глубина проникновения, объем, толщина корней), листьев (скручивание и жизнеспособность), стабильности мембран и осмотической регуляции (Lafitte et al., 2007). Они были перенесены в высокоурожайный, но чувствительный к засухе сорт IR64. С помощью маркеров RG939, RG476 и RG214 были отобраны 57 линий, полученных в результате скрещивания этого сорта с 28 донорами.

Singh et al. (2016) показали, что QTL qDTY1.1 увеличивает урожайность зерна в условиях засухи, и идентифицировали тесно связанный с ним маркер (RM431), расположенный на хромосоме 1. Молекулярный анализ с использованием этого маркера позволил выделить три засухоустойчивых генотипа: Vaidehi, Dudhi, Birar.

Большие усилия были приложены с использованием молекулярных маркеров для идентификации в хромосомах риса QTL, связанных с признаками устойчивости к засухе. Zheng H. et al. (2000) идентифицировали два QTL для толщины корней и их способности проникновения в почву, которые локализованы рядом с SSR-маркерами риса: RM252 на хромосоме 4 и RM60 на хромосоме 3. Совместное расположение QTL для признаков корней и урожайности в условиях засухи позволило комбинировать отбор обоих признаков (Salunkhe et al., 2011).

Ряд исследователей определили несколько локусов количественных признаков для урожайности и ее компонентов при различных типах засухи. Популяция ST9993 × IR62266 была использована для выполнения картирования QTL урожайности зерна в условиях засухи в горной местности Южной Индии (Babu RC, 2003) и низменности в Таиланде (Lanceras et al., 2004).

В популяции из 180 рекомбинантных инбредных линий, полученных в результате скрещивания затопляемого сорта *Zhenshan 97* и высокогорного сорта *IRAT 109*, был обнаружен QTL (расположенный на хромосоме 9 между маркерами RM316 и RM219), влияющий на снижение урожайности, биомассы и индекса урожая в условиях засухи (Yue et al., 2006).

Исследования Bernier J. et al. (2007) в IRRI позволили выявить QTL, объясняющий 51% генетической

дисперсии урожайности зерна в условиях засухи в полевых условиях на стадиях цветения и налива зерна в гибридной популяции *Vandana* × *Way*. Высокий эффект QTL засухоустойчивости на репродуктивной стадии был последовательно выражен в течение двух сезонов выращивания. Этот QTL был также обнаружен в другой популяции *IR55419-04* × *Way Rarem* и показал низкий уровень взаимодействия со средой, что имеет потенциальное применение в MAS-селекции. Таким образом, обнаружено много QTL, связанных с устойчивостью к засухе, которые были недавно зарегистрированы и могут широко использоваться в программах селекции риса на засухоустойчивость (Bernier et al., 2008).

Адаптивные свойства и устойчивость сортов к основным стрессовым факторам окружающей среды имеют едва ли не самое большое значение в получении высокой и стабильной урожайности (Дубинина, 2017).

Работа по созданию устойчивых к абиотическим стрессам сортов, в том числе к засухе, ведется во ВНИИ риса (Харитонов и др., 2015). В ФГБНУ «АНЦ «Донской» также проводится работа в этом направлении (Костылев и др., 2020). Поэтому выведение сортов для Ростовской области является актуальным. Для улучшения эффективности этого процесса нужно знать характер наследования признаков у гибридов.

Цель исследований – создание продуктивных суходольных линий риса на основе гибрида Контро × Кубояр. Основные задачи – гибридизация сортов между собой, генетический анализ ряда количественных признаков и отбор лучших растений, формирующих компактные прямостоячие и хорошо озерненные метелки для дальнейшей селекционной работы и испытания на засухоустойчивость.

**Материалы и методы исследований.** В качестве материала для анализа использовали гибриды второго поколения комбинации Контро × Кубояр. Контро является стародавним маньчжурским сортом, устойчивым к засухе. Кубояр – современный высокопродуктивный сорт селекции ФГБНУ «АНЦ «Донской», предназначенный для выращивания в общепринятых условиях затопления. Оба сорта среднерослые (85–95 см), с овальным зерном без остей. Кубояр отличается от Контро более поздним цветением (на 9 дней), короткой вертикальной метелкой с большим количеством зерен на метелке.

Исследования проводили в 2019 г. на чеках ОП «Пролетарское» ФГБНУ «АНЦ «Донской» в Ростовской области. В работе использовали методику полевого опыта Б. И. Доспехова (1985). Для математической обработки данных использовали программу Statistica 8, для генетического анализа – программу Полиген А (Мережко, 2005).

