



ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИИ ЭКОСИСТЕМ

УДК 633.18.581.1:631

© Е. М. Харитонов,
Ю. К. Гончарова,
Е. А. Малюченко

ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт риса», Краснодар

Большая часть площадей, освоенных под рис в России, характеризуется неблагоприятными почвенными условиями: засолением различной степени и типа, осолонцеванием, недостатком элементов минерального питания. Кроме того, на Кубани, в одном из самых северных регионов рисосеяния, в период вегетации риса отмечены как высокие — более 40 °С, так и низкие — до 0 °С температуры. Следовательно, увеличение производства культуры связано не столько с повышением потенциальной продуктивности, сколько со стабильностью урожая и комплексной устойчивостью к стрессам. В статье представлены данные по полиморфизму и молекулярному маркированию признаков, определяющих адаптивность к различным абиотическим стрессам.

✿ **Ключевые слова:** рис; абиотические стрессы; засоление; высокие температуры; минеральное питание; эффективность использования азота; полиморфизм; молекулярное маркирование; селекция.

ГЕНЕТИКА ПРИЗНАКОВ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ АДАПТИВНОСТЬ РИСА (*ORYZA SATIVA L.*) К АБИОТИЧЕСКИМ СТРЕССАМ

ВВЕДЕНИЕ

Потенциал продуктивности риса, как и многих других культур, со второй половины XX века растет очень медленно (Гончарова, Харитонов, 2008; Гончарова и др., 2010). Дальнейшее увеличение производства риса может быть достигнуто только за счет интенсификации или продвижения его в регионы с более низкими либо высокими температурами, в зоны с засоленными или затопляемыми почвами. К середине следующего столетия изменение климата приведет к повышению средних температур, кроме того, чаще будут отмечаться кратковременные повышения и понижения температуры, нехарактерные для регионов (увеличение температуры воздуха уже вызвало уменьшение урожаев риса в тропическом климате), подъем уровня моря расширит области, находящиеся под влиянием засоления (Ren et al., 2005a). Следовательно, увеличение производства культуры связано не столько с повышением потенциальной продуктивности, сколько со стабильностью урожая и комплексной устойчивостью к стрессам.

При действии абиотических стрессоров наибольший урон несут сорта с высокой потенциальной продуктивностью. Именно по этой причине во многих странах мира растениеводство ориентируют не на максимальную, а на оптимальную, но устойчивую по годам урожайность (Гончарова, 2010b; Bohnert et al., 2006).

НАПРАВЛЕНИЯ СЕЛЕКЦИОННЫХ ПРОГРАММ, СВЯЗАННЫЕ С ПОВЫШЕНИЕМ АДАПТИВНОСТИ

Можно выделить несколько направлений селекции, объединяющих селекционные программы различных стран.

1. Селекция сортов Leafstar — данное направление обеспечивает высокую эффективность использования солнечной энергии (высокую проходимость света через посе́вы, низкий коэффициент его поглощения посе́вами, эректоидные листья, сохранение уровня фотосинтеза в фазу налива и созревания, задержку старения фотосинтетического аппарата).
2. Селекция на быстрый рост и увеличение площади листьев.
3. Селекция на стабильность урожая.
4. Селекция на эффективность использования элементов минерального питания.
5. Селекция на высокий уровень реутилизации пластических веществ.

Все эти направления так или иначе связаны с формированием устойчивости к абиотическим стрессам, так как в нее вовлечены многие физиологические процессы.

Так, первое (Селекция сортов Leafstar), второе, четвертое и пятое из указанных направлений *определяют* высокий уровень *обеспеченности* растения элементами минерального питания, продуктами фотосинтеза, большую эффективность их использования, что повышает адаптивность к самым различным стрессам. Селекция на быстрый рост гарантирует минимальные

Поступила в редакцию 30.03.2015
Принята к публикации 18.11.2015

сроки прохождения чувствительных к стрессорам фаз и скорое формирование достаточно большого фотосинтетического аппарата, который с максимальной эффективностью поглощает солнечную энергию.

МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ УСТОЙЧИВОСТИ

Механизмы формирования устойчивости сходны для различных стрессов. Так, в формирование солеустойчивости вовлечены факторы, определяющие устойчивость к воздействию высоких и низких температур, эффективность использования элементов минерального питания, засухоустойчивость. Среди признаков, ее определяющих: скорость роста клеток, характеристики устьиц и устьичная проводимость, эффективность фотосинтеза и скорость аттрагирования пластических веществ из вегетативных в генеративные органы, а также их микрораспределение между элементами соцветия и зерном (Davenport, Tester, 2000). Среди физиологических, морфологических и фенологических признаков, вовлеченных в формирование адаптации к стрессам, надо назвать пластичность развития, гормональную регуляцию, регуляцию осмотического давления, деятельности антиоксидантных систем и температуры в плотном посеве, прочность хлорофилл-белкового комплекса, устойчивое поддержание числа зерен на метелку, пластичность периода налива зерна и сохранение массы 1000 зерен, сохранение индекса урожая, относительную стабильность элементов структуры урожая (Sexcion et al., 2009).

Подтверждает перечисленное выше тот факт, что из 12 генов, используемых для повышения устойчивости к засолению при создании трансгенных растений, четыре гена также повышают устойчивость к холоду и засухе, 2 — ко всем абиотическим стрессам, 6 повышают устойчивость к засухе или холоду (Turan S. et al. 2012; Гончарова, Харитонов, 2013). Следовательно, при создании устойчивых образцов не только происходит селекция на устойчивость к целевому стрессовому фактору, но и создается комплекс генов, повышающих общую адаптивность.

АДАПТИВНОСТЬ К ЗАСОЛЕНИЮ

Наиболее изучено в генетическом плане влияние на растения риса засоления в связи с тем, что в мировом масштабе, по оценкам разных авторов, не используются из-за проблем с содержанием токсических для растений веществ в почве от 320 до 1200 млн га земли. При неправильной ирригации и дренаже повышается вероятность вторичного засоления (Агарков, Касьянов, 2002). По прогнозу, ежегодно приблизительно 10 млн га сельскохозяйственных угодий будут теряться вследствие засоления (Grattan et al., 2002). Только выращивание риса позволяет вновь использовать эти земли в сель-

скохозяйственном производстве, так как при затоплении и последующем сбросе воды снижается уровень засоления.

Рис относительно чувствителен к соли (Bhumbla, Abrol, 1978), но при этом относится к немногочисленной группе зерновых культур, которые могут расти на засоленных почвах, потому что покрывающая землю вода снижает содержание солей в поверхностных слоях почвы (Akbar et al., 1977). Разнообразие проявлений генетической изменчивости у риса в ответ на засоление делает возможными манипуляции для дальнейшего повышения его устойчивости (Walia et al., 2005; Flowers, Yeo, 1981).

Устойчивость к засолению в разные фазы онтогенеза неодинакова. Рис относительно устойчив к засолению в период прорастания и активного кущения, созревания, но чувствителен в фазу проростков и во время цветения (Pearson, Bernstein, 1959). Устойчивость к засолению в фазу проростков и на репродуктивных стадиях слабо связана, поэтому только образцы, проявляющие эти признаки на обеих стадиях развития, могут быть адаптивными к стрессу в течение вегетационного периода (Moradi, Ismail, 2007).

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ СОЛЕУСТОЙЧИВОСТИ

Механизмы формирования солеустойчивости относительно хорошо изучены (Гончарова, Харитонов, 2013). К ним относятся: выделение излишков солей или низкое их потребление; компартиментализация ядовитых ионов в структурных образованиях клетки или так называемых старых тканях (листьях, стебле, листовых влагалищах и корнях); более высокая устойчивость тканей за счет компартиментализации солей в вакуолях; изменение в функционировании устьиц (у устойчивых образцов они закрываются быстрее после воздействия соли), что позволяет регулировать поступление солей через ризосферу; регуляция антиоксидантных систем; энергичный рост, позволяющий снизить концентрацию соли в растительных тканях; регуляция осмотического давления; детоксикация продуктов метаболизма при стрессе (Moradi et al., 2003; Yeo et al., 1990; Peng, Ismail, 2004; Yeo, Flowers, 1983; Senapathy et al., 2008).

В репродуктивную фазу у устойчивых генотипов отмечается тенденция к исключению доступа солей к листьям, расположенным близко к метелке (особенно к флаговому листу) и к самой развивающейся метелке (Mcnelly et al., 2006; Yeo, Flowers, 1986). Раннеспелые образцы имеют преимущества из-за сокращения периода поглощения солей, а также в областях, где засоление связано с засухой, приходящейся на поздние фазы развития (рис. 1) (Гончарова, Харитонов, 2010).

Анализ морфофизиологических характеристик сортов — доноров солеустойчивости показал, что при засолении для них характерно: сохранение высокой скорости

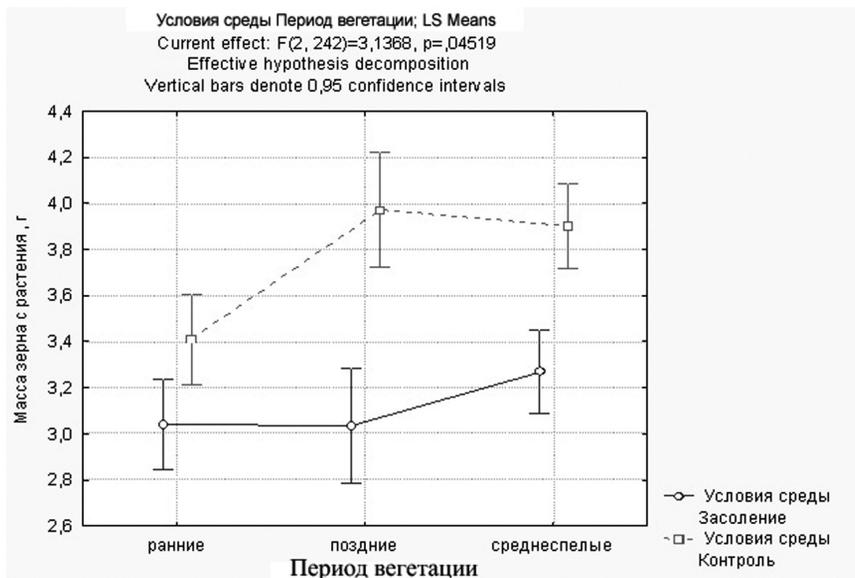


Рис. 1. Устойчивость к засолению сортов риса с различной продолжительностью вегетационного периода

роста, биомассы корней и стеблей, высокое относительное содержание хлорофилла, низкое накопление ионов Na⁺ и соотношение Na⁺/K⁺ в побегах по сравнению с неустойчивыми генотипами (Garcia et al., 1997; Garciadoblas et al., 2003).

На устойчивость к засолению в значительной мере оказывают влияние условия внешней среды. Так, снижается она при высоких или низких температурах, недостаточном или несбалансированном питании (Horie, Schroeder, 2004, Singhl et al., 2007; Uozumi et al., 2000; Wang et al., 1999). Для российских сортов устойчивость к засолению обусловлена в большинстве случаев комплексом неспецифических генов, повышающих общую адаптивность организма.

Изучение корреляционных связей показало наличие взаимосвязи между длиной coleoptily, зародышевого корня, содержанием хлорофилла и устойчивостью к засолению, а также устойчивостью российских сортов к различным стрессовым факторам (Гончарова, Харитонов, 2010). То есть российские солеустойчивые сорта характеризуются: высокой скоростью роста на ранних этапах развития, наиболее чувствительные к воздействию стрессоров; повышенным содержанием фотосинтетических пигментов; ускоренным формированием корневой системы, обеспечивающей эффективное минеральное питание уже в начальные фазы вегетации и тем самым повышающей адаптивность к стрессам (табл. 1).

