

СОЗДАНИЕ С ПОМОЩЬЮ ДНК-МАРКЕРОВ НОВЫХ ГЕНОТИПОВ РИСА, ТОЛЕРАНТНЫХ К ДЛИТЕЛЬНОМУ ЗАТОПЛЕНИЮ ВОДОЙ*

Елена Викторовна Дубина^{1,2}, доктор биологических наук, ORCID: 0000-0002-8010-0137

Сергей Александрович Лесняк¹, аспирант, ORCID: 0000-0002-7273-2716

Сергей Валентинович Гаркуша^{1,2}, доктор сельскохозяйственных наук, ORCID: 0000-0002-3974-9153

Юлия Александровна Макуха¹, аспирант, ORCID: 0000-0003-3770-0783

Арина Александровна Кутищева²

¹ФГБНУ «Федеральный научный центр риса», г. Краснодар, Россия

²ФГБОУ ВО «Кубанский государственный аграрный университет имени И.Т. Трубилина», г. Краснодар, Россия

E-mail: lenakrugl@rambler.ru

Аннотация. Цель работы – поиск информативных молекулярных маркеров для идентификации гена *Sub1A* в селекционном материале риса. Проведены исследования по выявлению специализированных ДНК-маркерных систем, обеспечивающих четкий контроль наследования целевого локуса по признаку толерантности к длительному затоплению водой, как фактору борьбы с сорными растениями. Из исследуемого набора микросателлитных маркеров (13 SSR) высокую эффективность в выявлении полиморфизма между сортами-донорами и сортами отечественной селекции показали RM 7481 и PrC3. На их основе проанализирована ДНК полученных гибридных растений риса сегрегирующей F₂ популяции на данный признак и выполнен лабораторный экспресс-метод для оценки по фенотипу. При проведении статистического анализа установлено, что оба SSR-маркера сонаследуемы с признаком толерантности к длительному затоплению и на их основе отобраны растения, имеющие в генотипе целевой ген в гомозиготном состоянии, которые переданы в селекционный процесс для изучения по морфометрическим характеристикам и хозяйственно ценным признакам.

Ключевые слова: рис, толерантность к длительному затоплению, ПЦР, SSR-маркеры, селекция, гены устойчивости

CREATION OF NEW RICE GENOTYPES TOLERANT TO LONG-TERM WATER FLOODING USING DNA MARKERS

E.V. Dubina^{1,2}, *Grand PhD in Biological Sciences*

S.A. Lesnyak¹, *PhD Student*

S.V. Garkusha^{1,2}, *Grand PhD in Agricultural Sciences*

Yu.A. Makukha¹, *PhD Student*

A.A. Kutischeva²

¹Federal Scientific Rice Centre, Krasnodar, Russia

²Kuban State Agrarian University, Krasnodar, Russia

E-mail: lenakrugl@rambler.ru

Abstract. The aim of this work is to search for informative molecular markers for the identification of the *Sub1A* gene in rice breeding material. Studies have been carried out to identify specialized DNA marker systems that provide a clear control of the inheritance of the target locus on the basis of tolerance to prolonged flooding with water, as a factor in the fight against weeds. Of the studied set of microsatellite markers (13 SSRs), two SSR markers (RM 7481, PrC3) showed high efficiency in detecting polymorphism between donor varieties and varieties of domestic selection. Based on them, the DNA of the obtained hybrid rice plants of the F₂ segregating population was analyzed for this trait and a laboratory express method was performed to evaluate the phenotype. During the statistical analysis, it was found that both SSR markers are co-heritable with the trait of tolerance to prolonged flooding under water, and on their basis, plants were selected that have the target gene in the genotype in the homozygous state, which were transferred to the breeding process for study by morphometric characteristics and economically valuable traits.

Keywords: rice, submergence tolerance, PCR, SSR markers, breeding, resistance genes

Рис – стратегически важная продовольственная культура в мире и стоит на третьем месте по валовому производству. Краснодарский край – крупнейший регион рисосеяния в Российской Федерации, где сосредоточено более 80% посевных площадей страны. Один из основных лимитирующих стресс-факторов, препятствующих получению высоких урожаев риса, – сорные растения, которые конку-

рируют с культурой за свет, элементы минерального питания, пространство. [2]

Несмотря на то, что рис возделывают на затопляемых полях в анаэробных условиях, он чувствителен к длительному и глубоководному погружению под воду. [8] Во многих странах Южной и Юго-Восточной Азии, Индии, Индонезии и других в результате глобального изменения климата

* Исследование выполнено при финансовой поддержке Кубанского научного фонда в рамках научного проекта МФИ-20.1/1 / The research was carried out with the financial support of the Kuban Science Foundation in the framework of the scientific project № 20.1/1.

