

# Влияние физиологических параметров растений риса на толерантность к длительному погружению в воду\*

П. И. КОСТЫЛЕВ, В. А. ГОЛУБОВА, Н. В. КАЛИНИНА, Н. Н. ВОЖЖОВА

Аграрный научный центр «Донской», пос. Научный городок, 3, Зерноград, 347740, Российская Федерация

**Резюме.** Исследования проводили с целью оценки толерантности риса к длительному погружению в воду и способности энергичного роста из-под слоя воды для выделения лучших образцов и использования их в селекции устойчивых к затоплению сортов. Для исследований отобраны 180 сортов и образцов риса урожая 2021 г., полученных в лаборатории селекции и семеноводства риса Аграрного научного центра «Донской» от скрещивания отечественных сортов с азиатскими донорами генов устойчивости к затоплению. Лабораторные исследования проводили с использованием нескольких физиологических методов: оценка силы роста в аэробных условиях, оценка по способности к анаэробному прорастанию, а также ПЦР-анализ. Оценка 180 образцов риса по интенсивности роста проростков в аэробных условиях показала на 10-й день значительное варьирование длины ростка – от 2,4 до 7,4 см и корешка – от 2,2 до 15,3 см. Наибольшая средняя длина ростка и корешка отмечены у линии 1191. В анаэробных условиях проращивания семян риса через 5 суток большинство изучаемых сортов и линий (71 %) характеризовались средней длиной ростка от 0,1 до 2,0 см, только у 6 % она достигала 3,0...4,0 см. Минимальным приростом стебля ростка (0,2...0,5 см) характеризовались образцы 1177, 3137, 2407, 1337, 1176, 766, максимальным (3,0...4,0 см) – 11542, 1176 и 1191. Через 14 суток средняя длина проростков составляла 8,6 см, варьируя от 3,0 до 16,5 см. Самыми высокорослыми оказались образцы 1191 – 16,5 см и 1542 – 16,3 см, низкорослым 766 – 3,0 см. В процессе ПЦР-анализа выделены образцы, несущие гены Sub1A (5461, 5463), Snorkel 1 (1542) и Snorkel 2 (1041, 1191) в гомозиготном состоянии. Создан исходный материал, имеющий практическое значение для селекционного процесса.

**Ключевые слова:** рис (*Oryza sativa* L.), сорт, всхожесть, энергия прорастания, сила роста, толерантность к затоплению.

**Сведения об авторах:** П. И. Костылев, доктор сельскохозяйственных наук, руководитель центра (e-mail: i.fiziologii@yandex.ru); В. А. Голубова, кандидат биологических наук, научный сотрудник; Н. В. Калинина, младший научный сотрудник; Н. Н. Вожжова, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник.

**Для цитирования:** Влияние физиологических параметров растений риса на толерантность к длительному погружению в воду / П. И. Костылев, В. А. Голубова, Н. В. Калинина и др. // Достижения науки и техники АПК. 2023. Т. 37. № 1. С. 4–9. doi: 10.53859/02352451\_2023\_37\_1\_4.

\*материалы подготовлены в рамках научного проекта при поддержке РНФ (грант № 22-26-00246) «Изучение локусов количественных признаков, связанных с толерантностью риса к длительному погружению в воду и высокой энергией роста» на 2022-2023 годы.

## Influence of physiological parameters of rice plants on tolerance to long-term immersion in water

P. I. Kostylev, V. A. Golubova, N. V. Kalinina, N. N. Vozhzhova

Agrarian Scientific Center "Donskoy", pos. Nauchnygorodok, 3, Zernograd, 347740, Russian Federation

**Abstract.** Research was carried out to assess the tolerance of rice to prolonged immersion in water and the ability to vigorously grow from an underwater layer to isolate the best samples and use them in the breeding of flood-resistant varieties. For research, 180 varieties and samples of rice harvested in 2021 were selected/ They were obtained in the laboratory of breeding and seed production of rice at the Agrarian Scientific Centre "Donskoy" from crossing domestic varieties with Asian donors of flood resistance genes. Laboratory studies were performed using several physiological methods: aerobic growth force assessment, anaerobic germination ability assessment, and PCR analysis. Evaluation of 180 rice samples according to the intensity of seedling growth under aerobic conditions showed on the 10th day a significant variation in the length of the sprout – from 2.4 to 7.4 cm and root – from 2.2 to 15.3 cm. The largest average length of the sprout and root marked at line 1191. Under anaerobic conditions of germination of rice seeds after 5 days, most of the studied varieties and lines (71%) were characterised by an average sprout length from 0.1 to 2.0 cm, only in 6% it reached 3.0-4.0 cm. Samples 1177, 3137, 2407, 1337, 1176, 766 were characterised by the minimum growth of the sprout stem (0.2-0.5 cm), samples 11542, 1176 and 1191 were characterised by the maximum (3.0-4.0 cm). The tallest were samples 1191 – 16.5 cm and 1542 – 16.3 cm, the shortest was 766 – 3.0 cm. During PCR analysis, homozygous samples carrying the Sub1A (5461, 5463), Snorkel 1 (1542), and Snorkel 2 (1041, 1191) genes were isolated. The source material of practical importance for the selection process has been created.

**Keywords:** rice (*Oryza sativa* L.); variety; germination; germination energy; spread; flood tolerance

**Author Details:** P. I. Kostylev, D. Sc. (Agr.), head of the center (e-mail: i.fiziologii@yandex.ru); V. A. Golubova, Cand. Sc. (Biol.), research fellow; N. V. Kalinina, junior research fellow; N. N. Vozhzhova, Cand. Sc. (Agr.), senior research fellow.