Таблица 1

Корреляционные связи между признаками, характеризующими морфофизиологические различия сортов риса (Гончарова, Харитонов, 2010)

	МП	ДК	ДС	ОС/К	Хл К	МПн	С	РП	ПП	З
МП	1									
ДК	0,75	1,00								
ДС	0,39	0,55	1,00							
ОС/К	-0,28	-0,23	-0,79	1,00						
Хл К	0,13	0,37	0,40	-0,46	1,00					
МПн	0,22	-0,02	0,07	-0,29	0,15	1,00				
С	0,17	0,52	0,40	-0,40	0,19	-0,13	1,00			
РП	-0,07	-0,05	0,15	-0,24	-0,49	-0,03	0,62	1,00		
ПП	0,26	0,12	0,20	-0,31	-0,24	0,09	0,34	0,57	1,00	
З	0,24	-0,06	0,24	-0,35	-0,12	0,61	-0,15	0,21	0,56	1

МП — масса проростка (г), ДК — длина корня (см), ДС — длина стебля (см), ОС/К — отношение длины стебля к длине корня, Хл К — относительное содержание пигментов контроль, МПн — ранг по отзывчивости на уровень минерального питания, С — ранг по отзывчивости на засоление, РП — ранг по отношению к раннему сроку посева, ПП — ранг по отношению к позднему сроку посева, З — ранг по отношению к загущению

Контроль поглощения соли корневой системой, вероятно, один из самых важных механизмов, обеспечивающих солеустойчивость у большинства культур. Свойства мембран, управляющих притоком натрия в клетки корня, все еще плохо изучены. По-видимому, в этот процесс вовлечены несколько механизмов (Carden et al., 2003). В нем задействованы неселективные катионные каналы (NSCCs), поступление натрия через них не требует энергетических затрат (Ren et al., 2005a; Schroeder et al., 1994). Как показано в опытах с пшеницей в лабораторных (Berthomieu et al., 2003) и в полевых условиях, калий вызывает частичное ингибирование притока Na^+ через NSCCs. Молекулярные механизмы, обеспечивающие приток Na^+ через неселективные катионные каналы, остаются неизвестными, но, вероятно, в их контроле участвуют несколько генов (Dionisio-Sese, Tobita, 2000; Zheng et al., 2001; Edwards et al., 2008).

На арабидопсисе показано, что устойчивость к засолению может быть связана с разными локусами, определяющими транспорт веществ через клеточные мембраны (Ren et al., 2005b). Так, подтверждено участие семейства генов НКТ, контролирующих трансмембранный перенос натрия и фосфора, а также гомеостаз у некоторых других видов растений, в формировании солеустойчивости (Thomson et al., 2010; Munns et al., 1999). Семь из этих генов (OsНКТ) обнаружены в геномной последовательности у солеустойчивого сорта риса Nipponbare. Также выявлен ген AtНКТ1, вовлеченный в транспорт Na^+ из побегов в корень. Вероятно, он играет ключевую роль в повышении устойчивости к стрессу, контролируя удаление большого количества Na^+ из побегов (Obara et al., 2010; Pessaraki, Szaboles, 2006). Отмечено повышение экспрессии от четырех до 40 генов при интрогрессии генов устойчивости к засолению в неустойчивые генотипы (Srividya et al., 2010; Ren et al., 2005a). Засоление ингибирует фотосинтез у многих видов, включая рис (Ismail et al., 2007; Golldack et al., 2002; Hirochika et al., 2004; Laurie et al., 2002). Это связано с осмотическим стрессом корней, а также с закрытием устьиц под влиянием сигналов из корня (Sexcion et al., 2009; Rus et al., 2001). Сорта, устойчивые к засолению, лучше поддерживают клеточную ультраструктуру, и при повышенном содержании соли в тканях у таких сортов часто повышено содержание фотосинтетических пигментов, фотосинтез более эффективен (Гончарова, 2010b; Maathuis et al., 2003; Ponnampetuma, 1994; Rengel, 1992; Rubio et al., 1995).

ДОНОРЫ ПРИЗНАКА «СОЛЕУСТОЙЧИВОСТЬ»

Наиболее известные доноры признака: Pokkali, Nona Bokra, Moroberikan, Nerponbare, Bhura Ratha, Damodar, Cheriviguppu. Перечисленные сорта обладают рядом качеств, которые затрудняют их исполь-

зование в селекции: позднеспелость, высокорослость, фоточувствительность, низкая урожайность. В последнее время созданы несколько образцов, характеризующихся сочетанием признаков «солеустойчивость» и рядом хозяйственно-ценных признаков, что позволяет более успешно использовать их при создании сортов: CZR 10, CZR 13, CZR 23, CZR 27, CZR 30, CZR 36, FI478, PSBRc 50, IR 651 (Garcia et al., 1997). К особенностям риса относится то, что большинство устойчивых генотипов превосходит коллекционные образцы только по одному или нескольким из признаков, определяющих адаптивность к стрессу. Так, образец Pokkali характеризуется высокой скоростью роста и устойчивым соотношением Na^+/K^+ в побегах. Солеустойчивость образца FI478 обусловлена высокой скоростью роста и толерантностью тканей. Образец PSBRc 50 солеустойчив за счет компарментализации солей в стареющих листьях. Сорт Cheriviguppu характеризуется устойчивым соотношением ионов Na^+/K^+ в побегах. Сочетание многих абиотических факторов, снижающих продуктивность на засоленных почвах, и широкий набор признаков, обеспечивающих множественную устойчивость в этих условиях, привели к тому, что в последнее время успехи традиционной селекции в указанном направлении незначительны. Дальнейшее увеличение потенциала устойчивости связано с объединением «лучших» аллелей, обеспечивающих толерантность к засолению, с помощью различных механизмов (Amtmann, Sanders, 1999; Horie et al., 2001; Schroeder et al., 1994; Senadheera et al., 2009; Turan et al., 2012). Новые молекулярно-генетические подходы позволяют выявлять и вводить гены сложных адаптивных признаков в генотип образцов при одновременном сохранении высокого потенциала продуктивности (Demidchik, Tester, 2002).

МОЛЕКУЛЯРНОЕ МАРКИРОВАНИЕ ПРИЗНАКА «СОЛЕУСТОЙЧИВОСТЬ»

Регионы, определяющие солеустойчивость, локализованы на всех хромосомах, однако у разных генотипов эти локусы различны вследствие отличающегося механизма формирования признака. Так, у сортов подвида *indica* (рис. 2) несколько генов, определяющих устойчивость к засолению в фазу проростков, локализованы на первой (7 генов), второй (4), третьей и шестой (по два), на четвертой, девятой и двенадцатой (по 3 гена) хромосомах (Sexcion et al., 2009; Edwards et al., 2008). В этой работе не выявлены гены, определяющие адаптивность к вышеназванному стрессу, на пятой, седьмой, восьмой, десятой и одиннадцатой хромосомах. QTLs, связанные с засолением как в репродуктивную фазу, так и в течение всего вегетационного периода, представлены в таблице 2 (Ismail et al., 2007; Thomson et al., 2010).

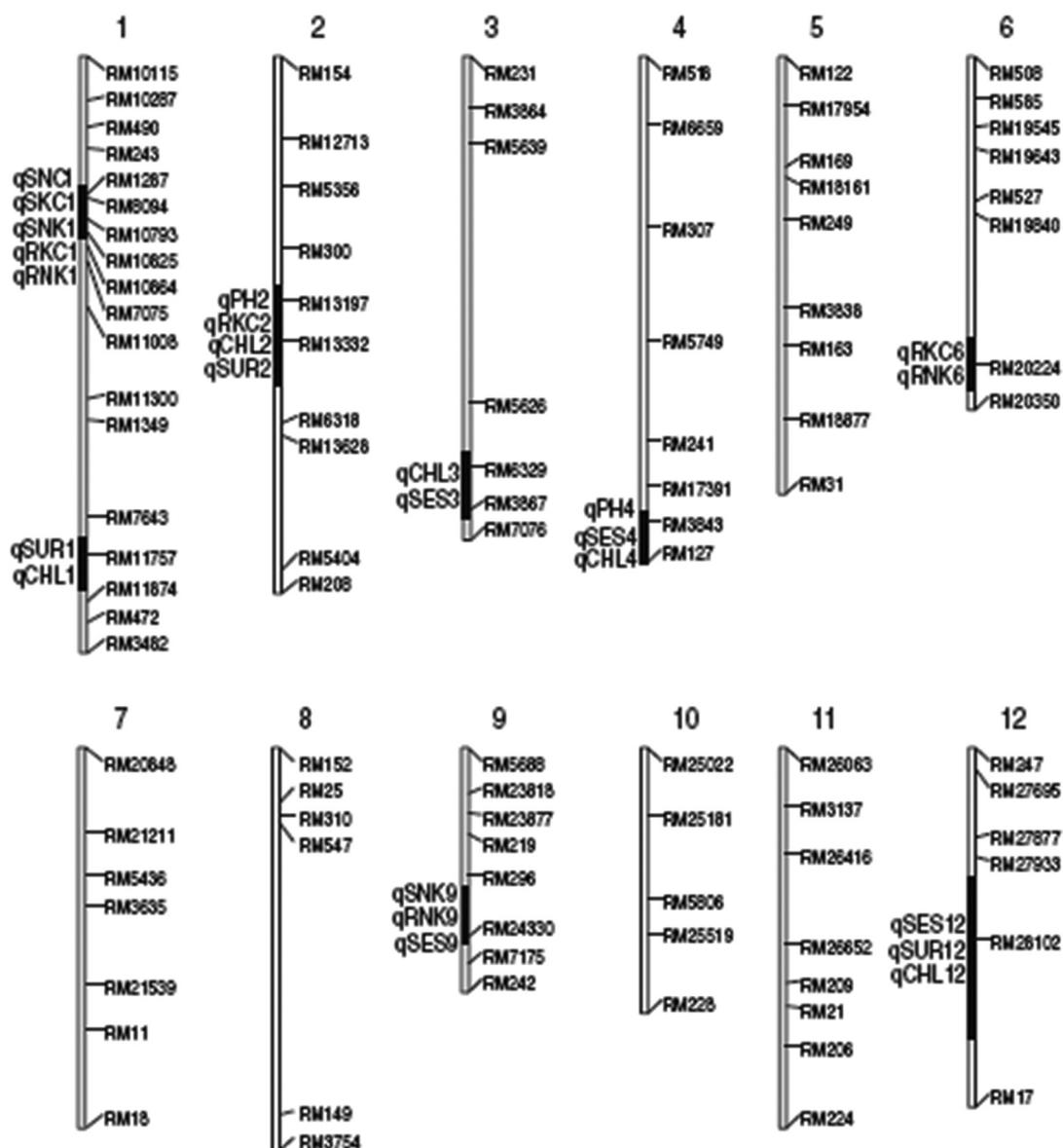


Рис. 2. Идентифицированные в популяции из 140 рекомбинантных инбредных линий комбинации (RILs) QTLs, определяющие устойчивость к засолению в фазу проростков по 14 признакам: высота проростка (PH); концентрация Na⁺ в побегах (SNC); концентрация K⁺ в побегах (SKC); отношение Na/K в побегах (SNK); концентрация K⁺ в корнях (RKC); отношение Na/K в корнях (RNK); фенотипическая оценка устойчивости (SES); относительное содержание хлорофилла в листьях (CHL) (Sexcion et al., 2009)

Таблица 2

Локусы количественных признаков, определяющие устойчивость к засолению, идентифицированные в гибридной популяции IR 29/Pokkali (Thomson et al., 2010)

Признак	Хромосома	Наиболее близко расположенный маркер	Фланкирующие маркеры
Высота проростка			
qPH2	2	RM3843	RM13197-RM6318
qPH4	4	RM13332	RM17391-RM127
Концентрация Na ⁺ в побегах			
qSNC1	1	RM8094	RM1287-RM10793
Концентрация K ⁺ в побегах			
qSKC1	1	RM10793	RM8094-RM10825