самое опасное стихийное бедствие – наводнения, которые делятся на два типа (внезапное и глубоководное). Они имеют разные молекулярные механизмы. Во время внезапного наводнения устойчивые растения, которые полностью погружены под воду не более двух недель, перестают расти (удлиняться) из-за подавления действия гиббереллиновой кислоты этиленом, экономия запасы углеводов, потребления энергии, которая необходима для возобновления роста, когда вода спадет. При глубоководном затоплении, глубина воды достигает нескольких метров в течение месяца, наоборот, устойчивые растения риса способны удлинять междоузлия, чтобы листья находились над поверхностью воды и, таким образом, обеспечивалось бы дыхание и фотосинтез. [19] Это способствует истощению энергетических резервов растения, приводя к снижению его продуктивности и даже гибели.

Историческим моментом в селекции риса на устойчивость к внезапному наводнению (длительное затопление) стало открытие азиатскими учеными локуса *Submergence1* или *Sub1*, который контролирует данный признак [18] и содержит три гена (*Sub1A*, *Sub1B* и *Sub1C*), но только *Sub1A* усиливает у растений толерантность к погружению под воду. [11]

Несмотря на то, что в России проблем наводнений, связанных с длительным затоплением рисовых полей пока нет, этот ген можно использовать как фактор борьбы со злостными сорняками рисовых полей – виды *Echinochloa*.

Введение генов (функции) устойчивости к данному стрессору в отечественные сорта риса, адаптированные к местным агроклиматическим условиям, позволит получить большое разнообразие материала с геном *Sub1A*. Применение специализированных ДНК-маркеров, при помощи которых можно четко детектировать не только целевой ген в гибридном селекционном материале, но и его аллельное состояние, повышает отбор перспективных генотипов, что значительно упрощает и ускоряет селекционную работу. Внедрение таких сортов в производство позволит бороться с сорной растительностью рисовых полей щадящим экологически безопасным методом (при затоплении сорняки погибают), по сравнению с химическими препаратами. Это поднимет экологический и экономический статус отрасли.

Цель работы – создать на основе ДНК-технологий отечественный пул сортов риса с генами устойчивости к данному признаку, а также провести исследования по выявлению информативных SSR-маркеров, ассоциированных с локусом толерантности к затоплению *Sub1A* для надежной идентификации интродуцированного целевого гена.

Данное исследование имеет большое значение для развития фундаментальных и теоретических основ, а также практических подходов к использованию ДНК-маркеров в селекции риса.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Донор для введения гена толерантности к длительному затоплению *Sub1A* – сорт азиатской селекции *Khan Dan*. Для изучения полиморфизма 13 SSR в качестве устойчивых сортов были взя-

ты образцы из коллекции генетических ресурсов ФНЦ риса: *Swarna-Sub1*, *TDK-1*, *IR-64*, *CR1009*, *Inbara-3*, *BR-11*, имеющие в генотипе ген-интереса. Материнские формы – отечественные сорта риса (*Ленарис*, *КП-25*, *КП-163*, *КП-24-15*).

В применяемых селекционных схемах растения донорных и реципиентных форм, а также гибридные растения ВС-поколений высаживали в вегетационные сосуды в камеры искусственного климата (или на вегетационную площадку, в зависимости от сезона года) в трех повторностях с промежутком 10 дн. для совмещения цветения. Гибридизацию растений риса проводили методом пневмокастрации, опыление – «ТВЕЛЛ»-методом. [3]

Для идентификации генов *Sub1A* в гибридных растениях риса при постановке реакции амплификации использовали микросателлитные молекулярные маркеры со специфичными праймерами (табл. 1), связанными с локусом, отвечающим за устойчивость к длительному погружению риса под воду.

Амплификацию проводили в ДНК-амплификаторе «Терцик» при условиях: первый этап – денатурация в течение 5 мин. при 94°C, второй – 35 циклов по протоколу: денатурация – 35 с при 94°C; отжиг праймеров – 45 с при 60°C; синтез – 30 с при 72°C, третий – один цикл синтеза при 72°C в течение 5 мин.