**Результаты и их обсуждение.** Родительские сорта имели одинаковую высоту растений, у гибридов от их скрещивания во втором поколении расщепление не происходило. По другим признакам имелись генетические различия, что привело к сегрегации гибридных популяций. По длине метелки и количеству колосков и зерен на ней установлено неполное отрицательное доминирование, по массе 1000 зерен и длине зерновки – частичное положительное, а по ширине зерновки – его отсутствие (табл. 1).

Метелки родительских сортов значительно различались. У сорта Контро она была длинной, рыхлой, поникающей, с небольшим количеством колосков, у сорта Кубояр – наоборот. Средняя длина метелки сорта Контро составила 18,8 см, Кубояр – 15,0 см, у гибридов были промежуточные значения признака, но значительно ближе к величине Кубояра.

### 1. Характеристики родительских форм, гибрида F<sub>2</sub> и степень доминирования (hp) (2019 г.) 1. Characteristics of parental forms, the F<sub>2</sub> hybrid and dominance degree (hp) (2019)

| Название | Длина метелки, см | Количество колосков, шт. |        |       | Масса 1000 зерен, г | Длина зерновки, мм | Ширина зерновки, мм |
|----------|-------------------|--------------------------|--------|-------|---------------------|--------------------|---------------------|
|          |                   | выполненных              | пустых | всего |                     |                    |                     |
| Контро   | 18,8              | 61,5                     | 6,3    | 67,8  | 27,3                | 7,2                | 3,0                 |
| Кубояр   | 15,0              | 145,2                    | 10,1   | 155,3 | 31,8                | 8,2                | 3,4                 |
| Гибрид   | 15,9              | 79,2                     | 7,5    | 86,7  | 30,2                | 7,8                | 3,2                 |
| hp       | -0,51             | -0,57                    | -0,37  | -0,57 | 0,28                | 0,14               | 0,02                |

Длина метелок всех гибридных форм находилась в интервалах изменчивости родительских сортов. Длина метелки F<sub>2</sub> достигла в среднем 15,9 см, степень доминирования составила -0,51, то есть неполная отрицательная. Кривая распределения частот признака (КРЧ) у гибрида была одновершинной с правосторонней асимметрией (As = 0,40). Вершина кривой гибрида находилась в одном классе с вершиной сорта Кубояр (рис. 1). В F<sub>2</sub> с помощью программы Полиген А были установлены моногенные различия сортов и расщепление в соотношении 3 : 1. Сила действия гена – 3,8 см.



**Рис. 1.** Распределение частот признака «длина метелки» у гибрида риса F<sub>2</sub> Контро × Кубояр и его родительских форм (2019 г.)

**Fig. 1.** Distribution of the “panicle length” trait frequency in the F<sub>2</sub> Kontro × Kuboyar rice hybrid and its parental forms (2019)



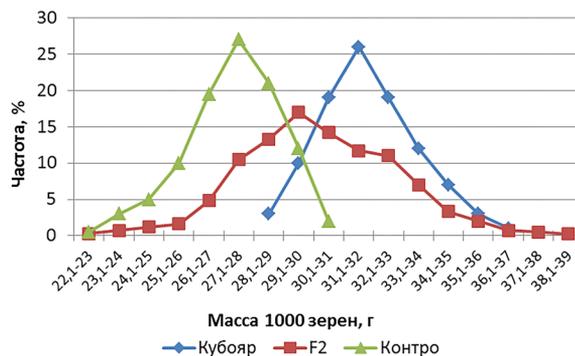
**Рис. 2.** Распределение частот признака «число колосков на метелке» у гибрида риса F<sub>2</sub> Контро × Кубояр и его родительских форм (2019 г.)

**Fig. 2.** Distribution of the “number of spikelets per panicle” trait frequency in the F<sub>2</sub> Kontro × Kuboyar rice hybrid and its parental forms (2019)

По среднему количеству колосков в метелке исходные родительские формы различались в 2,3 раза:

у Кубояра формировалось 155,3 колоска, а у Контро – 67,8. У гибрида преобладали малоозерненные формы, в среднем 86,7 колоска (табл. 1). КРЧ гибрида находилась в пределах варьирования родительских сортов, а ее вершина смещена влево и находится в одном классе с вершиной Контро (рис. 2). Она имеет значительную правостороннюю асимметрию (As = 0,73). Наблюдалось отрицательное доминирование меньшего числа колосков, степень доминирования в F<sub>2</sub> составила -0,57. Происходило дигибридное расщепление двух пар генов в соотношении 9 : 6 : 1, в результате чего появились 1/16 часть форм с количеством колосков на метелке как у сорта Кубояр (121–220 шт.). Сила гена составила 43,75 шт.