Таблица 2 (Окончание)

Признак	Хромосома	Наиболее близко расположенный маркер	Фланкирующие маркеры
Отношение Na/K в побегах			
qSNK1	1	RM10793	RM1287-RM10825
qSNK9	9	RM24330	RM296-RM7175
Концентрация K ⁺ в корнях			
qRKC1	1	RM8094	RM1287-RM11300
qRKC2	2	RM13332	RM13197-RM6318
qRKC6	6	RM20224	RM19840-RM20350
Отношение Na/K в корнях			
qRNK1	1	RM10793	RM1287-RM10825
qRNK6	6	RM20224	RM19840-RM20350
qRNK9	9	RM24330	RM296-RM7175
Финальная устойчивость генотипа			
qSES4	4	RM127	RM3843-RM127
qSES9	9	RM24330	RM296-RM7175
Содержание хлорофилла в листьях			
qCHL2	2	RM13332	RM12713-RM6318
qCHL3	3	RM6329	RM6329-RM3867
qCHL4	4	RM127	RM3843-RM127

АДАПТИВНОСТЬ К ВЫСОКИМ ТЕМПЕРАТУРАМ

Анализ данных последних тридцати лет (АМС, п. Белозерный, ФГБНУ ВНИИ риса) показал, что температурный режим изменился. Отклонение средней температуры воздуха от среднемноголетней за период вегетации риса в годы исследований составило 2,3 °С. В большей степени возросло число дней с температурами более 35 °С в наиболее опасный для риса период — цветение. Также была отмечена рекордная за последние 30 лет температура 40,5 °С. О воздействии на продуктивность риса высоких температур имеются лишь отрывочные данные. Генетика признака практически не исследована (Агарков, Касьянов, 2002; Рябушкина, 2005; Дымова, Головки, 2007; Шахбазов, 2007; Гончарова, 2013). Однако известно, что наряду с уровнем температуры важное значение имеет продолжительность ее воздействия на растения и относительная влажность воздуха (Krishnan et al., 2005; Mackill et al., 1982). Жароустойчивость различных видов обусловлена различными механизмами (интенсивной транспирацией, отражательными свойствами поверхности, способностью усиливать биосинтез белков «теплового шока», активностью транскрипционно-трансляционной системы и т. д.). На разных этапах онтогенеза устойчивость растений оказывается различной (Гончарова, Харитонов, 2013).

ФАЗЫ ВЕГЕТАЦИИ, НАИБОЛЕЕ ЧУВСТВИТЕЛЬНЫЕ К ВОЗДЕЙСТВИЮ ВЫСОКИХ ТЕМПЕРАТУР

Российские ученые основное внимание при изучении влияния высоких температур на продуктивность риса уделяли периоду формирования метелки, а также разра-

ботке агротехнических приемов, повышающих число колосков на метелке. Еще в 1960-е г. было установлено, что число колосков на метелке риса зависит от продолжительности периода формирования конуса нарастания до его дифференциации в зачаточную метелку. Замедленный процесс дифференциации конуса нарастания изменяет строение метелки, в результате увеличивается число узлов, веточек первого порядка и в особенности веточек и колосков второго порядка. Формирование продуктивной метелки происходит в условиях относительно низких температур в зоне узла кушения. Залив водой с температурой 20–21 °С повышает число колосков и тем самым увеличивает урожай (Пташкин, 1968; Пташкин, 1971; Фенелонина, 1962).

В. В. Пташкин указывает (Пташкин, 1970), что снижение температуры воды перед дифференциацией конуса нарастания путем создания глубокого слоя воды или проточности способствует увеличению массы метелок главного и боковых побегов. Это повышает урожай на 10,8–57,3 % в зависимости от сорта. Причем понижение температуры воды при помощи указанных методов не превышало 4 °С, при проточности и глубоком затоплении она была ниже в среднем на 1–2 °С.

Анализ урожайности риса в период с 1961 по 2000 г., проведенный В. Д. Агарковым и А. И. Касьяновым (Агарков, Касьянов, 2002), показал связь температуры воздуха во второй–третьей декадах июня (время формирования конуса нарастания у большей части сортов риса) с величиной урожая. Было отмечено, что превышение температуры воздуха в этот период на 1,4–2,2 °С над средним многолетним значением приводило к снижению урожая.

В. А. Крупновым (Крупнов, Германцев, 2001) был проведен аналогичный анализ *генетической* устойчи-

вости яровой пшеницы к абиотическим факторам, который показал, что увеличение температуры воздуха в период вегетации по сравнению со среднесезонным значением на 1 °C приводит к снижению урожайности в среднем на 10 % (количество колосков снижается на 5 %, масса 1000 зерен в среднем — на 4,8 %). Это позволило автору сделать вывод о перспективности направления в селекции пшеницы на устойчивость к высоким температурам.

В зарубежной научной литературе отмечено влияние высоких температур на растения риса в различные фазы развития, основным симптом которого — повышение стерильности колосков. Т. Сатаке и С. Яшида (Satake, Yoshida, 1978; Yoshida et al., 1976) показали, что цветение — фаза развития риса, наиболее чувствительная к повышенным температурам. Авторами было испытано 84 коллекционных образца при двух значениях температур 35/27 °C (16 часов дневное время и 8 часов ночное) и 38/27 °C. Продолжительность воздействия высоких температур составляла 10 суток после начала выметывания. При дневной температуре 38 °C — 75 % образцов коллекции показали фертильность менее 20 %, а половина из них не продуцировала фертильных зерен вообще. При 35 °C 67 % образцов показали фертильность менее 60 %. Некоторые образцы, демонстрировавшие высокую фертильность при 35 °C, были стерильны при 38 °C, в то же время сорта, обладающие высокой фертильностью при 38 °C, показывали высокую фертильность и при более низкой температуре.

В фитотроне Международного института риса (IRRI) также были проведены исследования *сортовой* специфики устойчивости к повышенным температурам, которые показали значительные различия по изучаемому признаку среди коллекционных образцов. Все исследованные образцы были разделены на две группы — устойчивые (фертильность более 84 % при 35 °C) и чувствительные (фертильность менее 10 %). Наиболее устойчивыми к высоким температурам среди изученных сортов оказались сорта селекции Международного института риса: IR 8, IR 20, IR 36, IR 50 (Mackill et al., 1982).

Т. Сатаке и С. Яшида (Satake, Yoshida, 1978) отметили большое значение раннего раскрытия цветков для повышения устойчивости к высоким температурам. Было установлено, что всего на один час более раннее раскрытие цветков значительно влияет на признак «процент стерильных колосков», так как при раннем цветении опыление происходит до того, как температура достигает критической отметки.

Следовательно, у риса есть несколько фаз, в которые температура воздуха оказывает наиболее сильное влияние на продуктивность. Одна из них — период перед дифференциацией конуса нарастания, другая — фаза цветения. В первую фазу при изменении температуры меняется количество колосков на метелке, во вторую — число выполненных колосков (Гончарова, 2009 а).

АДАПТИВНОСТЬ К ВЫСОКИМ ТЕМПЕРАТУРАМ ОТЕЧЕСТВЕННЫХ СОРТОВ

У большей части отечественных сортов риса при воздействии высоких температур продуктивность достоверно снижалась (Гончарова, Иванов, 2006; Гончарова и др. 2007). При постоянной дневной температуре 35 °C в фазу цветения (ночные температуры — 20–22 °C) продуктивность почти у всех изучаемых образцов уменьшалась, однако реакция растений разных сортов была неодинаковой. Так, в среднем пустозерность повысилась на 35,8 %. У *семи сортов* значения этого показателя превысили 90 %, а у *группы образцов* не зафиксировали его достоверного увеличения при высоких температурах. Повышение показателя сопровождалось снижением массы 1000 зерен. В среднем снижение массы 1000 зерен при повышении температуры составило 20,6 % (2–48 % в зависимости от сорта). Масса зерна с главной метелки растения у всех сортов уменьшилась по сравнению с контролем в среднем на 62,1 % (16–98 % в зависимости от сорта) (Гончарова, 2009 а). Как показали исследования, время воздействия стресса значительно изменяет не только интенсивность, но и направление его воздействия. Так, при действии стресса в фазы кушение — выметывание, выметывание — созревание продуктивность растения снижалась, причем в фазу цветения воздействие было максимальным (Гончарова, 2009 б). В фазу проростков высокие температуры оказывают закалывающее воздействие на большинство исследуемых образцов (табл. 3), что приводит к снижению влияния фактора в последующие фазы вегетации. Достоверное влияние на продуктивность образцов в эту фазу доказана по следующим признакам: длина главной метелки, масса главной метелки, количество выполненных колосков, общее количество колосков на главной метелке и пустозерность.

В фазу кушения в зависимости от температуры достоверно не менялась только высота растения (табл. 4). На остальные признаки температура воздуха в фазу кушения оказала достоверное влияние.

При возрастании температуры с 25 до 35 °C снижается масса главной метелки с 2,64 до 2,4 г, ее длина, количество заложенных и выполненных колосков. Однако наибольшее влияние изучаемый фактор оказывает на признак «продуктивное кушение», а также и на «массу зерна с растения». Так, количество продуктивных стеблей возрастает от 1,71 шт. при температуре 35 °C до 2,4 шт. при температуре 20 °C. Увеличивается также пустозерность. Масса зерна главной метелки возросла с 2,3 г при температуре 35 °C до 2,55 г при температуре 25 °C.

По всем изученным признакам у российских сортов риса отмечен широкий *как внутрисортной, так и межсортной полиморфизм*. Установлено влия-

Таблица 3

Влияние температуры воздуха на продуктивность сортов риса в фазу проростков (Гончарова, 2009 а)

Признаки	Условия выращивания			
	КИК, t = 35 °С		КИК, t = 25 °С	
	Среднее значение	Ошибка средней	Среднее значение	Ошибка средней
Высота растения, см	86,18	0,45	85,95	0,46
Количество продуктивных стеблей, шт.	2,39	0,034	2,42	0,038
Масса главной метелки, г	2,58	0,029	2,43	0,030
Масса боковых метелок, г	2,14	0,05	2,23	0,07
Масса зерна с растения, г	4,73	0,06	4,67	0,08
Количество выполненных колосков, шт.	92,8	1,13	87,7	1,08
Пустозерность, %	18,68	0,5	16,8	0,48
Всего колосков, шт.	115,7	1,48	106,8	1,38
Масса 1000 зерен, г	27,01	0,10	25,71	0,11

Таблица 4

Влияние температуры воздуха на продуктивность сортов риса в фазу кушения (Гончарова, 2009 а, б)

Признаки	Вариант опыта					
	КИК, t = 20 °С		КИК, t = 25 °С		КИК, t = 35 °С	
	Среднее значение	Ошибка средней	Среднее значение	Ошибка средней	Среднее значение	Ошибка средней
Высота растения, см	82,68	0,56	82,13	0,52	83,63	0,58
Количество продуктивных стеблей, шт.	2,40	0,04	1,96	0,04	1,71	0,04
Длина главной метелки, см	16,05	0,14	15,94	0,12	15,49	0,12
Масса главной метелки, г	2,37	0,03	2,64	0,03	2,40	0,04
Масса мякины главной метелки, г	0,097	0,002	0,107	0,002	0,097	0,002
Количество пустых колосков, шт.	22,13	0,79	19,88	0,68	15,08	0,70
Масса 1000 зерен, г	26,3	0,03	26,0	0,03	28,2	0,04
Масса зерна с растения, г	4,86	0,09	4,18	0,07	3,34	0,06
Количество выполненных колосков главной метелки, шт.	87,61	2,92	92,78	3,04	85,02	3,37
Масса зерна главной метелки, г	2,28	0,03	2,55	0,03	2,30	0,04
Пустозерность, %	19,30	1,27	14,15	0,82	16,83	1,75

ние цитоплазматической ДНК на устойчивость гибрида к воздействию высокой температуры (рис. 3) (Гончарова, 2010 а).