Разделяли продукты реакции амплификации методом электрофореза в 2%-м агарозном геле при

Таблица 1.
Нуклеотидная последовательность праймеров для идентификации гена *Sub1A*

Маркер	Нуклеотидная последовательность праймеров (5'-3')	
<i>Sub1A203</i>	F	GATGTGTGGAGGAGAAGTGA
	R	GGTAGATGCCGAGAAGTGTA
<i>Sub1A_6</i>	F	GATGTGTGGAGGAGAAGTGA
	R	GGTAGATGCCGAGAAGTGTA
<i>Sub1A_7</i>	F	GATGTGTGGAGGAGAAGTGA
	R	GGTAGATGCCGAGAAGTGTA
<i>RM7481</i>	F	CGACCAATATCTTTCTGCC
	R	CATTGGTCGTGCTCAACAAG
<i>RM285</i>	F	CTGTGGGCCAATATGTCAC
	R	GGCGGTGACATGGAGAAAG
<i>RM219</i>	F	CGTCGGATGATGTAAGGCCT
	R	CATATCGGCATTCGCTCG
<i>RM464A</i>	F	AACGGGCACATTCTGTCTTC
	R	TGGAAGACCTGATCGTTTCC
<i>RM285</i>	F	CTGTGGGCCAATATGTCAC
	R	GGCGGTGACATGGAGAAAG
<i>Sub1A</i>	F	CAGGAATAAGTAGGCACATCA
	R	GGACCAAGAACAAGTCAAA
<i>AEX</i>	F	AGGCGGAGCTACGAGTACCA
	R	GCAGAGCGGCTCGGA
<i>PrC1</i>	F	TTGC GAGCTAGCTGTGAA
	R	TAGTCCACGGCCTAATGTGA
<i>PrC3</i>	F	CAATAAGACTCGGGCTGTGC
	R	TAGTCCACGGCCTAATGTGA
<i>GnS2</i>	F	CTTCTTGCTCAACGACAACG
	R	TCGATGGGGTCTTGATCTCT

напряжении 120...130 В 30 мин. Для визуализации продукта электрофореза пластину из агарозного геля помещали в прибор GelDocXR+, используя специальную программу, согласно инструкции, исследуемый гель фотографировали в ультрафиолетовом свете и анализировали полученные данные.

Семена гибридных растений и родительских форм проращивали в пробирках в термостате при температуре 28°C с увлажнением. [5] Когда семена проклюнулись, пробирки помещали в камеру искусственного климата при световом режиме: день и ночь по 12 ч при 30°C. Затем, когда проростки достигали длины 2...3 см, растения в пробирках заливали водой, и через 15 дн. проводили их оценку на толерантность к затоплению.

Данные статистически обрабатывали с помощью пакетов прикладных компьютерных программ Microsoft Office Excel 2010 и STATISTICA 10.0 for Windows.

Частоту рекомбинации между геном толерантности к длительному затоплению и ДНК-маркерами определяли как отношение числа растений с наличием или отсутствием ДНК-маркера, несоответствующих фенотипическому проявлению признака толерантности к длительному затоплению, общему числу растений, умноженное на 100.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Необходимость создания генисточников сельскохозяйственных растений, предлагаемых для возделывания по природосберегающим технологиям, постоянно увеличивается. Ген *Sub1A* усиливает у растений риса толерантность к длительному затоплению, которую можно использовать в качестве экологически безвредного фактора для борьбы с сорными растениями рисовых полей.

На первом этапе работы в 2020 году был проведен поиск информации, сделана выборка молекулярных (микросателлитные) маркеров из литературных источников и базы данных NCBI (www.ncbi.nih.gov) для идентификации гена *Sub1A* методом ПЦР в донорной и реципиентной формах риса. Для каждой специфичной пары праймеров разработаны протоколы оптимального состава реакционной смеси и программы реакции амплификации, в результате которой при проведении SSR-анализа продукты амплификации четко визуализировались (рис. 1, 2, 3-я стр. обл.). Апробировали каждый молекулярный маркер на контрастных сортах (устойчивые – *Khan Dan*, *TDK-1*, *CR 1009*, *Swarna*, *IR-64*, *BR-11*, *Inbara-3*, неустойчивые – *КП-23*, *Контакт*, *Боярин*, *КП-25*, *КП-163*, *Флагман*, *Ленарис*) к длительному погружению растений под воду.