**For citation:** Kostylev PI, Golubova VA, Kalinina NV, et al. [Influence of physiological parameters of rice plants on tolerance to long-term immersion in water]. Dostizheniya nauki i tekhniki APK. 2023. 37;(1):4-9. Russian. doi: 10.53859/02352451\_2023\_37\_1\_4.

В мировом рисоводстве большое внимание уделяют повышению устойчивости к затоплению, так как особенности природных условий возделывания риса в зоне тропиков и субтропиков связаны с полным затоплением посевов на период от нескольких суток до двух недель, вследствие выпадения обильных осадков. В результате этого растения неустойчивых сортов гибнут, происходит потеря урожая [1].

Основные молекулярные особенности риса, определяющие устойчивость к аноксии, различаются

в зависимости от стадии развития. Во время вегетативного роста рис использует разные стратегии устойчивости к затоплению: быстрый рост и удлинение coleoptily в анаэробных условиях, остановка роста до снижения уровня воды [2].

Гены толерантности к погружению Snorkel1 (SK1) и Snorkel2 (SK2), выявленные на хромосоме 12, определяют чувствительность к этилену и контролируют быстрое удлинение междоузлий глубоководного риса в ответ на погружение. У нормального культивируемого риса они отсутствуют [3].

Альтернативную стратегию покоя наблюдают у сортов риса с локусом Sub1A (вблизи центромеры хромосомы 9), у которых ограничена мобилизация крахмала и, таким образом, производится меньше этанола и других продуктов ферментации [2]. Локус Sub1A регулирует реакцию на этилен и гиббереллин, что приводит к ограничению потребления углеводов и покою побегов под водой, а также способствует устойчивости к длительному и глубокому погружению [4].

Для широкой оценки селекционных генотипов риса необходимо использование не только физиологических, но и генетических методов исследования, к числу которых относится маркер-вспомогательная селекция [5].

Основным геном, который контролирует устойчивость к затоплению, считают локус Sub1. Главный донор этого локуса – сорт FR13A [5]. Исследователи также выделяют два дополнительных локуса, связанных с устойчивостью к затоплению – SNORKEL1 и SNORKEL2. Они служат факторами отклика на этилен, который, в свою очередь, позволяет растениям пережить неблагоприятные условия среды [3]. Локусы Sub1, SNORKEL1 и SNORKEL2 относятся к генам, контролирующим устойчивость к затоплению, которая проявляется в переживании наступившего неблагоприятного фактора. К другому типу устойчивости к затоплению относятся растения, способные избегать неблагоприятные условия среды. К генам, которые могут контролировать данное свойство, относят AG1 и AG2. Они способствуют быстрому анаэробному прорастанию растений, что позволяет листьям риса находиться над поверхностью воды и получать достаточное количество кислорода для своего дальнейшего развития [6].

Устойчивость сортов к затоплению очень актуальна в России при борьбе с такими гигрофитными сорными растениями, как проснянки, которые хорошо растут на мелководье, но глубокий слой воды преодолеть не могут и погибают. Это приводит к таким положительным эффектам, как ненадобность применения гербицидов, снижение затрат на производство единицы продукции, повышение качества продукции, которую можно использовать при производстве продуктов для детского и диетического питания, и отсутствие ущерба окружающей среде в результате снижения пестицидной нагрузки на экосистему [7, 8, 9].

На сегодняшний день в России нет районированных сортов, устойчивых к длительному глубокому затоплению. Поэтому есть необходимость создания сортов риса, адаптированных к безгербицидной технологии возделывания, где особое значение придается устойчивости к затоплению на ранних этапах развития растения, сразу после посева [10].

Цель исследования – оценка толерантности риса к длительному погружению в воду и способности энергичного роста из-под слоя воды для выделения

лучших образцов и использования их в селекции устойчивых к затоплению сортов.

**Условия, материалы и методы.** Для исследования отобраны 180 сортов и образцов риса, которые созданы в лаборатории селекции и семеноводства риса Аграрного научного центра «Донской» от скрещивания отечественных сортов с азиатскими донорами генов устойчивости к затоплению. Локус устойчивости к затоплению Sub 1A перенесен от доноров Br-11, CR-1009, Inbara-3, TDK-1, Khan Dan. Донорами генов Snorkel 1, 2 послужили сорта Khao Hlan On, Kharsu 80A, Mazhan Red. В качестве контроля использовали местные сорта Кубояр и Контакт. Использовали семена репродукции 2021 г.

Лабораторные исследования проводили с использованием нескольких физиологических методов [11].

Силу роста семян 180 образцов в аэробных условиях оценивали посредством проращивания в термостате в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге, при температуре 28 °С в темноте, в двукратной повторности по 5 семян в каждой. Через 10 суток определяли всхожесть и измеряли длину ростков и корешков. Этот опыт позволяет раскрыть потенциал сортов быстро накапливать вегетативную массу.

Для оценки риса по способности к анаэробному прорастанию семена помещали в стеклянную пробирку (2,5 см в диаметре и 15 см в высоту), заливали дистиллированной водой слоем 10 см и инкубировали при температуре 28 °С, не меняя воду. На 5-й, 7-й, 9-й, 12-й и 14-й день измеряли длину ростка для выявления динамики роста.