Гибридизация устойчивых сортов и линий сорта приводит к получению более устойчивого гибрида. Так, при скрещивании устойчивых родительских форм

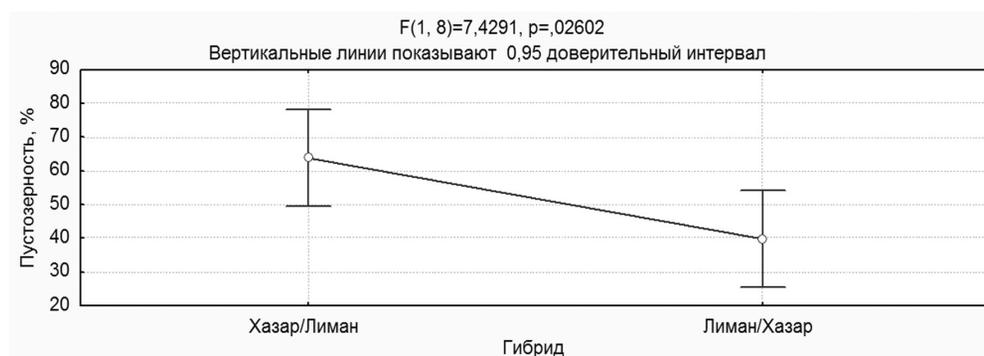


Рис. 3. Влияние цитоплазматических факторов на устойчивость гибрида к высоким температурам (Гончарова, 2010 а)

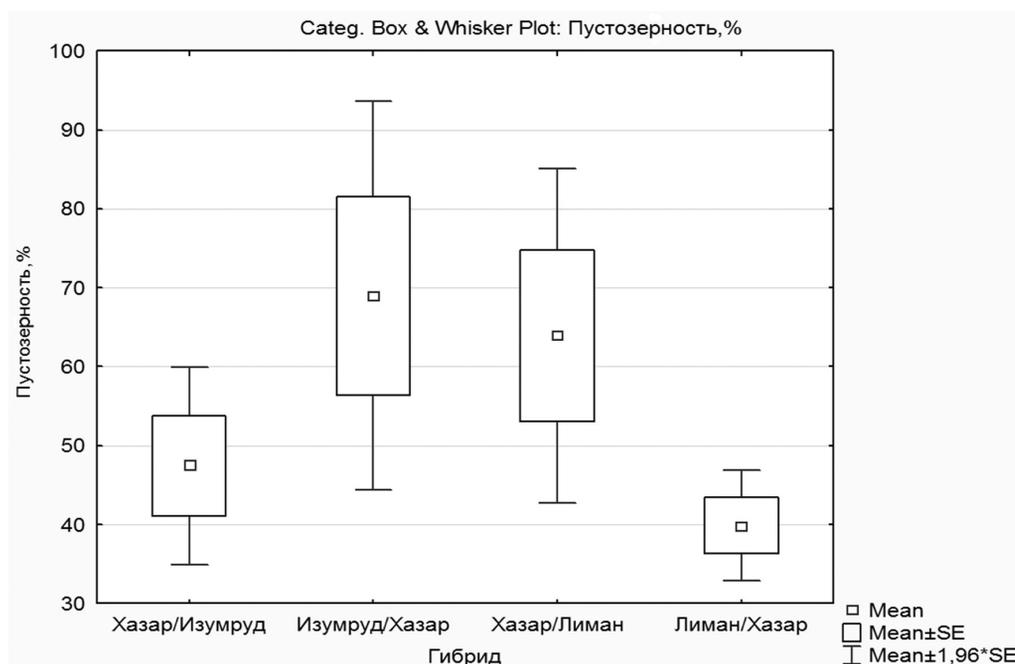


Рис. 4. Влияние цитоплазматических факторов на устойчивость гибридов к высоким температурам (Гончарова, 2010 а).
* — Mean (среднее значение), SE — ошибка средней, вертикальные линии показывают 0,95 доверительный интервал

в комбинации Хазар/Изумруд средняя пустозерность гибридов составила $47,4 \pm 5,9$ %, у неустойчивых — $86,3 \pm 4,7$ %.

В лизиметрических опытах показана более высокая адаптивность устойчивых к высоким температурам линий в условиях засоления, недостаточного минерального питания, загущения. Это позволяет рекомендовать отбор при воздействии температурного стресса как метод отбора генетически наиболее сбалансированных семей, обладающих комплексом эффективно работающих генов, определяющих устойчивость к различным стрессорам (Харитонов, Гончарова, 2009).

АДАПТИВНОСТЬ К НЕДОСТАТКУ ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

Комплекс генов, определяющий эффективность минерального питания, в значительной мере определяет продуктивность и устойчивость к другим стрессовым факторам. Так, при недостаточном минеральном питании снижается устойчивость к засолению, низким и высоким температурам. Последние пятьдесят лет идет селекция сортов с высокой урожайностью при высоком уровне минерального питания (Cassman et al., 1998). Однако внесение все более высоких доз удобрений привело к меньшей эффективности их применения и все большему влиянию среды на продуктивность (Senapathy et al., 2008). Вместе с тем отмечена не только различная реакция генотипов на дозы внесения азота, но и влияние источника азота, а также взаимодействие генотип—среда в реакции сортов на внесе-

ние азота (Dong et al., 2012 а). В качестве индикаторов лучшей приспособленности сорта к недостатку азота используют признаки: продуктивность растения, урожай с делянки, полученная биомасса, высота растений, длина корней, содержание пигментов и т. д. (Dong et al., 2012 b; Lian et al., 2005). Различают несколько признаков, связанных с потреблением азота растениями. Среди них: толерантность к дефициту азота (NDT) и эффективность использования азота (NUE) (Lian et al., 2005). Генотипы NDT характеризуются высокой эффективностью поглощения азота, агенотипы NUE — более интенсивным внутренним использованием. NDT определяют отношение величины признака при низком уровне азота (LN) — 0 кг/га к его значению на оптимальном уровне минерального питания (NN) — 130 кг/га.

В качестве наиболее информативных были отобраны: относительный урожай зерна (урожай зерна LN/урожай зерна NN*100), относительная биомасса, относительное содержание азота в зерне и биомассе, отзывчивость на азот (NR, кг/га⁻¹), разница между потреблением азота растением на оптимальном и низком уровне минерального питания (TNf-TNo). Эффективность использования азота определяется как разница между значением признака на оптимальном и низком уровне минерального питания. Однако отмечено, что генотипы с низкой биомассой имеют более высокое относительное значение признака. Физиологическую эффективность использования азота (PE, кг зерна/кг азота) определяют как отношение отзывчивости растения по урожаю зерна (GYf-GYo) к общей отзывчивости растения на азот (TNf-TNo) (Obara et al., 2004).

QTLs, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ТОЛЕРАНТНОСТЬ К ДЕФИЦИТУ АЗОТА

В различные годы идентифицированы от 7 до 8 QTL (локусов количественных признаков), определяющих толерантность к дефициту азота (NDT) на хромосомах: 1, 2, 3, 4, 7, 9, 10 и 11. При маркировании сортов подвита *indica* выявлены QTLs, связанные с эффективностью использования азота (табл. 5) (Dong et al., 2012a).

QTLs, определяющие эффективность использования азота (NUE), идентифицированы на хромосомах 1, 2, 3, 4, 6, 7, 9, 10 и 11 (Li B. et al., 2009; Li J. et al., 2009; Piao et al., 2001; Srividya et al., 2010).

Для четырех геномных регионов показана связь с обоими изучаемыми признаками (NDT и NUE): на первой хромосоме этот регион фланкирован маркерами G393-C922, на третьей — RM232-C63, на четвертой — G235-G 102, на седьмой — RG678-R1440. Проявление некоторых из них было связано с влиянием года на признак. Доля влияния выявленных на 4, 6 и 10-й хромосомах локусов на фенотипическое проявление признака

составляла соответственно 11,1, 16,6, 7,5 % (Dong et al., 2012b).

В другой работе выделены локусы, определяющие более высокий процент фенотипического проявления признака, но уже при маркировании сортов подвита *japonica*. Так, QTL $ncg8.2$, расположенный на восьмой хромосоме, фланкируемый маркерами S8055-RM72, определял 32,1 % фенотипического проявления признака содержания азота в зерне (табл. 6).

На признак «индекс урожая» при стрессе влияние оказывал локус *hi7b* (23,1%), расположенный на седьмой хромосоме и фланкируемый SSR-маркерами RM 420-RM 248. 23,8 % фенотипического проявления признака «биомасса соломы» определял локус *sy 8.1*, расположенный на восьмой хромосоме и фланкируемый маркерами S8055-RM 72 (Young et al., 2007)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Большая часть площадей, освоенных под рис в России, характеризуется неблагоприятными почвенными ус-

Таблица 5

QTLs, связанные с эффективностью использования азота, выявленные при маркировании сортов подвита *indica* (Dong et al., 2012a)

Признак	Символ	Хромосома, год	Фланкирующие маркеры	Наиболее вероятная позиция гена	Позиция на хромосоме	Процент фенотипического проявления признака
Относительный урожай зерна (RGY) = $GY_0/GY_F \times 100$	qRGY3	3 (2006)	RM232-C63	180,2	171,2–190,6	10,8
Относительная биомасса (RBM) = $BM_0/BM_F \times 100$	qRBM9–2	9 (2006)	RM242-RM257	35,5	32,0–41,6	13,1
	qRBM1	1 (2007)	RG101-C922	70,8	66,9–78,2	11,5
	qRBM2	2 (2007)	C777-R1843	28,4	23,7–32,1	9,3
	qRBM4	4 (2007)	G235-G102	42,3	33,1–51,6	14,5
Относительное содержание азота в зерне (RGN) = $GN_0/GN_F \times 100$	qRGN9	9 (2006)	RG667-RG570	20,5	16,3–27,8	8,6
	qRGN1	1 (2006–2007)	G393-RG101	67,9	66,0–74,3	13,2
Относительное содержание азота в биомассе (RBN) = $BN_0/BN_F \times 100$	qRBN2	2 (2006–2007)	RZ599-RM53	54,5	48,8–59,4	8,9
	qRBN9	9 (2006)	RG667-RG570	18,2	10,8–24,5	9,4
	qRBN4–2	4 (2007)	G235-G102	42,3	41,6–48,0	14,6
Отзывчивость на азот (NR, кг/га) = $TN_F - TN_0$	qNR6	6 (2006)	RZ398-C764	167,3	165,3–170,6	16,6
	qNR10	10 (2006)	R2625-RG561	8,6	4,0–11,4	7,5
	qNR4	4 (2007)	G235-G102	42,3	36,6–57,5	11,01
Отзывчивость на азот по урожаю зерна (GR, кг/га) = $GY_F - GY_0$	qGR3	3 (2006)	RM232-C63	180,2	170,5–185,3	16,2
	qGR9	9 (2006)	C472-RM201	77,4	57,4–95,7	12,5
	qGR1–1	1 (2007)	RM212-R2201	49	46,3–57,8	12,9
	qGR1–2	1 (2006)	G393-RG101	66,9	63,2–75,0	9,9
Физиологическая эффективность использования азота (PE, кг зерна/кг азота) = $(GY_F - GY_0)/(TN_F - TN_0)$	qPE3	3 (2006–2007)	RM232-C63	180,2	166,2–185,3	12,8
	qPE7	7 (2007)	RG678-R1440	68,9	50,6–76,2	8,8

GN₀ — содержание азота в зерне без использования удобрений; TN_F — содержание азота в растении с использованием удобрений

Таблица 6

QTLs, связанные с эффективностью использования азота, выявленные при маркировании сортов подвита *japonica* (Young et al., 2007)