При апробации молекулярного маркера *RM 7481* на рисунке 1 четко видна аллельная разница между устойчивыми (№№ 1–7) и неустойчивыми образцами риса (№№ 8–14). Сортообразцы №№ 1–7 имеют в своем ДНК-профиле специфичный для гена *Sub1A* ПЦР-продукт размером 102 п.н., а восприимчивые к длительному погружению под воду сорта риса (№№ 8–14) – ПЦР-продукт размером 86 п.н. Чтобы установить сцепленность маркера с признаком он был использован для анализа сегрегирующей F₂-популяции, которая получена

в 2021 году. Результаты анализа ДНК некоторых гибридных растений F₂ на наличие в их генотипах целевого гена *Sub1A* и его аллельного состояния с использованием маркерной системы представлены на рисунке 2.

На электрофореграмме (рис. 2) можно увидеть, что образцы №№ 124, 125, 129–131, 152, 153, 156, 158, 159, 162–165 имеют в своем ДНК-профиле специфичный для гена *Sub1A* ПЦР-продукт. Образцы №№ 121–123, 126–128, 132–135, 160, 161 – гетерозиготы по данному локусу, а №№ 151, 154, 155, 157 – рецессивные гомозиготы (несут материнскую аллель) выбракованы. Растения с геном *Sub1A* отобраны для дальнейшей работы. В 2021–2022 годах проводили возвратные скрещивания с рекуррентной родительской формой для получения гибридных растений, у которых период вегетации не превышал 120...125 дн. На каждом этапе после анализа ДНК отбирали те растения, которые имели в генотипе донорный аллель. В настоящее время получена BC₂F₂ – популяция.

На рисунке 3 (3-я стр. обл.) представлены результаты апробации по локусу *PrC3*, где также четко видна аллельная разница между устойчивыми и неустойчивыми генотипами. Данный маркер был внедрен в селекционную программу по созданию генотипов риса, толерантных к длительному затоплению, как фактору борьбы с сорными растениями. Толерантные формы в ДНК-профиле характеризуются по данной маркерной системе наличием аллеля размером 710 п.н., а восприимчивые – двумя аллелями 360 и 220 п.н.

В сегрегирующей F₂-популяции получено 184 растения, которые по локусу *RM 7481* имели соотношение: 39 растений – доминантные гомозиготы, 104 – гетерозиготы, у 41 растения в генотипе рецессивный аллель. По локусу *PrC3*: 37 растений – доминантные гомозиготы (у двух из всей выборки не проходила амплификация), 104 – гетерозиготы и 41 растение имело в генотипе рецессивный аллель.

Для проверки достоверности результатов молекулярно-генетических исследований проводили фенотипический анализ родительских форм лабораторным экспресс-методом. Были отмечены формы, которые в режиме полного затопления останавливались в росте, а после того, как воду сливали на 15-е сут., через два-три дня они восстанавливали свои жизненные функции.

По данным молекулярно-генетических исследований и оценки по фенотипу сегрегирующей F₂ популяции рассчитали частоту рекомбинаций между геном толерантности к длительному затоплению водой *Sub1A* и локусами *RM 7481*, *PrC3* по гибридной комбинации *КП-163' Khan Dan* (табл. 2).

Молекулярные маркеры *RM 7481* и *PrC3* наследуются моногенно и сцепленно, поскольку среди 184 растений F₂-популяции отмечена их сегрегация в соотношении 1:2:1, частота рекомбинаций – 22 и 23% соответственно. Они представляют интерес для использования при детектировании донорных аллелей в селекционном материале.

Таким образом, с помощью методов молекулярного маркирования в сочетании с традиционной селекцией получен гибридный материал риса, в ге-

Наследование SSR-маркеров *RM7481* и *PrC3* среди сегрегирующей по толерантности к длительному затоплению растений риса F₂-популяции

ДНК-маркер	Сегрегирующая F ₂ -популяция						Частота рекомбинаций, %	
	SSR-маркер		SSR-маркер/ толерантность к длительному затоплению					
	+ : ± : -	χ^2	R/+	S/+	R/-	S/-		χ^2
<i>RM7481</i>	39:104:41	0,05	102	41	0	41	69,08	22
<i>PrC3</i>	37:104:41	3,87	100	41	0	41	66,20	23

Примечание. R – устойчивость; S – неустойчивость; «+» – присутствие и «-» – отсутствие SSR-маркера. Для вероятности ошибки $p \leq 0,05$ и d.f. = 2 критическое значение $\chi^2 = 5,99$, а для d.f. = 3 $\chi^2 = 7,81$.