Перед проведением ПЦР-анализа в литературных источниках были выявлены последовательности молекулярных маркеров (прямых и обратных праймеров) генов Sub1A, Snorkel 1 и Snorkel 2, связанных с устойчивостью растений риса к затоплению [12]. Показавшие минимальный рост в анаэробных условиях 43 линии риса исследовали на наличие гена Sub 1A молекулярным маркером доминантного типа Sub 1A203 [5] (см. табл.).

Работа включала следующие этапы. Пробоподготовку образцов к выделению ДНК выполняли на проростках, полученных из-под слоя воды глубиной 10 см. Листья отделяли от зародыша и корешков, помещали в пробирку 2,0 мл и гомогенизировали в присутствии 6 керамических шариков диаметром 2,8 мм и лизисного буфера из коммерческого набора «ДНК-Экстрэн-3» в гомогенизаторе Bertin Precellys 24 в течение 1 минуты на скорости 5500 об./мин. Выделение ДНК проводили СТАВ-методом с использованием набора «ДНК-Экстрэн-3» (Синтол, Россия) в соответствии с инструкцией производителя в двух биологических повторностях для каждого образца [13].

Оценку количества и качества выделенной ДНК выполняли на спектрофотометре Implen NanoPhotometr NP80. Объем пробы – 2 мкл. Образцы ДНК в количестве не менее 50 нг/мкл и соотношением A260/A280

в пределах 1,8...2,2 использовали в дальнейших анализах, не соответствующие этим критериям – вновь проходили процедуру выделения ДНК. Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) в целях определения в об-

Таблица. **Молекулярные маркеры локусов количественных признаков, связанных с устойчивостью риса к затоплению [5, 13]**

| Ген       | Праймер | Последовательность (5'-3')    | Количество п.н. |
|-----------|---------|-------------------------------|-----------------|
| Sub1A203  | F       | CTT CTT GCT CAA CGA CAA CG    | 20              |
|           | R       | AGG CTC CAG ATG TCC ATG TC    | 20              |
| Snorkel 1 | F       | ATG TGC GGA GGT TGT CTC AT    | 20              |
|           | R       | TCG TAG CGA CAG CCG TAC TG    | 20              |
| Snorkel 2 | F       | AAC ACC ACA CTC CCG GCC AAA G | 22              |
|           | R       | TAA AAG GAC CAG AGG CAG C     | 19              |

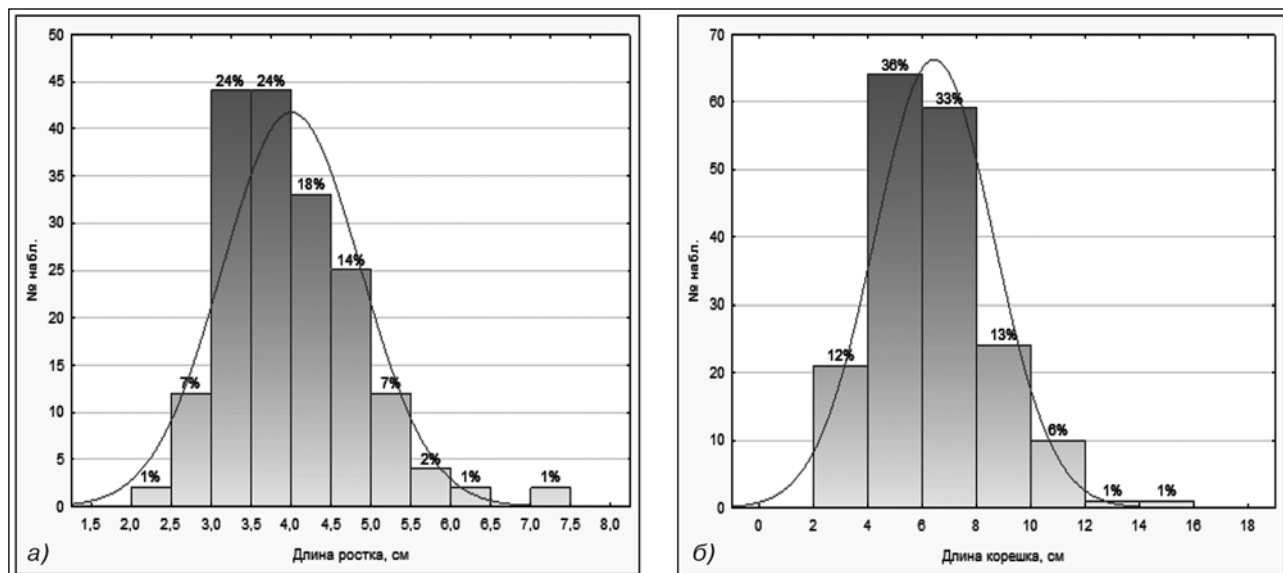


Рис. 1. Распределение образцов, %: а) по длине ростка, б) по длине корешка.

разцах риса локуса Sub1A выполняли с использованием молекулярного SSR-маркера Sub1A203, размер продукта амплификации которого составляет 203 пары нуклеотидов. Объем реакции – 25 мкл. Состав реакционной смеси из расчета на 1 образец: ПЦР-буфер 10×(без  $MgCl_2$ ) – 2,5 мкл,  $MgCl_2$  (25 mM) – 2 мкл, смесь dNTPs (10 mM) – 0,5 мкл, по 1 мкл прямого и обратного праймера, Taq-полимераза (5 ед./мкл) – 0,5 мкл, деионизированная вода – 14,5 мкл. Объем вносимой пробы ДНК составлял 3 мкл для каждого образца. При амплификации в приборе Bio-Rad T100 использовали следующие условия реакции: начальная денатурация при 94 °C – 5 минут, 35 циклов (94 °C – 1 минута, 55 °C – 1 минута, 72 °C – 2 минуты), финальная элонгация при 72 °C – 5 минут [9]. Гель-электрофорез проводили с использованием агарозного геля (2 г агарозы на 100 мл раствора 0,5×TBE-буфера). Использовали источник с напряжением переменного тока 130 В, длительность электрофореза – 30 минут. По окончании электрофореза образцы окрашивали в 0,1 %-ном растворе флуоресцентного красителя этидий бро-

мида [13]. Фотодокументирование проводили в ультрафиолетовом свете на приборе Bio-Rad GelDoc XR+. Положительным контролем служил образец Inbara 3 (с геном Sub1A), отрицательным – российский сорт Боярин (с рецессивным аллелем гена sub1A).