Признак	Символ	Хромосома	Фланкирующие маркеры	Процент фенотипического проявления признака
NCG (содержание азота в зерне)	pcg8.1	8	RM25-S8090	10,2
	pcg9	9	S9058-S9062	10,2
	pcg10	10	S10023-S1001B	7,5
	pcg8.2	8	S8055-RM72	32,1
NCS (содержание азота в соломе)	pcs9	9	S9093-S9073	11,1
	pcs10	10	S10019-S1001B	13,3
TNCS (содержание азота в побегах)	tncs1b	1	RM600-RM312	19,7
	tncs10	10	S1003-S10013	14,1
HI (индекс урожая)	hi5b	5	RM87-RM31	8,7
	hi7b	7	RM420-RM248	23,1
GY (урожай зерна)	gy2b	2	S2052-S2054	6,9
	gy9	9	RM242-RM215	12,9
SY (биомасса соломы)	sy1b	1	RM600-RM312	12,1
	sy8.1	8	S8055-RM72	23,8
	sy8.2	8	RM25-S8090	8,4
	sy5a	5	S5014B-S5029	9,6
	sy5b	5	RM87-RM31	9,1
	sy7b	7	RM420-RM248	8,4
	sy12b	12	S12038-RM277	9,9
PNUE (физиологическая эффективность использования азота)	pnue9	9	S9093-S9073	15,3

ловиями: засолением различной степени и типа, осолонцеванием, недостатком тех или иных элементов питания, неблагоприятными температурами при прохождении фаз вегетации. В связи с этим создание устойчивых сортов — одно из самых перспективных направлений в селекции. Так, создание солеустойчивых форм может обеспечить повышение урожайности на засоленных почвах на 2 т/га (Гончарова, Иванов, 2006). Широкие возможности здесь открываются в связи с тем, что большинство признаков, определяющих толерантность к стрессам, контролируются несколькими QTLs, несмотря на многочисленность и взаимодействие признаков, вовлеченных в ее формирование (Гончарова и др., 2007; Гончарова, 2013). Введение этих QTLs в высокопродуктивные сорта стабилизирует урожайность риса при воздействии стрессоров. Однако поиск генов, определяющих устойчивость, осложняется тем, что геномные регионы изменяющие транскрипцию при стрессах, расположены на всех хромосомах риса и их проявление связано с влиянием года на признак (Senadheera et al., 2009; Seki et al., 2009).

Гетерозисные гибриды многих культур отличаются более высокой продуктивностью, чем сорта традиционной селекции, во многом за счет их более высокого адаптационного потенциала. Гетерозис проявляется уже на ранних фазах развития в виде повышенной ско-

рости мобилизации и превращения запасных веществ, как правило, метаболические процессы протекают у гетерозисных гибридов с более высокой интенсивностью. Отмечено более быстрое развитие корневой системы гибридов, обеспечивающее преимущество перед сортами по интенсивности поглощения минеральных веществ, скорости формирования фотосинтетического аппарата, адаптивности к засолению и засухе (Young et al., 2007; Zheng et al., 2001; Peng et al., 2003; Kabaki, 1993).

Из всего вышеперечисленного можно сделать вывод о бесперспективности селекции на высокую продуктивность без контроля адаптивности к стрессам создаваемого материала. Общие механизмы формирования адаптивности к различным стрессам позволяют создавать сорта с комплексной устойчивостью. Из-за невозможности оценки гибридного материала на устойчивость ко всем стрессовым факторам целесообразно вести отбор на фоне стрессора с наименьшей специфичностью.

Таким образом, в условиях неблагоприятных климатических изменений акцент в селекции перемещается на повышение адаптивности сортов риса на основе формирования комплексной устойчивости к стрессам. В связи с этим проводятся интенсивные молекулярно-генетические, физиологические исследования по выяв-

лению механизмов устойчивости, их генетического контроля и выявлению генетической разнокачественности селекционного материала.

ЛИТЕРАТУРА

- Агарков В. Д., Касьянов А. И. (2002) К обоснованию высоких и низких урожаев риса. Рисоводство. № 1: С. 25–30.
- Гончарова Ю. К., Иванов А. Н. (2006) О взаимосвязи между эффективностью работы фотосинтетического аппарата, адаптивностью и стабильностью урожайности у различных сортов риса. Сельскохозяйственная биология. № 5: С. 92–97.
- Гончарова Ю. К., Иванов А. Н., Князева А. Н., Глазко В. И. (2007) Эстеразные спектры и адаптивная пластичность сортов риса. Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук. № 1: С. 3–4.
- Гончарова Ю. К. (2013) Селективная элиминация аллелей при получении дигиплоидных линий в культуре пыльников риса. Генетика. Т. 49 (2): С. 196–203.
- Гончарова Ю. К., Харитонов Е. М. (2008) Взаимосвязь между устойчивостью к высоким температурам и стабильностью урожая у риса. Аграрная Россия. № 3: С. 22–24.
- Гончарова Ю. К. (2009а) Воздействие температурного стресса на продуктивность риса. Вестник Российской академии сельскохозяйственных наук. № 2: С. 40–42.
- Гончарова Ю. К. (2009б) Генетические основы повышения устойчивости к высоким температурам у риса. Аграрная наука. № 9: С. 35–37.
- Гончарова Ю. К., Харитонов Е. М. (2010) Механизм солеустойчивости российских сортов риса. Аграрный вестник Урала 2010: № 8 (74), С. 45–48.
- Гончарова Ю. К. (2010 а) Наследование признака «устойчивость к высоким температурам» у риса. Вестник ВОГиС. Т. 14 (4): С. 714–719.
- Гончарова Ю. К., Харитонов, Е. В. Литвинова (2010) Природа гетерозисного эффекта. Доклады РАСХН. № 4: С. 10–12.
- Гончарова Ю. К. (2010б) Наследование признаков, определяющих физиологический базис гетерозиса у гибридов риса. Сельскохозяйственная биология. № 5: С. 72–75.
- Гончарова Ю. К., Харитонов Е. М. (2013) О генетико-физиологических механизмах солеустойчивости у риса (*Oryzasativa L.*). Сельскохозяйственная биология. № 3: С. 3–11.
- Дымова О. В., Головки Т. К. (2007) Реакция устьиц на изменение температуры и влажности воздуха у растений разных сортов пшеницы, районированных в контрастных климатических условиях. Физиология растений. Т. 54 (1): С. 47–54.
- Крупнов В. А., Германцев Л. А. (2001) Влияние температуры воздуха на продуктивность яровой пшеницы в зоне каштановых почв Поволжья. Вестник Российской Академии сельскохозяйственной наук. № 2: С. 33–35.
- Пташкин В. В. (1968) Влияние внешних условий на органогенез различных сортов риса. Кр. ит. науч.-исслед. работы за 1964–1965 гг. ВНИИ риса. Краснодар: С. 3–8.
- Пташкин В. В. (1970) Влияние внешних условий на структуру урожая риса: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Краснодар: 33 с.
- Пташкин В. В. (1971) Влияние внешних условий на озерненность метелок главного и бокового побегов риса. Тр. ин-та. Всесоюз. науч.-исслед. ин-т риса. Вып. 1: С. 34–41.
- Рябушкина Н. А. (2005) Синергизм действия метаболитов в ответных реакциях растений на стрессовые фактор. Физиология растений. Т. 52 (4): С. 614–621.
- Фенелорова Т. М. (1962) Пути увеличения числа колосков на метелке риса: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Краснодар: С. 20.
- Харитонов Е. М., Гончарова Ю. К. (2009) Показатели продуктивности у сортов риса отечественной селекции при повышенных температурах в связи с проблемой глобального изменения климата. Сельскохозяйственная биология. Серия «Биология растений». 1: С. 16–20.
- Шахбазов В. Г. (2007) Термотест как метод прогнозирования гетерозиса и общей жизнеспособности семян. Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. С. 71–77.
- Akbar M., Yabuno T., Nakao S. (1977) Breeding for saline resistant varieties of rice. I. Variability for salt tolerance among some rice varieties. Jpn. J. Breed. V. 22: P. 277–284.
- Amtmann A., Sanders D. (1999) Mechanisms of Na⁺ uptake by plant cells. Adv. Bot. Res. V. 29: P. 75–112.
- Berthomieu P., Conejero G., Nublat A. et al. (2003) Functional analysis of AtHKT1 in Arabidopsis shows that Na⁺ recirculation by the phloem is crucial for salt tolerance. EMBO J. V. 22: P. 2004–2014.
- Bhumbla D. R., Abrol I. P. (1978) Saline and sodic soils. In: Soils and rice. International Rice Research Institute, Manila, Philippines: P. 719–738.
- Bohnert H. J., Gong Q., Li P., Ma S. (2006) Unraveling abiotic stress tolerance mechanisms — getting genomics going. Curr. Opin. Plant. Biol. V. 9: P. 180–188.
- Carden D. E., Walker D. J., Flowers T. J., Miller A. J. (2003) Single-cell measurements of the contribution of cytosolic Na⁺ and K⁺ to salt tolerance. Plant Physiol. V. 131: P. 676–683.
- Cassman K. G., Peng S., Olk D. C., Ladha J. K., Reichardt W., Dobermann A., Singh U. (1998) Opportunities for increased nitrogen-use efficiency from improved