нотипе которого интрогрессированные гены толерантности к длительному затоплению водой. После всех этапов селекционного процесса и государственного сортоиспытания они могут внедряться в производство, что позволит сократить примененные химические средств защиты от сорно-полевой растительности и снизить пестицидную нагрузку на экосистему.

Выводы. Предлагаемая ускоренная схема создания современного набора линий риса, несущих целевые гены, даст возможность в дальнейшем создать сорта, соответствующие агроклиматическим условиям Юга России, обладающие повышенной урожайностью, толерантностью к длительному затоплению водой как фактору борьбы с сорными растениями. Это будет способствовать производству экологически безопасной продукции, экономии денежных средств рисопроизводящим предприятиям, так как позволит значительно снизить использование ядохимикатов, что повысит экологический статус отрасли рисоводства и экономику региона.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). Изд. 4-е, перераб. и доп. М: Колос, 1979. 416 с.
2. Дубина Е.В., Шиловский В.Н., Костылев П.И. и др. Ген Sub1A в селекции риса на толерантность к затоплению, как фактор борьбы с сорными растениями // Рисоводство. 2017. № 2. С. 20–26.
3. Лось Г.Д. Перспективный способ гибридизации риса // Сельскохозяйственная биология // Сельскохозяйственная биология. 1987. № 12. С. 15–17.
4. Практическое руководство по интенсивной технологии возделывания риса в Краснодарском крае. Краснодар, 1986. 38 с.
5. Скаженник М.А., Воробьев Н.В., Досеева О.А., Методы физиологических исследований в рисоводстве. Краснодар: ARRRI, 2009. 23 с.
6. Catling H.D. Rice in deep water. International Rice Research Institute, Manila, Philippines. Macmillan, London, 1992. 542 с.
7. Dubina E.V., Alabushev A.V., Kostylev P.I. et al. Introduction of the Sub1 gene into the Russian rice varieties using the polymerase chain reaction (PCR) methods African Journ. of Agricult. Res. 2018; 13 (48): 2757–2762. DOI: 10.5897/AJAR2018.13563.
8. Fukao T., Yeung El., and Bailey-Serres J. The submergence tolerance regulator sub1a mediates crosstalk between submergence and drought tolerance in rice. The Plant Cell. 2011. V. 23. P. 412–427.

9. Hattori Y., Nagai K., Furukawa S. et al. The ethylene response factors Snorkel1 and Snorkel2 allow rice to adapt to deep water. Nature. 2009; 460: 1026–1031.
10. Jena K.K., Moon H.P., Mackill D.J. Marker assisted selection – a new paradigm in plant breeding. Korean J. Breed. 2003; 35: 133–140.
11. Mackill D.J., Ni J. Molecular mapping and marker-assisted selection for major-gene traits in rice. Rice genetic. Proceeding of the fourth international rice genetic symposium. Los Banos, 2001. P. 137–151.
12. Murray M.G. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA. Genom. 1980; 40: 379–378.
13. Sano Y., Katsumata M., Okuno K. Genetic studies of speciation in cultivated rice. Inter- and intraspecific differentiation in the waxy gene expression of rice. Euphytica. 1986; 35 (1): 1–9.
14. Septiningsih E.M., Kretzschmar T. Anaerobic germination-tolerant plants and related materials and methods. 2015. WO 2015087282 A1.
15. Steffens B., Wang J., Sauter M. Interactions between ethylene, gibberellin and abscisic acid regulate emergence and growth rate of adventitious roots in deepwater rice. Planta. 2006; 5: 604–612.
16. Suh J.P., Jeung J.U., Lee J.I. et al. Identification and analysis of QTLs controlling cold tolerance at the reproductive stage and validation of effective QTLs in cold-tolerant genotypes of rice (*Oryza sativa* L.). Theor. and Appl. Genetics. 2009; 120: 985–995.
17. Vergara B.S., Jackson M.B., De Datta S.K. Deepwater rice and its response to deep-water stress. In: Climate and Rice. International Rice Research Institute, Los Banos, Philippines, 1976. С. 301.
18. Xu K., Xu X., Ronald P.C. and Mackill D.J. A high-resolution linkage map in the vicinity of the rice submergence tolerance locus Sub1. Mol. Gen. Genet. 2000; 263: 681–689.
19. Yoko Hattori, Keisuke Nagai and Motoyuki Ashikari. Rice growth adapting to deepwater / Current Opinion in Plant Biology 2011, 14: 100–105. DOI: 10.1016/j.pbi.2010.09.008.

