

**Обзоры, проблемы, итоги**

УДК 633.18:631.522/.524:631.524:[577.2+581.1

**О ГЕНЕТИКО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМАХ  
СОЛЕУСТОЙЧИВОСТИ У РИСА (*Oryza sativa* L.)\***  
(обзор)

**Е.М. ХАРИТОНОВ, Ю.К. ГОНЧАРОВА**

Обобщены данные о физиологических, морфологических и фенологических признаках, вовлеченных в формирование солеустойчивости у риса *Oryza sativa* L. В фазу проростков солеустойчивость обеспечивается за счет выделения излишков солей или их низкого потребления, компарментализации ядовитых ионов в структурных образованиях клетки, изменения в функционировании устьиц, регуляции антиоксидантных систем, энергичного роста, позволяющего снизить содержание соли в растительных тканях. В репродуктивную фазу развития у устойчивых генотипов проявляется тенденция к исключению доступа соли в листья, расположенные близко к метелке (особенно к флаговому листу), и к самой развивающейся метелке. Из 12 генов, используемых для повышения устойчивости к засолению при создании трансгенных растений, четыре также повышают устойчивость к холоду и засухе, два — ко всем абиотическим стрессам, шесть — к засухе или холоду. Следовательно, при получении солеустойчивых образцов происходит селекция не только на устойчивость к целевому стрессовому фактору, но также создается комплекс генов, повышающих общую адаптивность.

**Ключевые слова:** рис, засоление, фазы развития, механизм устойчивости.

**Keywords:** rice, salt-tolerance, phases of development, mechanisms of tolerance.

По оценкам разных авторов, из-за проблем, вызванных накоплением в почве токсических для растений веществ, в мире в настоящее время не используется от 320 до 1200 млн га земли (1). Большая часть площадей, освоенных под рис в России, также характеризуется неблагоприятными почвенными условиями: засолением различной степени и типа, осолонцеванием. По прогнозам, создание солеустойчивых форм может обеспечить повышение урожайности на засоленных почвах на 2 т/га (2, 3). В связи с этим создание солеустойчивых сортов — одно из самых перспективных направлений в селекции. Широкие возможности здесь открывает то, что большинство признаков, определяющих толерантность к стрессам, контролируются несколькими QTLs с большими эффектами, несмотря на многочисленность и взаимодействие признаков, вовлеченных в ее формирование (3, 4). Введение этих QTLs в высокопродуктивные сорта стабилизирует урожайность у риса на проблемных почвах. Усилия IRRI (International Rice Research Institute — Международный исследовательский институт риса, Манила, Филиппины) и других мировых исследовательских центров направлены на изучение коллекций генплазмы различного происхождения и выявление генетических механизмов устойчивости для их использования в практической селекции (5-7).

Засоление — следствие накопления растворимых солей в поверхностных слоях почвы в количествах, снижающих продуктивность сельскохозяйственных растений. Рост растений на таких почвах затруднен из-за уменьшения потребления воды, токсичности солей, нарушения обмена веществ (8). Засоленные почвы встречаются как в прибрежных областях, так и на внутренних материковых территориях, где у таких почв обычно преобладает щелочная реакция. Солонность в прибрежных областях часто высока в течение сухого сезона, но уменьшается с началом дождей. В большинстве влажных прибрежных областей рис — единственная культу-

\* Работа поддержана грантом РФФИ № 09-04-96597.

ра, которая может выращиваться в сезон дождей. При неправильной ирригации и дренаже повышается вероятность вторичного засоления.

По оценкам специалистов, в настоящее время ежегодно приблизительно 10 млн га сельскохозяйственных угодий будут теряться вследствие засоления (9). Только выращивание риса позволяет вновь использовать эти земли в сельскохозяйственном производстве, так как при затоплении и последующем сбросе воды степень засоления снижается.

Рис сравнительно чувствителен к соли (10), 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 (11). Разнообразие проявлений генетической изменчивости у риса в ответ на засоление делает возможными манипуляции для дальнейшего повышения его устойчивости (12, 13).

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 (14). 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 течении вегетационного периода (15).

Физиологические механизмы солеустойчивости в фазу проростков изучены достаточно хорошо. К ним относится выделение излишков солей или их низкое потребление; компартментализация ядовитых ионов в структурных образованиях клетки или так называемых старых тканях (листьях, стебле, листовых влагалищах и корнях); более высокая устойчивость тканей за счет компартментализации 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 (16–20).

В репродуктивную фазу у устойчивых генотипов отмечается тенденция к исключению доступа соли к листьям, расположенным близко к метелке (особенно к флаговому листу), и к самой развивающейся метелке (21–22). Раннеспелые образцы имеют преимущества из-за сокращения периода поглощения солей, а также в областях, где засоление связано с засухой, приходящейся на поздние фазы развития.