- resource management in irrigated rice systems. *Field Crops Res.* V. 56: P. 7–39.
29. Davenport R.J., Tester M. (2000) A weakly voltage-dependent, nonselective cation channel mediates toxic sodium influx in wheat. *Plant Physiol.* V. 122: P. 823–834.
30. Demidchik V., Tester M. (2002) Sodium fluxes through nonselective cation channels in the plasma membrane of protoplasts from *Arabidopsis* roots. *Plant Physiol.* V. 128: P. 379–387.
31. Dionisio-Sese M.L., Tobita S. (2000) Effects of salinity on sodium content and photosynthetic responses of rice seedlings differing in salt tolerance. *J. Plant Physiol.* V. 157: P. 54–58.
32. Dong Wei, Kehui Cui, Guoyou Ye, Junfeng Pan, Jing Xiang, Jianliang Huang, Lixiao Nie. (2012a) QTL mapping for nitrogen-use efficiency and nitrogen-deficiency tolerance traits in rice *Plant Soil.* V. 359: P. 281–295.
33. Dong Wei, Kehui Cui, Junfeng Pan, Qiang Wang, Kai Wang, Xiaomei Zhang, Jing Xiang, Lixiao Nie, Jianliang Huang. (2012b) Identification of quantitative trait loci for grain yield and its components in response to low nitrogen application in rice. *AJCS.* V. 6: P. 986–994.
34. Edwards J. D., Janda J., Sweeney M. T., Gaikwad A. B., Liu B., Leung H., Galbraith D. W. (2008) Development and evaluation of a high-throughput, low-cost genotyping platform based on oligonucleotide microarrays in rice. *Plant Methods.* V. 4: P. 13.
35. Flowers T.J., Yeo A.R. (1981) Variability in the resistance of sodium chloride salinity within rice (*Oryza sativa* L.) varieties. *New Phytol.* V.88: P. 363–373.
36. Garcia A., Rizzo C.A., Ud-Din J. et al. (1997) Sodium and potassium transport to the xylem are inherited independently in rice, and the mechanism of sodium: potassium selectivity differs between rice and wheat. *Plant Cell Environ.* V. 20: P. 1167–1174.
37. Garciasdeblas B., Senn M. E., Banuelos A., Rodriguez-Navarro A. (2003) Sodium transport and HKT transporters: the rice model. *Plant J.* V. 34: P. 788–801.
38. Golldack D., Su H., Quigley F. et al. (2002) Characterization of a HKT-type transporter in rice as a general alkali cation transporter. *Plant J.* V. 31: P. 529–542.
39. Grattan S.R., Zeng L., Shannon M. C., Roberts S.R. (2002) Rice is more sensitive to salinity than previously thought. *Cal. Agric.* V. 56: P. 189–195.
40. Hirochika H., Guiderdoni E., An G. et al. (2004) Rice mutant resources for gene discovery. *Plant Mol. Biol.* V. 54: P. 325–334.
41. Horie T., Yoshida K., Nakayama H. et al. (2001) Two types of HKT transporters with different properties of Na⁺ and K⁺ transport in *Oryza sativa*. *Plant J.*, 27: 115–128.
42. Horie T., Schroeder J.I. (2004) Sodium transporters in plants: diverse genes and physiological functions. *Plant Physiol.* V.136: P. 2457–2462.
43. Ismail M., Heuer S., Thomson M.J., Wissuwa M. (2007) Genetic and genomic approaches to develop rice germplasm for problem soils. *Plant. Mol. Biol.* V. 65(4): P. 547–570.
44. Kabaki N. (1993) Growth and yield of japonica-indica hybrid rice. *Jpn. Agric. Res. Q.* V. 27: P. 88–94.
45. Krishnan P., Rao A., V. Surya. (2005) Effects of genotype and environment on seed yield and quality of rice. *J. Agr. Sci.: C.* 283–292.
46. Laurie S., Feeney K., Maathuis F.J.M. et al. (2002) A role for HKT1 in sodium uptake by wheat roots. *Plant J.* V. 32: P. 139–149.
47. Li B.Z., Merrick M., Li S.M., Li H.Y., Zhu S.W., Shi W.M., Su Y.H. (2009) Molecular basis and regulation of ammonium transporter in rice. *Rice Science.* V. 16: P. 314–322.
48. Li J., Xie Y., Dai A., Liu L., Li Z. (2009). Root and shoot traits responses to phosphorus deficiency and QTL analysis at seedling stage using introgression lines of rice. *Journal of Genetics and Genomics.* V. 36: P. 173–183.
49. Lian X., Xing Y., Yan H., Xu C., Li X., et al. (2005) QTLs for low nitrogen tolerance at seedling stage identified using a recombinant inbred line population derived from an elite rice hybrid. *Theor. Appl. Genet.* V. 112: P. 85–96.
50. Maathuis F.J.M., Filatov V., Herzyk P. et al. (2003) Transcriptome analysis of root transporters reveals participation of multiple gene families in the response to cation stress. *Plant J.* V. 35: P. 675–692.
51. Mackill D.J., Coffman W.R., Rutger J.N. (1982) Pollen shedding and combining ability for high temperature tolerance in rice. *Crop Science.* N 22: P. 730–733.
52. Moradi F., Ismail A.M., Gregorio G.B., Egdane J.A. (2003) Salinity tolerance of rice during reproductive development and association with tolerance at the seedling stage. *Ind. J. Plant Physiol.* V. 8: P. 105–116.
53. Moradi F., Ismail A.M. (2007) Responses of photosynthesis, chlorophyll fluorescence and ROS scavenging system to salt stress during seedling and reproductive stages in rice. *Ann. Bot.* V. 99: P. 1161–1173.
54. McNally K.L., Bruskiewich R., Mackill D., Buell C.R., Leach J.E., Leung H. (2006) Sequencing multiple and diverse rice varieties. Connecting whole-genome variation with phenotypes. *Plant Physiol.* V. 141: P. 26–31.
55. Munns R., James R., Lauchli A. (1999) Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. *J. Exp. Bot.* V. 5: P. 1025–1043.
56. Obara M., Sato T., Sasaki S., Kashiba K., Nagano A., Nakamura I., Ebitani T., Yano M., Yamaya T. (2004) Identification and characterization of a QTL on chromosome 2 for cytosolic glutamine synthetase content and panicle number in rice. *Theoretical and Applied Genetics.* V. 110: P. 1–11.

57. Obara M., Tamura W., Ebitani T., Yano M., Sato T., Yamaya T. (2010) Fine-mapping of qRL6.1, a major QTL for root length of rice seedlings grown under a wide range of NH_4^+ concentrations in hydroponic conditions. *Theor. Appl. Genet.* V. 121: P. 535–547.
58. Pearson G.A., Bernstein L. (1959) Salinity effects at several growth stages of rice. *Agron. J.* V. 51: P. 654–657.
59. Pessarakli M., Szabolcs I. (2006) Soil salinity and sodicity as particular plant/crop stress factors. In: *Handbook of plant and crop stress*. M. Pessarakli (ed.). Dekker, NY: P. 1–16.
60. Peng S., Yang J., Lasa R.S., Sanico A.L., Visperas R.M., Son T.T. (2003) Physiological bases of heterosis and crop management strategies for hybrid rice in the tropics. *Hybrid Rice for Food Security, Poverty Alleviation, and Environmental Protection*: P. 153–173.
61. Peng S., Ismail A.M. (2004) Physiological basis of yield and environmental adaptation in rice. In: *Physiology and biotechnology integration for plant breeding*. H. T. Nguyen, A. Blum (eds.). Marcel Dekker, NY: P. 83–140.
62. Piao Z., Cho Y.I., Koh H.J. (2001) Inheritance of physiological nitrogen-use efficiency and relationship among its associated characters in rice. *Korean J. Breed.* V. 33: P. 332–337.
63. Ponnamperna F.N. (1994) Evaluation and improvement of lands for wetland rice production. In: *Rice and problem soils in South and Southeast Asia*. IRRI Discussion Paper Series No. International Rice Research Institute, Manila, Philippines: P. 4–25.
64. Ren Z.H., Gao J.P., Li L.G. et al. (2005a) A rice quantitative trait locus for salt tolerance encodes a sodium transporter. *Nature Genet.* V. 37: P. 1141–1146.
65. Ren Z.H., Gao J.P., Li L.G., Cai X.L., Huang W., Chao D.Y., Zhu M.Z., Wang Z.Y., Luan S., Lin H.X. (2005b) A rice quantitative trait locus for salt tolerance encodes a sodium transporter. *Nat. Genet.* V. 37: P. 1141–1146.
66. Rengel Z. (1992) The role of calcium in salt toxicity. *Plant Cell Environ.* V. 15: P. 625–632.
67. Rubio F., Gassmann W., Schroeder J.I. (1995) Sodium-driven potassium uptake by the plant potassium transporter HKT1 and mutations conferring salt tolerance. *Science*. V. 270: P. 1660–1663.
68. Rus A., Yokoi S., Sharkhuu A. et al. (2001) AtHKT1 is a salt tolerance determinant that controls Na^+ entry into plant roots. *PNAS USA*. V. 98: P. 14150–14155.
69. Satake T., Yoshida S. (1978) High temperature-induced sterility in Indica rice in the flowering stage. *Japan Jour. Crop Science*. N 47: P. 6–17.
70. Schroeder J.I., Ward J.M., Gassmann W. (1994) Perspectives on the physiology and structure of inward-rectifying K^+ channels in higher plants: biophysical implications for K^+ uptake. *Annual. Rev. Biophys. Biomol. Struct.* V. 23: P. 441–471.
71. Seki M., Okamoto M., Matsui A. et al. (2009) Microarray Analysis for Studying the Abiotic Stress Responses in Plants. *Molecular Techniques in Crop Improvement*: P. 333–355.
72. Senadheera P., Singh R.K., Frans J.M. (2009) Differentially expressed membrane transporters in rice roots may contribute to cultivar dependent salt tolerance. *Exp Bot.* July; V. 60 (9): P. 2553–2563.
73. Senapathy S., Kunnummal K.V., Palaniappan M., Marappa M. (2008) QTL and QTL \times environment effects on agronomic and nitrogen acquisition traits in rice. *J Integr. Plant Biol.* V. 50: P. 1108–1117.
74. Sexcion F.H., Egdane J.A., Ismail A.M., Sese M.L. (2009) Morpho-physiological traits associated with tolerance of salinity during seedling stage in rice (*Oryza sativa* L.) *Philippine Journal of Crop Science*. V. 34: P. 27–37.
75. Singhal R.K., Glenn B., Gregoriol K. et al. (2007) QTL mapping for salinity tolerance in rice. *Physiol. Mol. Biol. Plant*. V. 13: P. 87–99.
76. Srividya A., Vemireddy L.R., Hariprasad A.S., Jayaprada M., Sridhar S., Ramanarao P.V., Anuradha G., Siddiq E.A. (2010) Identification and mapping of landrace derived QTL associated with yield and its components in rice under different nitrogen levels and environments. *International Journal of Plant Breeding and Genetics*. V. 4: P. 210–227.
77. Thomson M.J., M. Ocampo, J. Egdane, M. A. Rahman, A. G. Sajise, D. L. Adorada, E. Tumimbang-Raiz, E. Blumwald, Z.I. Seraj, R.K. Singh, G.B. Gregorio, A.M. Ismail. (2010) Characterizing the Saltol Quantitative Trait Locus for Salinity Tolerance in Rice, *Rice*. V. 3: P. 148–160.
78. Turan S., Cornish K., Kumar S. (2012) Salinity tolerance in plants: Breeding and genetic engineering *Australian Journal Crop Science AJCS*. V. 6 (9): P. 1337–1348.
79. Uozumi N., Kim E.J., Rubio F. et al. (2000) The Arabidopsis HKT1 gene homolog mediates inward Na^+ currents in *Xenopus laevis* oocytes and Na^+ uptake in *Saccharomyces cerevisiae*. *Plant Physiol.* V. 122: P. 1249–1259.
80. Walia H., Wilson C., Condamine P., Liu X., Ismail A.M., Zeng L.H., Wanamaker S.I., Mandal J., Xu J., Cui X.P., Close T.J. (2005) Comparative transcriptional profiling of two contrasting rice genotypes under salinity stress during the vegetative growth stage. *Plant Physiol.* V. 139: P. 822–835.
81. Wang D.L., Zhu J., Li Z.K. and Paterson A.H. (1999) Mapping QTLs with epistatic effects and QTL \times environment interactions by mixed linear model approaches. *Theor. Appl. Genet.* P. 1255–1264.
82. Yeo A.R., Flowers T.J. (1983) Varietal differences in the toxicity of sodium ions in rice leaves. *Physiol. Plant*. V. 59: P. 189–195.