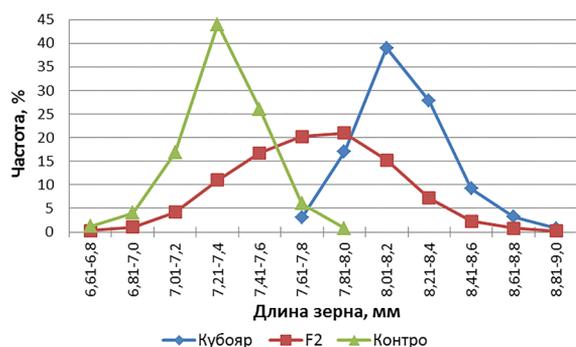
По признаку «масса 1000 зерен» исходные родительские сорта отличались на 4,5 г (табл. 1). Масса 1000 зерен в F<sub>2</sub> варьировала в пределах от 22 до 39 г (в среднем 30,2 г). КРЧ гибрида имела одну вершину, которая находилась между вершин родительских форм (рис. 3). Наблюдалась незначительная правосторонняя асимметрия (As = 0,22) и частичное доминирование больших значений признака (hp = 0,28). При этом частоты мелкозерновых (22,1–27,0 г) и крупнозерновых (33,1–39,0 г) классов были несколько ниже, чем частоты классов средней массы зерновки (27,1–33,0 г). Расщепление в гибридной популяции происходило в соотношении 1 : 2 : 1, то есть выщеплялись примерно по 25% особей с размерами зерновок как у родительских форм, следовательно, они различаются аллельным состоянием одной пары генов. Сила гена составила 4,5 г.



**Рис. 3.** Распределение частот признака «масса 1000 зерен» у гибрида риса F<sub>2</sub> Контро × Кубояр и его родительских форм (2019 г.)

**Fig. 3.** Distribution of the “1000 grain weight” trait frequency in the F<sub>2</sub> Kontro × Kuboyar rice hybrid and its parental forms (2019)

По длине зерновки сорта Контро (7,2 мм) и Кубояр (8,2 мм) различались незначительно, на 1 мм. У гибрида было промежуточное среднее значение – 7,8 мм. Степень доминирования составила 0,14. Кривая была практически симметричной (As = -0,03), а изменчивость гибридной популяции не выходила за пределы родительских вариаций (рис. 4).



**Рис. 4.** Распределение частот признака «длина зерновки» у гибрида риса F<sub>2</sub> Контро × Кубояр и его родительских форм (2019 г.)

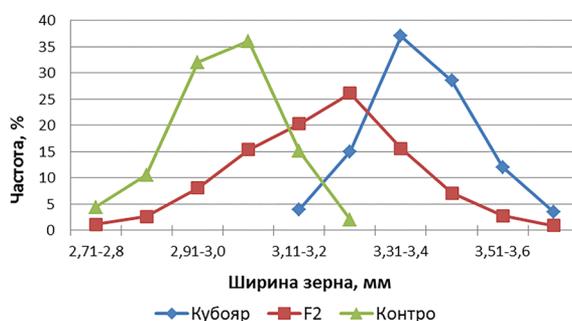
**Fig. 4.** Distribution of the “caryopsis length” trait frequency in the F<sub>2</sub> Kontro × Kuboyar rice hybrid and its parental forms (2019)

Расщепление происходило в соотношении 1 : 2 : 1. Следовательно, родительские сорта различались по аллельному состоянию одной пары генов, сила которых составила 1 мм.

По ширине зерна наблюдали аналогичные закономерности. КРЧ гибрида была симметричной (As = 0,20), трансгрессии отсутствовали (рис. 5).

Родительские сорта различались на 0,4 мм. У Кубояра зерновка (3,4 мм) была несколько шире, чем у Контро (3,0 мм). У гибрида ширина зерновки в среднем составила 3,2 мм. Доминирование отсутствовало (hr = 0,02), сегрегация в соотношении

1 : 2 : 1 свидетельствует о моногенных различиях. Сила гена – 0,4 мм.