**Результаты и обсуждение.** Толерантность к затоплению или анаэробная толерантность характеризуется способностью растений восстанавливаться после затопления на разных этапах развития. Восстановление включает в себя регенерацию растений, поврежденных внезапным затоплением. Основания для толерантности к затоплению связаны с высоким начальным содержанием углеводов, высоким уровнем хлорофилла и минимальным ростом в условиях погружения [3].

Оценка силы роста в аэробных условиях показала, что всхожесть семян при аэробном прорастании в чашках Петри на 10 день от закладки на проращивание варьировала от 60 до 100 %. Из 180 образцов у 156 проросли все заложенные семена, у 20-и – 80 % и у 4-х – 60 %.

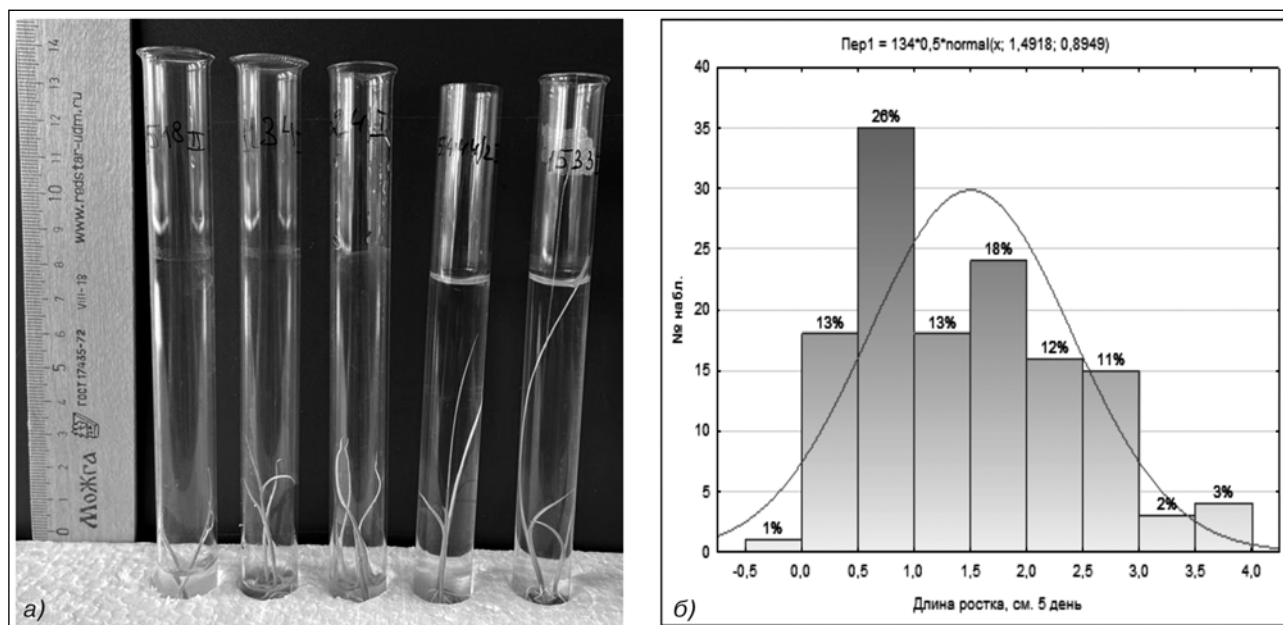
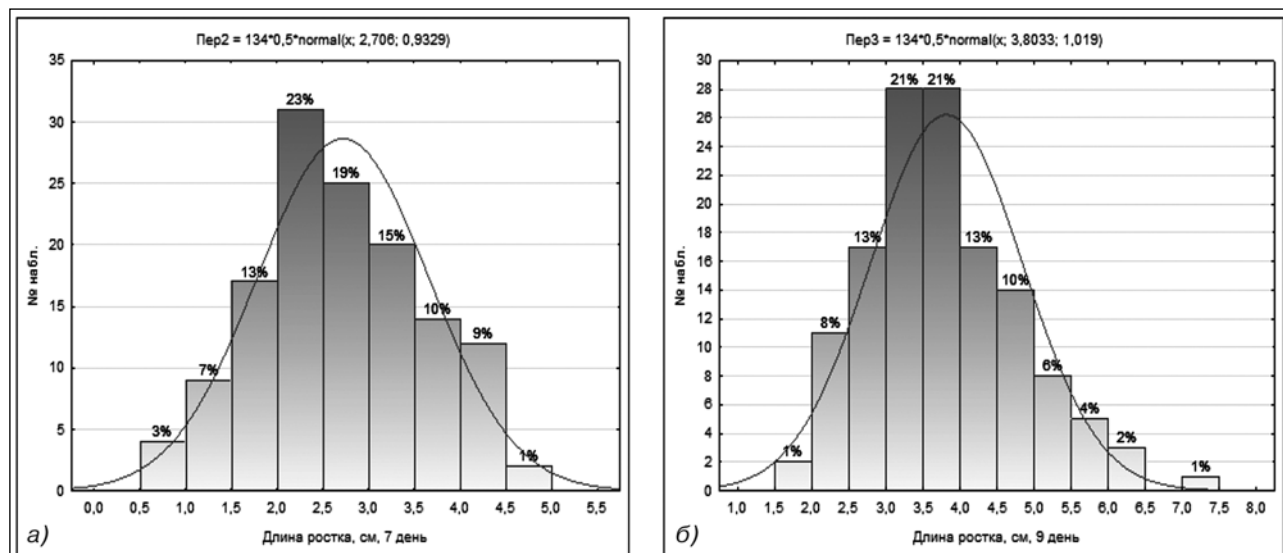