83. Yeo A. R., Flowers T. J. (1986) Salinity resistance in rice (*Oryza sativa* L.) and a pyramiding approach to breeding varieties for saline soils. *Aust. J. Plant. Physiol.* V. 13: P. 161–173.
84. Yeo A. R., Yeo M. E., Flowers S. A., Flowers T. J. (1990) Screening of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes for physiological characters contributing to salinity resistance, and their relationship to overall performance. *Theor. Appl. Genet.* V. 79: P. 377–384.
85. Yoshida S., Forno D. A., Cock D. H., Gomez K. A. (1976) Laboratory manual for physiological studies of rice. IRRI, Philippines: P. 14–17.
86. Young Cho, Wenzhu Jiang, Joong-Hyouon Chin, Zhongze Piao, Yong-Gu Cho, Susan R. McCouch, Hee-Jong Koh. (2007) Identification of QTLs Associated with Physiological Nitrogen Use Efficiency. *Rice Mol. Cells.* V. 23(1): P. 72–79
87. Zheng L., Shannon M. C., Lesch S. M. (2001) Timing of salinity stress affecting rice growth and yield components. *Agric. Water Manag.* V. 48: P. 191–206.
- urozhaynosti u razlichnykh sortov risa [On the relationship between efficiency of photosynthetic apparatus, the adaptability and stability of yield in different varieties of rice]. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya.* N 5: S. 92–97.
4. Goncharova Yu. K. (2013) Selektivnaya eliminatsiya alleley pri poluchenii digaploidnykh liniy v kul'ture pyl'nikov risa [Selective elimination of alleles in obtaining dihaploid lines in anther culture of rice]. *Genetika.* T. 49 (2): S. 196–203.
5. Goncharova Yu. K., Kharitonov E. M. (2008) Vzaimosvyaz' mezhdru ustoychivost'yu k vysokim temperaturam i stabil'nost'yu urozhaev u risa [The relationship between the resistance to high temperatures and stability of yields of rice]. *Agrarnaya Rossiya.* N 3: S. 22–24.
6. Goncharova Yu. K. (2009a) Vozdeystvie temperaturnogo stressa na produktivnost' risa [The impact of temperature stress on rice productivity]. *Vestnik Rossiyskoy akademii sel'skokhozyaystvennykh nauk.* N 2: S. 40–42.
7. Goncharova Yu. K. (2009b) Geneticheskie osnovy povysheniya ustoychivosti k vysokim temperaturam u risa [Genetic basis of improvement of resistance to high temperatures at rice]. *Agrarnaya nauka.* N 9: S. 35–37.
8. Goncharova Yu. K., Kharitonov E. M. (2010) Mekhanizm soleustoychivosti rossiyskikh sortov risa [The Mechanism of salt tolerance of russian rice varieties]. *Agrarnyy vestnik Urala* 2010: N 8 (74): S. 45–48.
9. Goncharova Yu. K. (2010 a) Nasledovanie priznaka «ustoychivost' k vysokim temperaturam» u risa [The inheritance of the trait “high temperature resistant” rice]. *Vestnik VOGiS.* T. 14 (4): S. 714–719.
10. Goncharova Yu. K., Kharitonov, E. V. Litvinova (2010) Priroda geterozisisnogo effekta [Nature heterodyning effect]. *Doklady RASKhN.* N 4: S. 10–12.
11. Goncharova Yu. K. (2010b) Nasledovanie priznakov, opredelyayushchikh fiziologicheskiiy bazis geterozisa u gibridov risa [The inheritance of characteristics that determine the physiological basis of heterosis in rice hybrids]. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya.* N 5: S. 72–75.
12. Goncharova Yu. K., Kharitonov E. M. (2013) O getiko-fiziologicheskikh mekhanizmach soleustoychivosti u risa (*Oryzasativa* L.) [About geico-physiological mechanisms of salt tolerance in rice (*Oryzasativa* L.)]. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya.* N 3: S. 3–11.
13. Dymova O. V., Golovko T. K. (2007) Reaktsiya ust'its na izmenenie temperatury i vlazhnosti vozdukha u rasteniy raznykh sortov pshenitsy, rayonirovannykh v kontrastnykh klimaticheskikh usloviyakh [The reaction of stomata to changes in temperature and humidity in plants of different wheat varieties grown in contrasting climatic conditions]. *Fiziologiya rasteniy.* T. 54 (1): S. 47–54.
14. Krupnov V. A., Germantsev L. A. (2001) Vliyanie temperatury vozdukha na produktivnost' yarovoy pshenitsy v zone kashtanovykh pochv Povolzh'ya [The tem-

THE GENETICS OF THE TRAITS DETERMINING ADAPTABILITY TO ABIOTIC STRESS IN RICE (*ORYZA SATIVA* L.)

Kharitonov E. M., Goncharov Y. K., Maliuchenko E. A.

✿ **SUMMARY:** Most of rice cultivation area in Russia, characterized by unfavorable soil conditions: salinity varying degrees and types, alkalization, lack of mineral nutrients. In addition, in the Kuban in one of the most Northern region of rice cultivation during of rice the growing season marked as high more than 40 °C and low temperature 0 °C. Consequently, to increase the production of culture less necessary increasing potential productivity then stability of yield, and complex of resistance to stress genes. The article presents data on polymorphism and the molecular marking of characteristics defining adaptability to various abiotic stresses.

✿ **KEYWORDS:** rice; abiotic stresses; salinity; high temperature; mineral nutrition; efficient use of nitrogen; molecular marking; breeding; polymorphism.

REFERENCES (TRANSLITERATED)

1. Agarkov V. D., Kas'yanov A. I. (2002) K obosnovaniyu vysokikh i nizkikh urozhaev risa [To the justification of high and low rice yields]. *Risovodstvo.* N 1: S. 25–30.
2. Goncharova Yu. K., Ivanov A. N. (2006) O vzaimosvyazi mezhdru effektivnost'yu raboty fotosinteticheskogo apparata, adaptivnost'yu i stabil'nost'yu urozhaev u razlichnykh sortov risa [On the relationship between efficiency of photosynthetic apparatus, the adaptability and stability of yield in different varieties of rice]. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya.* N 5: S. 92–97.
3. Goncharova Yu. K., Ivanov A. N. (2006) O vzaimosvyazi mezhdru effektivnost'yu raboty fotosinteticheskogo apparata, adaptivnost'yu i stabil'nost'yu

- perature influence on the productivity of spring wheat in the zone of chestnut soils of the Volga region]. Vestnik Rossiyskoy Akademii sel'skokhozyaystvennoy nauk. N 2: S. 33–35.
15. Ptashkin V.V. (1968) Vliyaniye vneshnikh usloviy na organogenez razlichnykh sortov risa. Kr. it. nauch.-issled. raboty za 1964–1965 gg [The influence of external conditions on organogenesis of different varieties of rice]. VNII risa. Krasnodar: S. 3–8.
 16. Ptashkin V.V. (1970) Vliyaniye vneshnikh usloviy na strukturu urozhaya risa [The influence of external conditions on the structure of rice crop]: Avtoref. dis. kand. s.-kh. nauk. Krasnodar: 33 s.
 17. Ptashkin V.V. (1971) Vliyaniye vneshnikh usloviy na ozernennost' metelok glavnogo i bokovogo pobegov risa [The influence of external conditions on grain content of panicles main and side shoots of rice]. Tr. in-ta. Vsesoyuz. nauch.-issled. in-t risa. Vyp. 1: S. 34–41.
 18. Ryabushkina N.A. (2005) Sinergizm deystviya metabolitov v otvetnykh reaktsiyakh rasteniy na stressovye faktor [Synergism of action of metabolites in responses of plants to stress factor]. Fiziologiya rastenii. T. 52 (4): S. 614–621.
 19. Fenelonova T.M. (1962) Puti uvelicheniya chisla koloskov na metelke risa [Ways of increasing the number of spikelets per panicle of rice]: Avtoref. dis.... kand. biol. nauk. Krasnodar: S. 20.
 20. Kharitonov E. M., Goncharova Yu. K. (2009) Pokazateli produktivnosti u sortov risa otechestvennoy seleksii pri povyshennykh temperaturakh v svyazi s problemoy global'nogo izmeneniya klimata [Productivity in varieties rice domestic breeding at elevated temperatures in connection with the problem of global climate change]. Sel'skokhozyaystvennaya biologiya. Seriya: Biologiya rasteniy. 1: S. 16–20.
 21. Shakhbazov V.G. (2007) Termo-test kak metod prognozirovaniya geterozisa i obshchey zhiznesposobnosti semyan. Metody otsenki ustoychivosti rasteniy k neblagopriyatnym usloviyam sredy [Thermo-test as a method of predicting heterosis and General viability of the seeds. Methods of evaluating the resistance of plants to adverse environmental conditions]. S. 71–77.
 22. Akbar M., Yabuno T., Nakao S. (1977) Breeding for saline resistant varieties of rice. I. Variability for salt tolerance among some rice varieties. Jpn. J. Breed. V. 22: P. 277–284.
 23. Amtmann A., Sanders D. (1999) Mechanisms of Na⁺ uptake by plant cells. Adv. Bot. Res. V. 29: P. 75–112.
 24. Berthomieu P., Conejero G., Nublat A. et al. (2003) Functional analysis of AtHKT1 in Arabidopsis shows that Na⁺ recirculation by the phloem is crucial for salt tolerance. EMBO J. V. 22: P. 2004–2014
 25. Bhumbra D. R., Abrol I. P. (1978) Saline and sodic soils. In: Soils and rice. International Rice Research Institute, Manila, Philippines: P. 719–738.
 26. Bohnert H. J., Gong Q., Li P., Ma S. (2006) Unraveling abiotic stress tolerance mechanisms — getting genomics going. Curr. Opin. Plant. Biol. V. 9: P. 180–188.
 27. Carden D. E., Walker D. J., Flowers T. J., Miller A. J. (2003) Single-cell measurements of the contribution of cytosolic Na⁺ and K⁺ to salt tolerance. Plant Physiol. V. 131: P. 676–683.
 28. Cassman K. G., Peng S., Olk D. C., Ladha J. K., Reichardt W., Dobermann A., Singh U. (1998) Opportunities for increased nitrogen-use efficiency from improved resource management in irrigated rice systems. Field Crops Res. V. 56: P. 7–39.
 29. Davenport R. J., Tester M. (2000) A weakly voltage-dependent, nonselective cation channel mediates toxic sodium influx in wheat. Plant Physiol. V. 122: P. 823–834.
 30. Demidchik V., Tester M. (2002) Sodium fluxes through nonselective cation channels in the plasma membrane of protoplasts from Arabidopsis roots. Plant Physiol. V. 128: P. 379–387.
 31. Dionisio-Sese M. L., Tobita S. (2000) Effects of salinity on sodium content and photosynthetic responses of rice seedlings differing in salt tolerance. J. Plant Physiol. V. 157: P. 54–58.
 32. Dong Wei, Kehui Cui, Guoyou Ye, Junfeng Pan, Jing Xiang, Jianliang Huang, LixiaoNie. (2012a) QTL mapping for nitrogen-use efficiency and nitrogen-deficiency tolerance traits in rice Plant Soil. V. 359: P. 281–295.
 33. Dong Wei, Kehui Cui, Junfeng Pan, Qiang Wang, Kai Wang, Xiaomei Zhang, Jing Xiang, LixiaoNie, Jianliang Huang. (2012b) Identification of quantitative trait loci for grain yield and its components in response to low nitrogen application in rice. AJCS. V. 6: P. 986–994.
 34. Edwards J. D., Janda J., Sweeney M. T., Gaikwad A. B., Liu B., Leung H., Galbraith D. W. (2008) Development and evaluation of a high-throughput, low-cost genotyping platform based on oligonucleotide microarrays in rice. Plant Methods. V. 4: P. 13.
 35. Flowers T. J., Yeo A. R. (1981) Variability in the resistance of sodium chloride salinity within rice (*Oryza sativa* L.) varieties. New Phytol. V. 88: P. 363–373.
 36. Garcia A., Rizzo C. A., Ud-Din J. et al. (1997) Sodium and potassium transport to the xylem are inherited independently in rice, and the mechanism of sodium: potassium selectivity differs between rice and wheat. Plant Cell Environ. V. 20: P. 1167–1174.
 37. Garcíadeblas B., Senn M. E., Banuelos A., Rodríguez-Navarro A. (2003) Sodium transport and HKT transporters: the rice model. Plant J. V. 34: P. 788–801.
 38. Golladack D., Su H., Quigley F. et al. (2002) Characterization of a HKT-type transporter in rice as a general alkali cation transporter. Plant J. V. 31: P. 529–542.
 39. Grattan S. R., Zeng L., Shannon M. C., Roberts S. R. (2002) Rice is more sensitive to salinity than previously thought. Cal. Agric. V. 56: P. 189–195.