**Рис. 5.** Распределение частот признака «ширина зерновки» у гибрида риса F<sub>2</sub> Контро × Кубояр и его родительских форм (2019 г.)

**Fig. 5.** Distribution of the “caryopsis width” trait frequency in the F<sub>2</sub> Kontro × Kuboyar rice hybrid and its parental forms (2019)

В таблице 2 представлена характеристика выделенных форм F<sub>2</sub>, которые сочетают в себе оптимальную высоту растения, длину метелки и массу 1000 зерен с повышенной озерненностью. Эти и другие формы были отобраны для посева третьего поколения в гибридном питомнике и дальнейшего изучения. В дальнейшем из них будут получены рекомбинантные инбредные линии, которые можно использовать для посева на двух фонах орошения и поиска QTL, контролирующих признаки засухоустойчивости.

**2. Характеристика лучших форм F<sub>2</sub> в комбинации Контро × Кубояр (2019 г.)**  
**2. Characteristics of the best forms F<sub>2</sub> in the combination Kontro × Kuboyar (2019)**

| Название | Длина метелки, см | Общее число колосков, шт. | Масса 1000 зерен, г | Длина зерновки, мм | Ширина зерновки, мм |
|----------|-------------------|---------------------------|---------------------|--------------------|---------------------|
| Контро   | 19                | 68                        | 27,3                | 7,2                | 3,0                 |
| Кубояр   | 15                | 155                       | 31,8                | 8,2                | 3,4                 |
| 16       | 20                | 164                       | 33                  | 7,4                | 3,1                 |
| 18       | 18                | 185                       | 28                  | 7,3                | 3,2                 |
| 84       | 18                | 186                       | 29                  | 7,9                | 3,2                 |
| 134      | 14                | 214                       | 28                  | 7,8                | 3,1                 |
| 294      | 17                | 182                       | 27                  | 7,4                | 3,1                 |
| 410      | 17                | 172                       | 26                  | 7,2                | 3,3                 |
| 436      | 19                | 157                       | 29                  | 8,0                | 3,1                 |
| 441      | 18                | 163                       | 27                  | 7,4                | 3,1                 |
| 517      | 18                | 198                       | 29                  | 8,1                | 3,0                 |
| 526      | 19                | 167                       | 32                  | 7,2                | 3,1                 |
| 558      | 16                | 155                       | 33                  | 7,9                | 3,2                 |
| 581      | 16                | 170                       | 26                  | 7,8                | 3,0                 |
| σ        | 2,1               | 28,0                      | 2,6                 | 0,4                | 0,3                 |

Лучшие в хозяйственно-биологическом отношении формы послужат исходным материалом для последующего создания ранних продуктивных суходольных сортов риса.

**Выводы**

1. Наследование признака «длина метелки» происходило по типу доминирования меньших значений признака (hr = -0,51). Исходные родительские сорта Контро и Кубояр различались по аллельному состоянию одной пары генов, что привело к расщеплению F<sub>2</sub> в соотношении 3 : 1.

2. По среднему числу колосков на метелке наблюдалось отрицательное доминирование меньших значений, степень доминирования в F<sub>2</sub> составила -0,57.

Происходило расщепление по двум парам генов в соотношении 9 : 3 : 1.

3. По признаку «масса 1000 зерен» установлены частичное доминирование больших значений признака (hr = 0,28), расщепление 1 : 2 : 1 и моногенные различия исходных родительских форм.

4. По длине зерновки выявлено частичное доминирование большей величины признака (hr = 0,14). Расщепление происходило в соотношении 1 : 2 : 1, то есть родительские сорта различались по аллельному состоянию одной пары генов.

5. По ширине зерна наблюдали отсутствие доминирования и сегрегацию в соотношении 1 : 2 : 1, свидетельствующую о моногенных различиях.