Рис. 2. Анаэробное прорастание риса в пробирках (а) и распределение образцов по длине ростка (см) на 5-е сутки (б).



**Рис. 3.** Распределение сортов и линий риса по средней длине проростка при анаэробном прорастании: а) на 7-й день; б) на 9-й день.

Длина ростка у образцов варьировала от 2,4 до 7,4 см. Гистограмма распределения образцов по величине этого признака имела правостороннюю асимметрию (рис. 1 а).

Преобладали образцы с небольшой длиной ростка – 3...4 см. Наибольшую среднюю длину ростка (7,4 см) отмечали у линий 1191 (Inbara-3 × Контакт) × Khao Hlan On × Кубояр и 1544 R6 (Kharsu 80A) × Контакт. Их родительские формы Khao Hlan On и Kharsu 80A – очень быстро растущие сорта [12].

Средняя длина корешка варьировала от 2,2 до 15,3 см, график распределения также был правосторонне асимметричным (рис. 1б). Преобладали образцы с величиной этого показателя 4...8 см. Наибольшая длина корешка отмечена у линий 1191 (Inbara-3 × Контакт) × (Khao Hlan On × Кубояр) – 15,3 см и 2032 KD Sub-1 Д-149 × Командор – 13,8 см.

Сопоставление длины ростка и корешка у образцов риса показало слабую корреляция между этими признаками ( $r=0,10 \pm 0,05$ ).

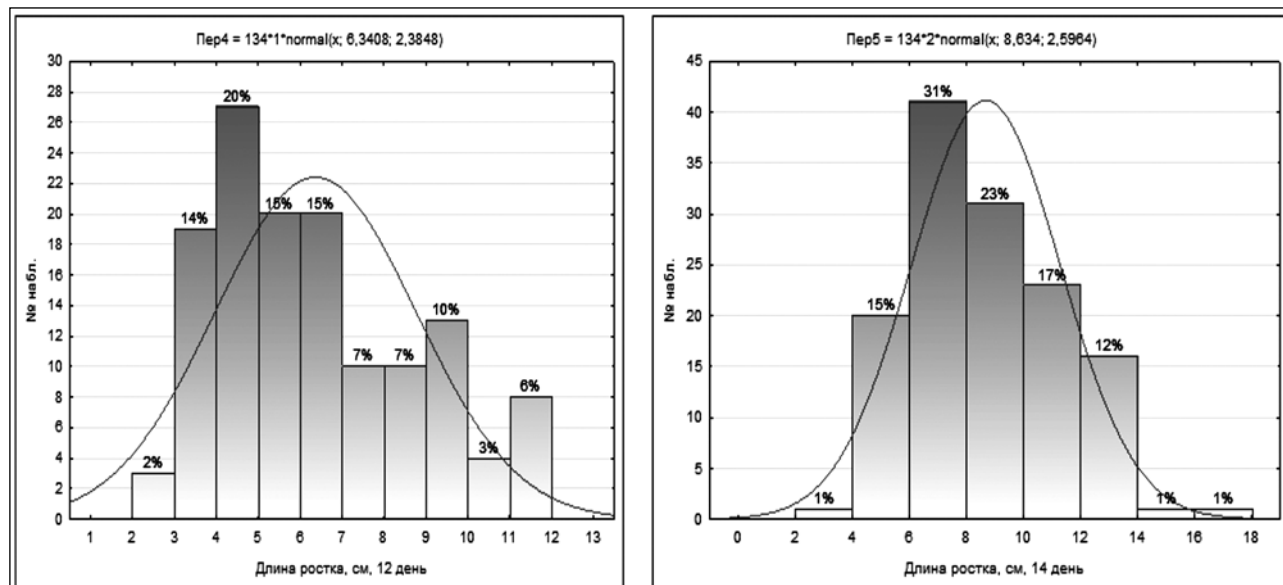
Для преодоления глубокого слоя воды большой интерес представляют интенсивно растущие образцы

с максимальной длиной ростков. Если растения не смогут преодолеть толстый слой воды, они погибнут от нехватки кислорода и питательных веществ [11].