REFERENCES

1. Dospikhov B.A. Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoy obrabotki rezul'tatov issledovaniy). Izd. 4-e, pererab. i dop. M: Kolos, 1979. 416 с.
2. Dubina E.V., Shilovskij V.H., Kostylev P.I. i dr. Gen Sub1A v selekcii risa na tolerantnost' k zatopeniyu, kak faktor bor'by s sornymi rasteniyami // Risovodstvo. 2017. № 2. С. 20–26.
3. Los' G.D. Perspektivnyj sposob gibrizacii risa Sel'skokozyajstvennaya biologiya // Sel'skokozyajstvennaya biologiya. 1987. № 12. С. 15–17.
4. Prakticheskoe rukovodstvo po intensivnoj tekhnologii vozde-lyvaniya risa v Krasnodarskom krae. Krasnodar, 1986. 38 с.

5. Skazhennik M.A., Vorob'yov N.V., Doseeva O.A. Metody fiziologicheskikh issledovaniy v risovodstve. Krasnodar: AR-RRI, 2009. 23 s.
6. Catling H.D. Rice in deep water. International Rice Research Institute, Manila, Philippines. Macmillan, London, 1992. 542 s.
7. Dubina E.V., Alabushev A.V., Kostylev P.I. et al. Introduction of the Sub1 gene into the Russian rice varieties using the polymerase chain reaction (PCR) methods African Journ. of Agricult. Res. 2018; 13 (48): 2757–2762. DOI: 10.5897/AJAR2018.13563.
8. Fukao T., Yeung El., and Bailey-Serres J. The submergence tolerance regulator sub1a mediates crosstalk between submergence and drought tolerance in rice. The Plant Cell. 2011. V. 23. P. 412–427.
9. Hattori Y., Nagai K., Furukawa S. et al. The ethylene response factors Snorkel1 and Snorkel2 allow rice to adapt to deep water. Nature. 2009; 460: 1026–1031.
10. Jena K.K., Moon H.P., Mackill D.J. Marker assisted selection – a new paradigm in plant breeding. Korean J. Breed. 2003; 35: 133–140.
11. Mackill D.J., Ni J. Molecular mapping and marker-assisted selection for major-gene traits in rice. Rice genetic. Proceeding of the fourth international rice genetic symposium. Los Banos, 2001. P. 137–151.
12. Murray M.G. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA. Genom. 1980; 40: 379–378.
13. Sano Y., Katsumata M., Okuno K. Genetic studies of speciation in cultivated rice. Inter- and intraspecific differentiation in the waxy gene expression of rice. Euphytica. 1986; 35 (1): 1–9.
14. Septiningsih E.M., Kretzschmar T. Anaerobic germination-tolerant plants and related materials and methods. 2015. WO 2015087282 A1.
15. Steffens B., Wang J., Sauter M. Interactions between ethylene, gibberellin and abscisic acid regulate emergence and growth rate of adventitious roots in deepwater rice. Planta. 2006; 5: 604–612.
16. Suh J.P., Jeung J.U., Lee J.I. et al. Identification and analysis of QTLs controlling cold tolerance at the reproductive stage and validation of effective QTLs in cold-tolerant genotypes of rice (*Oryza sativa* L.). Theor. and Appl. Genetics. 2009; 120: 985–995.
17. Vergara B.S., Jackson M.B., De Datta S.K. Deepwater rice and its response to deep-water stress. In: Climate and Rice. International Rice Research Institute, Los Banos, Philippines, 1976. S. 301.
18. Xu K., Xu X., Ronald P.C. and Mackill D.J. A high-resolution linkage map in the vicinity of the rice submergence tolerance locus Sub1. Mol. Gen. Genet. 2000; 263: 681–689.
19. Yoko Hattori, Keisuke Nagai and Motoyuki Ashikari. Rice growth adapting to deepwater / Current Opinion in Plant Biology 2011, 14: 100–105. DOI: 10.1016/j.pbi.2010.09.008.

Поступила в редакцию 21.02.2023

Принята к публикации 07.03.2023