40. Hirochika H., Guiderdoni E., An G. et al. (2004) Rice mutant resources for gene discovery. *Plant Mol. Biol.* V. 54: P. 325–334.
41. Horie T., Yoshida K., Nakayama H. et al. (2001) Two types of HKT transporters with different properties of Na⁺ and K⁺ transport in *Oriza sativa*. *Plant J.*, 27: 115–128.
42. Horie T., Schroeder J.I. (2004) Sodium transporters in plants: diverse genes and physiological functions. *Plant Physiol.* V.136: P. 2457–2462.
43. Ismail M., Heuer S., Thomson M.J., Wissuwa M. (2007) Genetic and genomic approaches to develop rice germplasm for problem soils. *Plant. Mol. Biol.* V. 65(4): P. 547–570.
44. Kabaki N. (1993) Growth and yield of japonica-indica hybrid rice. *Jpn. Agric. Res. Q.* V. 27: P. 88–94.
45. Krishnan P., Rao A., V. Surya. (2005) Effects of genotype and environment on seed yield and quality of rice. *J. Agr. Sci.: C.* 283–292.
46. Laurie S., Feeney K., Maathuis F.J.M. et al. (2002) A role for HKT1 in sodium uptake by wheat roots. *Plant J.* V. 32: P. 139–149.
47. Li B.Z., Merrick M., Li S.M., Li H.Y., Zhu S.W., Shi W.M., Su Y.H. (2009) Molecular basis and regulation of ammonium transporter in rice. *Rice Science.* V. 16: P. 314–322.
48. Li J., Xie Y., Dai A., Liu L., Li Z. (2009). Root and shoot traits responses to phosphorus deficiency and QTL analysis at seedling stage using introgression lines of rice. *Journal of Genetics and Genomics.* V. 36: P. 173–183.
49. Lian X., Xing Y., Yan H., Xu C., Li X., et al. (2005) QTLs for low nitrogen tolerance at seedling stage identified using a recombinant inbred line population derived from an elite rice hybrid. *Theor. Appl. Genet.* V. 112: P. 85–96.
50. Maathuis F.J.M., Filatov V., Herzyk P. et al. (2003) Transcriptome analysis of root transporters reveals participation of multiple gene families in the response to cation stress. *Plant J.* V. 35: P. 675–692.
51. Mackill D.J., Coffman W.R., Rutger J.N. (1982) Pollen shedding and combining ability for high temperature tolerance in rice. *Crop Science.* N 22: P. 730–733.
52. Moradi F., Ismail A.M., Gregorio G.B., Egdane J.A. (2003) Salinity tolerance of rice during reproductive development and association with tolerance at the seedling stage. *Ind. J. Plant Physiol.* V. 8: P. 105–116.
53. Moradi F., Ismail A.M. (2007) Responses of photosynthesis, chlorophyll fluorescence and ROS scavenging system to salt stress during seedling and reproductive stages in rice. *Ann. Bot.* V. 99: P. 1161–1173.
54. McNally K.L., Bruskiewich R., Mackill D., Buell C.R., Leach J.E., Leung H. (2006) Sequencing multiple and diverse rice varieties. Connecting whole-genome variation with phenotypes. *Plant Physiol.* V. 141: P. 26–31.
55. Munns R., James R., Lauchli A. (1999) Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. *J. Exp. Bot.* V. 5: P. 1025–1043.
56. Obara M., Sato T., Sasaki S., Kashiba K., Nagano A., Nakamura I., Ebitani T., Yano M., Yamaya T. (2004) Identification and characterization of a QTL on chromosome 2 for cytosolic glutamine synthetase content and panicle number in rice. *Theoretical and Applied Genetics:* V. 110: P. 1–11.
57. Obara M., Tamura W., Ebitani T., Yano M., Sato T., Yamaya T. (2010) Fine-mapping of qRL6.1, a major QTL for root length of rice seedlings grown under a wide range of NH₄⁺ concentrations in hydroponic conditions *Theor. Appl. Genet.* V. 121: P. 535–547.
58. Pearson G.A., Bernstein L. (1959) Salinity effects at several growth stages of rice. *Agron. J.* V. 51: P. 654–657.
59. Pessaraki M., Szabolcs I. (2006) Soil salinity and sodicity as particular plant/crop stress factors. In: Handbook of plant and crop stress. M. Pessaraki (ed.). Dekker, NY: P. 1–16.
60. Peng S., Yang J., Lasa R.S., Sanico A.L., Visperas R.M., Son T.T. (2003) Physiological bases of heterosis and crop management strategies for hybrid rice in the tropics. *Hybrid Rice for Food Security, Poverty Alleviation, and Environmental Protection:* P. 153–173.
61. Peng S., Ismail A.M. (2004) Physiological basis of yield and environmental adaptation in rice. In: *Physiology and biotechnology integration for plant breeding.* H. T. Nguyen, A. Blum (eds.). Marcel Dekker, NY: P. 83–140.
62. Piao Z., Cho Y.I., Koh H.J. (2001) Inheritance of physiological nitrogen-use efficiency and relationship among its associated characters in rice. *Korean J. Breed.* V. 33: P. 332–337.
63. Ponnamperna F.N. (1994) Evaluation and improvement of lands for wetland rice production. In: *Rice and problem soils in South and Southeast Asia.* IRRI Discussion Paper Series No. International Rice Research Institute, Manila, Philippines: P. 4–25.
64. Ren Z.H., Gao J.P., Li L.G. et al. (2005a) A rice quantitative trait locus for salt tolerance encodes a sodium transporter. *Nature Genet.* V. 37: P. 1141–1146.
65. Ren Z.H., Gao J.P., Li L.G., Cai X.L., Huang W., Chao D.Y., Zhu M.Z., Wang Z.Y., Luan S., Lin H.X. (2005b) A rice quantitative trait locus for salt tolerance encodes a sodium transporter. *Nat. Genet.* V. 37: P. 1141–1146.
66. Rengel Z. (1992) The role of calcium in salt toxicity. *Plant Cell Environ.* V. 15: P. 625–632.
67. Rubio F., Gassmann W., Schroeder J.I. (1995) Sodium-driven potassium uptake by the plant potassium transporter HKT1 and mutations conferring salt tolerance. *Science.* V. 270: P. 1660–1663.
68. Rus A., Yokoi S., Sharkhuu A. et al. (2001) AtHKT1 is a salt tolerance determinant that controls Na⁺ entry into plant roots. *PNAS USA.* V. 98: P. 14150–14155.
69. Satake T., Yoshida S. (1978) High temperature-induced sterility in Indica rice in the flowering stage. *Japan Jour. Crop Science.* N 47: P. 6–17.

70. Schroeder J.I., Ward J.M., Gassmann W. (1994) Perspectives on the physiology and structure of inward-rectifying K⁺ channels in higher plants: biophysical implications for K⁺ uptake. *Annual. Rev. Biophys. Biomol. Struct.* V. 23: P. 441–471.
71. Seki M., Okamoto M., Matsui A. et al. (2009) Microarray Analysis for Studying the Abiotic Stress Responses in Plants. *Molecular Techniques in Crop Improvement*: P. 333–355.
72. Senadheera P., Singh R.K., Frans J.M. (2009) Differentially expressed membrane transporters in rice roots may contribute to cultivar dependent salt tolerance *Exp Bot.* July; V. 60 (9): P. 2553–2563.
73. Senapathy S., Kunnummal K.V., Palaniappan M., Marappa M. (2008) QTL and QTL × environment effects on agronomic and nitrogen acquisition traits in rice. *J Integr. Plant Biol.* V. 50: P. 1108–1117.
74. Sexcion F.H., Egdane J.A., Ismail A.M., Sese M.L. (2009) Morpho-physiological traits associated with tolerance of salinity during seedling stage in rice (*Oryza sativa L.*) *Philippine Journal of Crop Science.* V. 34: P. 27–37.
75. Singhl R.K., Glenn B., Gregorior K. et al. (2007) QTL mapping for salinity tolerance in rice. *Physiol. Mol. Biol. Plant.* V. 13: P. 87–99.
76. Srividya A., Vemireddy L.R., Hariprasad A.S., Jayaprada M., Sridhar S., Ramanarao P.V., Anuradha G., Siddiq E.A. (2010) Identification and mapping of landrace derived QTL associated with yield and its components in rice under different nitrogen levels and environments. *International Journal of Plant Breeding and Genetics.* V. 4: P. 210–227.
77. Thomson M.J., M. Ocampo, J. Egdane, M.A. Rahman, A.G. Sajise, D.L. Adorada, E. Tumimbang-Raiz, E. Blumwald, Z.I. Seraj, R.K. Singh, G.B. Gregorio, A.M. Ismail. (2010) Characterizing the Saltol Quantitative Trait Locus for Salinity Tolerance in Rice, *Rice.* V. 3: P. 148–160.
78. Turan S., Cornish K., Kumar S. (2012) Salinity tolerance in plants: Breeding and genetic engineering *Australian Journal Crop Science AJCS.* V. 6 (9): P. 1337–1348.
79. Uozumi N., Kim E.J., Rubio F. et al. (2000) The Arabidopsis HKT1 gene homolog mediates inward Na⁺ currents in *Xenopus laevis* oocytes and Na⁺ uptake in *Saccharomyces cerevisiae*. *Plant Physiol.* V. 122: P. 1249–1259.
80. Walia H., Wilson C., Condamine P., Liu X., Ismail A.M., Zeng L.H., Wanamaker S.I., Mandal J., Xu J., Cui X.P., Close T.J. (2005) Comparative transcriptional profiling of two contrasting rice genotypes under salinity stress during the vegetative growth stage. *Plant Physiol.* V. 139: P. 822–835.
81. Wang D.L., Zhu J., Li Z.K. and Paterson A.H. (1999) Mapping QTLs with epistatic effects and QTL × environment interactions by mixed linear model approaches. *Theor. Appl. Genet.* P. 1255–1264.
82. Yeo A.R., Flowers T.J. (1983) Varietal differences in the toxicity of sodium ions in rice leaves. *Physiol. Plant.* V. 59: P. 189–195.
83. Yeo A.R., Flowers T.J. (1986) Salinity resistance in rice (*Oryza sativa L.*) and a pyramiding approach to breeding varieties for saline soils. *Aust. J. Plant. Physiol.* V. 13: P. 161–173.
84. Yeo A.R., Yeo M.E., Flowers S.A., Flowers T.J. (1990) Screening of rice (*Oryza sativa L.*) genotypes for physiological characters contributing to salinity resistance, and their relationship to overall performance. *Theor. Appl. Genet.* V. 79: P. 377–384.
85. Yoshida S., Forno D.A., Cock D.H., Gomez K.A. (1976) Laboratory manual for physiological studies of rice. IRRI, Philippines: P. 14–17.
86. Young Cho, Wenzhu Jiang, Joong-Hyoun Chin, Zhongze Piao, Yong-Gu Cho, Susan R. McCouch, Hee-Jong Koh. (2007) Identification of QTLs Associated with Physiological Nitrogen Use Efficiency. *Rice Mol. Cells.* V. 23 (1): P. 72–79
87. Zheng L., Shannon M.C., Lesch S.M. (2001) Timing of salinity stress affecting rice growth and yield components. *Agric. Water Manag.* V. 48: P. 191–206.

✉ Информация об авторах

Харитонов Евгений Михайлович — д. социол. н., академик РАН, директор. ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт риса (ВНИИ риса). 350921, п. Белозерный, ФГБНУ ВНИИ риса. E-mail: sergontchar@mail.ru.

Гончарова Юлия Константиновна — к. б. н., заведующая лабораторией генетики. ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт риса (ВНИИ риса). 350921, п. Белозерный, ФГБНУ ВНИИ риса. E-mail: sergontchar@mail.ru.

Малюченко Евгения Александровна — аспирант, лаборатория генетики. ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт риса (ВНИИ риса). 350921, п. Белозерный, ФГБНУ ВНИИ риса. E-mail: sergontchar@mail.ru.

Kharitonov Evgeniy Mixailovich — Director, Academician. All-Russian scientific research Institute of rice (rice research Institute). 350921, p. Belozerniy, Scientific research Institute of rice, Russia. E-mail: sergontchar@mail.ru.

Goncharova Yulia Constantinovna — Candidate of biological sciences, Head of laboratory of genetics. All-Russian scientific research Institute of rice (rice research Institute). 350921, p. Belozerniy, Scientific research Institute of rice, Russia. E-mail: sergontchar@mail.ru.

Maluchenko Evgenia Alekandrovna — graduate student, Laboratory of genetics. All-Russian scientific research Institute of rice (rice research Institute). 350921, p. Belozerniy, Scientific research Institute of rice, Russia. E-mail: sergontchar@mail.ru.