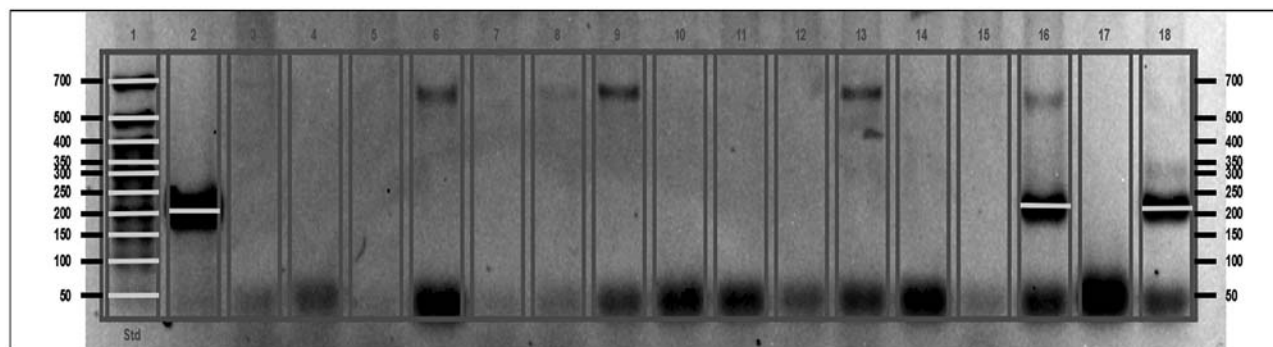
Другая стратегия выживания растений риса при длительном затоплении заключается в остановке роста под водой, впадении в своеобразную спячку, а когда слой воды снизится, они продолжают свой рост и развитие [14]. Оценка риса по способности к анаэробному прорастанию путем проращивания семян в пробирках под слоем воды 10 см (рис. 2а) показала, что при анаэробном прорастании через 5 суток у большинства изучаемых сортов и линий (71 %) средняя длина ростка составляла от 0,1 до 2,0 см, только у 6 % она достигала от 3,0 до 4,0 см (рис. 2б).

Наибольшая длина ростка (3,0...4,0 см) отмечена у линий 1665 (Атлант × Нейтрон), 1176 (Inbara-3 (Sub-1) × Новатор × Контакт) и 1337 ((BR-11 × Новатор) × Кубань). Большинство линий не имели корней. Только у трех линий наблюдали проросший корешок длиной 2...3 мм.

При аноксии проросток риса удлиняет междоузлие и формирует в первую очередь росток, более



**Рис. 4.** Распределение сортов и линий риса по средней длине проростка при анаэробном прорастании: а) на 12-й день; б) на 14-й день.



**Рис. 5.** Электрофореграмма скрининга образцов риса на наличие гена Sub1A: 1 – маркер молекулярного веса Евrogen 50+ (50...700 п.н.), 2 – Inbara 3 (положительный контроль), 3 – Боярин (сорт без гена устойчивости Sub1A), 4 – H<sub>2</sub>O деионизированная (контроль отсутствия контаминации), 5...18 – исследуемые образцы риса, в том числе №16 (5461, BR-11 × Новатор) и №18 (5463, TDK-1 × Новатор) имеют Sub1A.

длинный, чем при аэробном прорастании, что и обуславливает незначительное развитие или отсутствие корешка у большинства растений [2]. В процессе исследования проростки 19 линий риса в пробирках росли очень медленно (от 0,1 до 0,5 см), что дало основание предполагать у них наличие гена Sub 1A.

На 7 день роста в пробирках длина ростка у образцов варьировала от 0,9 до 4,8 см, а в среднем составляла 2,7 см (рис. 3а). Незначительный прирост или состояние покоя у изучаемых образцов свидетельствует о возможном присутствии в них гена Sub1A. Самый малый прирост длины ростка (0,2...0,5 см) отмечен у линий 1177 [(Inbara-3 × Новатор) × Контакт], 3137 (Inbara-3 × Степняк), 2407 (Бахус × Inbara-3), 1337 [BR-11 × Новатор) × Кубань 3], 1176 [(Inbara-3 × Новатор) × Контакт], 766 (Inbara-3 × Контакт). У большинства из них в родословной есть сорт Inbara-3, несущий в своем геноме локус Sub1A.

На 9-й день длина ростка варьировала от 1,8 до 7,0 см, в среднем 3,8 см (рис. 3б). Наименьшей (2,1...2,2 см) она была у образцов 766 (Inbara-3 × Контакт), 3137 (Inbara-3 × Степняк), 2407 (Бахус × Inbara-3).

Еще у 25 образцов длина ростка не превышала 3 см. Многие формы были светло-зелеными, они оказались не устойчивы к изучаемому виду стресса и не выжили. Часть таких растений была выведена за рамки опыта, для того чтобы они не погибли, уровень воды снизили до 1 см. Это положительно повлияло на их дальнейший рост и развитие. В клетках растений активизировались аэробные процессы, нормализовался синтез ауксинов и гиббереллинов, в результате чего они продолжили нормальный рост.

На 12-й день опыта длина проростка у образцов варьировала от 3,4 до 11,5 см, а в среднем составляла 6,3 см (рис. 4а). Преобладали образцы с длиной ростка 3...7 см, их было 64 %. Около 6 % образцов быстро росли и преодолели слой воды в пробирке, выйдя на воздух. Это такие линии, как 2035 (KD Sub-1 Д-149 × Командор) и 350 (Inbara 3 × Новатор) × Контакт. Их длина составила 11,4 см. Однако интерес представляют и слабо растущие формы. В частности, образец 766 (Inbara-3 × Контакт) вырос лишь до 2,2 см, прибавив за 3 дня 1 мм. Это указывает на возможное наличие у него гена Sub1A.

Через 14 суток средняя длина проростков составила 8,6 см, варьируя от 3,0 до 16,5 см (рис. 4б). Самыми высокорослыми оказались образцы 1191 [(Inbara-3 × Контакт) × (Khao Hlan On × Кубояр)] – 16,5 см и 1542 (Kharsu 80A × Контакт) – 16,3 см, а низкорослым опять 766 – 3 см. По-видимому, образцам 1191

и 1542 передан ген энергичного роста (Snorkel) от сорта Khao Hlan On, а образцу 766 – ген Sub1A от сорта Inbara-3.