6. Выделены формы  $F_2$ , сочетающие оптимальную высоту растения, длину метелки, массу 1000 зерен и повышенную озерненность, для последующего создания продуктивных суходольных 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. Ионова Е. В., Лиховидова В. А., Лобунская И. А. Засуха и гидротермический коэффициент увлажнения как один из критериев оценки степени ее интенсивности (обзор литературы) // Зерновое хозяйство России. 2019. № 6(66). С. 18–22. <https://doi.org/10.31367/2079-8725-2019-66-6-18-22>.
3. 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>.
4. Мережко А. Ф. Использование менделеевских принципов в компьютерном анализе наследования варьирующих признаков // Экологическая генетика культурных растений: мат. школы молодых ученых РАСХН, ВНИИ риса. Краснодар, 2005. С. 107–117.
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. No. 43. Pp. 1457–1469. <https://doi.org/10.2135/cropsci2003.1457>.
7. Bernier J., Kumar A., Venuprasad R., Spaner D., Atlin G. A large-effect QTL for grain yield under reproductive-stage drought stress in upland rice // Crop Sci. 2007. Vol. 47. Iss. 2. Pp. 507–516. DOI: 10.2135/cropsci2006.07.0495.
8. 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>.
9. 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. No. 58. Pp. 169–175. DOI: 10.1093/jxb/erl101.
10. 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. No. 135. Pp. 384–399. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.103.035527>.
11. Salunkhe A. S., Poornima R., Prince K. S., Kanagaraj P., Sheeba J. A., Amudha K., Suji K. K., Senthil A., Babu R. C. Fine mapping QTL for drought resistance traits in rice (*Oryza sativa* L.) using bulk segregant analysis // Molecular Biotechnology. 2011. No. 49. Pp. 90–95. DOI: 10.1007/s12033-011-9382-x.
12. 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.
13. 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.
14. Zheng H., Babu R. C., Pathan M. S., Ali L., Huang N., Courtois B., Nguyen H. T. Quantitative trait loci for root-penetration ability and root thickness in rice: comparison of genetic backgrounds // Genome. 2000. Vol. 43, no. 1. Pp. 53–61. DOI: 10.1139/gen-43-1-53.

#### References

1. Dubinina O. A. Ustoichivost' ozimoy pshenicy k osnovnym stressovym faktorom okruzhayushchej sredy i pogodnyh uslovij (obzor) [Resistance of winter wheat to the main stress factors of the environment and weather conditions (review)] // Zernovoe hozyajstvo Rossii. 2017. № 1(49). S. 23–26.
2. Ionova E. V., Lihovidova V. A., Lobunskaya I. A. Zasuha i gidrotermicheskiy koeffitsient uvlazhneniya kak odin iz kriteriev ocenki stepeni ee intensivnosti (obzor literatury) [Drought and hydrothermal moisture coefficient as one of the criteria for assessing its intensity degree (literature review)] // Zernovoe hozyajstvo Rossii. 2019. № 6(66). С. 18–22. <https://doi.org/10.31367/2079-8725-2019-66-6-18-22>.
3. Kostylev P. I., Krasnova E. V., Aksenov 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>.
4. Merezko A. F. Ispol'zovanie mendeleevskih principov v komp'yuternom analize nasledovaniya var'iruyushchih priznakov [Use of Mendel's principles in computer analysis of the inheritance of varying traits] // Ekologicheskaya genetika kul'turnyh rastenij: may. shkoly molodyh uchenyh RASKHN, VNII risa. Krasnodar, 2005. S. 107–117.
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 (*Oryza sativa* L.) adaptability to abiotic stresses] // Ekologicheskaya genetika. 2015. T. 13, № 4. S. 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. No. 43. Pp. 1457–1469. <https://doi.org/10.2135/cropsci2003.1457>.
7. Bernier J., Kumar A., Venuprasad R., Spaner D., Atlin G. A large-effect QTL for grain yield under reproductive-stage drought stress in upland rice // Crop Sci. 2007. Vol. 47. Iss. 2. Pp. 507–516. DOI: 10.2135/cropsci2006.07.0495.
8. 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>.
9. 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. No. 58. Pp. 169–175. DOI: 10.1093/jxb/erl101.
10. 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. No. 135. Pp. 384–399. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.103.035527>.

11. Salunkhe A. S., Poornima R., Prince K. S., Kanagaraj P., Sheeba J. A., Amudha K., Suji K. K., Senthil A., Babu R. C. Fine mapping QTL for drought resistance traits in rice (*Oryza sativa* L.) using bulk segregant analysis // *Molecular Biotechnology*. 2011. No. 49. Pp. 90–95. DOI: 10.1007/s12033-011-9382-x.

12. 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.

13. 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.

14. Zheng H., Babu R. C., Pathan M. S., Ali L., Huang N., Courtois B., Nguyen H. T. Quantitative trait loci for root-penetration ability and root thickness in rice: comparison of genetic backgrounds // *Genome*. 2000. Vol. 43, no. 1. Pp. 53–61. DOI: 10.1139/gen-43-1-53.

Поступила: 21.05.20; принята к публикации: 22.07.20.

**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.**