По результатам оценки 43 селекционных линий риса с использованием молекулярных маркеров Sub1A203, SNORKEL1 и SNORKEL2 по наличию указанных генов, связанных с устойчивостью риса к полеганию и его энергией роста, выделены линии, несущие доминантный аллель Sub1A в гомозиготном состоянии. Это образцы из комбинаций Inbara-3 × Новатор (№№ 3122, 3123, 3124, 3125, 3126, 3130, 3131, 3132, 5621, 5622), BR-11 × Новатор (3675, 3685, 3686, 3689, 5461, 5618), TDK-1 × Новатор (5463), IR-64 × Боярин (5578, 5579), (BR-11 × Новатор) × (Бахус × Боярин) (948), (Inbara-3 × Новатор) × Контакт (1177, 1178) и др.

Линии 16 и 18 (образцы 5461 и 5463) несут доминантный аллель гена Sub1A, поскольку размер их ампликона соответствует размеру контрольного сорта Inbara-3 (рис. 5).

Кроме того, выделены энергично растущие образцы с генами Snorkel 1 – 1542 (Kharsu 80A × Контакт) и Snorkel 2 – 1041 (Кубояр × Kharsu 80A), 1191 [(Inbara-3 × Контакт) × (Khao Hlan On × Кубояр)].

**Выводы.** Оценка 180 образцов риса по интенсивности роста проростков в аэробных условиях на 10-й день показала значительное варьирование длины ростка – от 2,4 до 7,4 см и корешка – от 2,2 до 15,3 см. Максимальные в опыте величины этих показателей отмечены у линии 1191 [(Inbara – 3 × Контакт) × (Khao Hlan On × Кубояр)].

В результате анаэробного проращивания семян риса установлено, что через 5 суток у большинства изучаемых сортов и линий (71 %) средняя длина ростка варьировала от 0,1 до 2,0 см, у 6 % она достигала от 3,0 до 4,0 см. Выделены образцы с минимальным приростом стебля (0,2...0,5 см) в анаэробных условиях – 1177, 3137, 2407, 1337, 1176, 766, которые имели в родословной сорт Inbara-3. Наибольшая длина ростка (3,0...4,0 см) отмечена у линий 1665 (Атлант × Нейтрон), 1176 [(Inbara-3 × Новатор) × Контакт] и 1337 [(BR-11 × Новатор) × Кубань]. Через 14 дней от залива семян водой средняя длина проростков составила 8,6 см, варьируя от 3,0 до 16,5 см. Самыми высокорослыми были образцы 1191 [(Inbara-3 × Контакт) × (Khao Hlan On × Кубояр)] – 16,5 см и 1542 (Kharsu 80A × Контакт) – 16,3 см, низкорослым линия 766 – 3,0 см.

В процессе ПЦР-анализа выделены образцы, несущие гены Sub1A и Snorkel в гомозиготном состоянии,

из комбинаций Inbara-3 × Новатор (№№ 3122, 3123, 3124, 3125, 3126, 3130, 3131, 3132, 5621, 5622), BR-11 × Новатор (3675, 3685, 3686, 3689, 5461, 5618), TDK-1 × Новатор (5463), IR-64 × Боярин (5578, 5579), (BR-11 ×

Новатор) × (Бахус × Боярин) (948), (Inbara-3 × Новатор) × Контакт (1177, 1178) и др.; Snorkel 1 – 1542 (Kharsu 80A × Контакт) и Snorkel 2 – 1041 (Кубояр × Kharsu 80A), 1191 [(Inbara-3 × Контакт) × (Khao Hlan On × Кубояр)].

### Литература.

1. Panda D., Barik J. Flooding tolerance in rice: Focus on mechanisms and approaches // *Rice Science*. 2021. Vol. 28. No. 1. P. 43–57. doi: 10.1016/j.rsci.2020.11.006.
2. Dynamic and rapid changes in the transcriptome and epigenome during germination and in developing rice (*Oryza sativa*) coleoptiles under anoxia and re-oxygenation / R. Narsai, D. Secco, M. D. Schultz, et al. // *The Plant Journal*. 2017. Vol. 89. No. 4. P. 805–824. doi: 10.1111/tpj.13418.
3. Snorkel genes relating to flood tolerance were pseudogenized in normal cultivated rice / K. Nagai, Y. Kurokawa, Y. Mori, et al. // *Plants (Basel)*. 2022. Vol. 11. No. 3. Article 376. URL: <https://www.mdpi.com/2223-7747/11/3/376> (дата обращения: 12.12.2022). doi: 10.3390/plants11030376.
4. Mechanisms of growth and patterns of gene expression in oxygen-deprived rice coleoptiles / R. Narsai, J. M. Edwards, T. H. Roberts, et al. // *Plant J*. 2015. Vol. 82. P. 25–40. doi: 10.1111/tpj.12786.
5. Development of submergence-tolerant rice cultivars: The Sub1 locus and beyond / E. M. Septiningsih, A. Pamplona, D. Sanchez, et al. // *Annals of Botany*. 2008. Vol. 103. No. 2. P. 151–160. doi: 10.1093/aob/mcn206.
6. Enriched-GWAS and transcriptome analysis to refine and characterize a major QTL for anaerobic germination tolerance in rice / H. Tnani, D. Chebotarov, R. Thapa, et al. // *Int. J. Mol. Sci*. 2021. Vol. 22. No. 9. Article 4445. URL: <https://www.mdpi.com/1422-0067/22/9/4445> (дата обращения: 12.12.2022). doi: 10.3390/ijms22094445.
7. Genetic mapping of morpho-physiological traits involved during reproductive stage drought tolerance in rice / S. R. Barik, E. Pandit, S. K. Pradhan, et al. // *PLoS One*. 2019. Vol. 14. No. 12. Article e0214979. URL: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0214979> (дата обращения: 12.12.2022). doi: 10.1371/journal.pone.0214979.
8. Bin Rahman A. N. M. R., Zhang J. H. Flood and drought tolerance in rice: Opposite but may coexist // *Food Energy Security*. 2016. Vol. 5. No. 2. P. 76–88. doi: 10.1002/fes3.79.
9. SUB1A-dependent and -independent mechanisms are involved in the flooding tolerance of wild rice species / R. K. Niroula, C. Pucciariello, V. T. Ho, et al. // *The Plant Journal*. 2012. Vol. 72. P. 282–293.
10. 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 / R. Singh, Y. Singh, S. Xalaxo, et al. // *Plant Science*. 2016. No. 242. P. 278–287. doi: 10.1016/j.plantsci.2015.08.008.
11. Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям (методическое руководство) / под ред. Г. В. Удовенко. Л.: ВИР, 1988. 228 с.
12. Fukao T., Yeung E., Bailey-Serres J. The submergence tolerance regulator Sub1A mediates crosstalk between submergence and drought tolerance in rice // *The Plant Cell*. 2011. Vol. 23. P. 412–427.
13. Growth responses of seedlings under complete submergence in rice cultivars carrying both the submergence-tolerance gene Sub1a-1 and the floating genes Snorkels / S. Oe, D. Sasayama, Q. Luo, et al. // *Plant Production Science*. 2021. Vol. 25. No. 1. P. 70–77. doi: 10.1080/1343943x.2021.1943465.
14. Murray M. G., Thompson W. F. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA // *Nucleic Acids Res*. 1980. Vol. 8. No. 19. P. 4321–4325. doi: 10.1093/nar/8.19.4321.

### References

1. Panda D, Barik J. Flooding tolerance in rice: Focus on mechanisms and approaches. *Rice Science*. 2021;28(1):43-57. doi: 10.1016/j.rsci.2020.11.006.
2. Narsai R, Secco D, Schultz MD, et al. Dynamic and rapid changes in the transcriptome and epigenome during germination and in developing rice (*Oryza sativa*) coleoptiles under anoxia and re-oxygenation. *The Plant Journal*. 2017;89(4):805-24. doi: 10.1111/tpj.13418.
3. Nagai K, Kurokawa Y, Mori Y, et al. Snorkel genes relating to flood tolerance were pseudogenized in normal cultivated rice. *Plants (Basel)*. 2022;11(3):376. doi: 10.3390/plants11030376.
4. Narsai R, Edwards JM, Roberts TH, et al. Mechanisms of growth and patterns of gene expression in oxygen-deprived rice coleoptiles. *Plant J*. 2015;82:25-40. doi: 10.1111/tpj.12786.
5. Septiningsih EM, Pamplona A, Sanchez D, et al. Development of submergence-tolerant rice cultivars: The Sub1 locus and beyond. *Annals of Botany*. 2008;103(2):151-60. doi: 10.1093/aob/mcn206.
6. Tnani H, Chebotarov D, Thapa R, et al. Enriched-GWAS and transcriptome analysis to refine and characterize a major QTL for anaerobic germination tolerance in rice. *Int. J. Mol. Sci*. 2021;22(9): Article 4445. doi: 10.3390/ijms22094445.
7. Barik SR, Pandit E, Pradhan SK, et al. Genetic mapping of morpho-physiological traits involved during reproductive stage drought tolerance in rice. *PLoS One [Internet]*. 2019 [cited 2022 Dec 12];14(12): Article e0214979. Available from: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0214979>. doi: 10.1371/journal.pone.0214979.
8. Bin Rahman ANMR, Zhang JH. Flood and drought tolerance in rice: Opposite but may coexist. *Food Energy Security*. 2016;5(2):76-88. doi: 10.1002/fes3.79.
9. Niroula RK, Pucciariello C, Ho VT, et al. SUB1A-dependent and independent mechanisms are involved in the flooding tolerance of wild rice species. *The Plant Journal*. 2012;72:282-93.
10. Singh R, Singh Y, Xalaxo 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;(242):278-87. doi: 10.1016/j.plantsci.2015.08.008.
11. Udoenko GV, editor. *Diagnostika ustoichivosti rastenii k stressovym vozddeistviyam (metodicheskoe rukovodstvo) [Diagnosis of plant resistance to stress (guideline)]*. Leningrad (USSR): VIR; 1988. 228 p. Russian.
12. Fukao T, Yeung E, Bailey-Serres J. The submergence tolerance regulator Sub1A mediates crosstalk between submergence and drought tolerance in rice. *The Plant Cell*. 2011;23:412-27.
13. Oe S, Sasayama D, Luo Q, et al. Growth responses of seedlings under complete submergence in rice cultivars carrying both the submergence-tolerance gene Sub1a-1 and the floating genes Snorkels. *Plant Production Science*. 2021;25(1):70-7. doi: 10.1080/1343943x.2021.1943465.
14. Murray MG, Thompson WF. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA. *Nucleic Acids Res*. 1980;8(19):4321-5. doi: 10.1093/nar/8.19.4321.