Наиболее известные доноры признака — образцы Pokkali, Nona Vokra, Moroberikan, Nepponbare, Bhura Ratha, Damodar, Cheriviruppu. Перечисленные сорта обладают рядом качеств, которые затрудняют их использование в селекции: позднеспелостью, высокорослостью, фоточувствительностью, низкой урожайностью. В последнее время созданы несколько образцов (CZR 10, CZR 13, CZR 23, CZR 27, CZR 30, CZR 36, F1478, PSBRc 50, IR 651), характеризующихся сочетанием солеустойчивости и различных хозяйственно ценных признаков, что позволяет более успешно применять их при создании сортов (23). К интересным особенностям риса относится то, что большинство устойчивых генотипов превосходят коллекционные образцы только по одному или нескольким из признаков, определяющих адаптивность к стрессу. Так, образец Pokkali характеризуется высокой скоростью роста и устойчивым соотношением  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  у побегов. Солеустойчивость образца F1478 обусловлена высокой скоростью роста и толерантностью тканей. Образец PSBRc 50 солеустойчив за счет компартментализации солей в стареющих листьях. Сорт Cheriviruppu

характеризуется устойчивым соотношением ионов  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  в побегах. Анализ морфофизиологических свойств сортов — доноров солеустойчивости показал, что при засолении для них типично сохранение высокой скорости роста, биомассы корней и стеблей, высокое относительное содержание хлорофилла, слабое накопление ионов  $\text{Na}^+$  и низкое соотношение  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  в побегах по сравнению с аналогичными показателями у неустойчивых генотипов (23, 24).

На устойчивость к засолению в значительной мере влияют условия внешней среды. Так, устойчивость снижается при высоких или низких температурах, недостаточном или несбалансированном питании (25). Сочетание многих абиотических факторов, уменьшающих 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 (26-30). Новые молекулярно-генетические подходы позволяют выявлять и вводить гены сложных адаптивных признаков в генотип образцов при одновременном сохранении высокого потенциала продуктивности (31).

Наиболее полно изучена устойчивость к засолению у риса в фазу проростков, поскольку без нее невозможно выращивание растений на засоленных почвах. Результаты исследований показали, что прорастание семян на засоленной почве контролируется комплексом генов. Локализовано 16 QTLs (локусов количественных признаков), влияние каждого из которых приводило к фенотипической изменчивости признака (от 4,6 до 43,7 %), причем четыре из них (*qIR-6*, *qIR-9*, *qGP-2*, *qGP-9*) определяли 30 % варьирования по признаку. В дальнейшем эти локусы могут быть использованы для улучшения признака с помощью маркерной селекции (MAS — marker assisted selection). Взаимодействие было отмечено только между двумя локусами. Достоверность полученных данных подтверждается тем фактом, что локусы *qIR-9* и *qGP-2* находятся в участках расположения генов устойчивости, описанных в более ранних работах (32-34). В этом исследовании (табл. 1) также был выделен образец риса подвита *indica* (сорт *Jiucaiqing*) — источник как главных, так и минорных генов устойчивости к засолению (35).

**1. Локусы количественных признаков, определяющие устойчивость к засолению у риса (*Oryza sativa* L.) в фазу проростков, идентифицированные в гибридной популяции подвита *indica* (*Jiucaiqing/IR 26*) (цит. по 35)**

Признак	Ген	Пара хромосом	Пара фланкирующих маркеров	Расстояние между маркерами, сМ	<i>P<sub>v</sub></i> , %
Потребление воды (контроль):					
через 24 ч	<i>qIR-4</i>	4-я	RM3687–RM3306	165,9-179,6	22,9
	<i>qIR-12</i>	12-я	RM519–RM5609	97,8-112,3	18,0
через 48 ч	<i>qIR-2</i>	2-я	RM5404–RM6312	167,2-185,9	4,6
	<i>qIR-3</i>	3-я	RM49–RM6712	121,3-140,7	8,6
	<i>qIR-8</i>	8-я	RM7356–RM7556	46,4-53,5	7,7
	<i>qIR-10</i>	10-я	RM6691–RM3451	141,7-147,0	43,6
Доля проросших зерновок (контроль), %:					
через 5 сут	<i>qGP-4-1</i>	4-я	RM518–RM16535	14,9-33,6	9,0
	<i>qGP-4-2</i>	4-я	RM3306–RM6242	172,2-189,9	8,0
	<i>qGP-7-1</i>	7-я	RM6872–RM11	15,6-31,4	16,0
	<i>qGP-10</i>	10-я	RM271–RM5620	0-7,9	6,6
через 10 сут	<i>qGP-4-1</i>	4-я	RM518–RM16535	15,5-29,7	10,2
	<i>qGP-7-1</i>	7-я	RM6872–RM11	16,4-33,3	12,5
	<i>qGP-10</i>	10-я	RM271–RM5620	0-29,8	6,6

Потребление воды (засоление, 10 сут при температуре 30 °С):					
через 24 ч	<i>qIR-4</i>	4-я	RM3687–RM3306	169,1-193,8	6,5
	<i>qIR-6</i>	6-я	RM276–RM5531	16,4-22,4	33,6
через 48 ч	<i>qIR-9</i>	9-я	RM2144–RM3320	161,2-170,3	33,7
Доля проросших зерновок (засоление, 10 сут при температуре 30 °С), %:					
через 5 сут	<i>qGP-7-2</i>	7-я	RM5623–RM1132	40,6-50,0	9,6
через 10 сут	<i>qGP-2</i>	2-я	RM8254–RM5804	73,1-89,1	36,5
	<i>qGP-3</i>	3-я	RM49–RM6712	120,2-124,9	11,3
	<i>qGP-9</i>	9-я	RM219–RM7048	54,6-66,7	47,7

Примечание. *Pv* — доля фенотипического варьирования признака, определяемая геном.

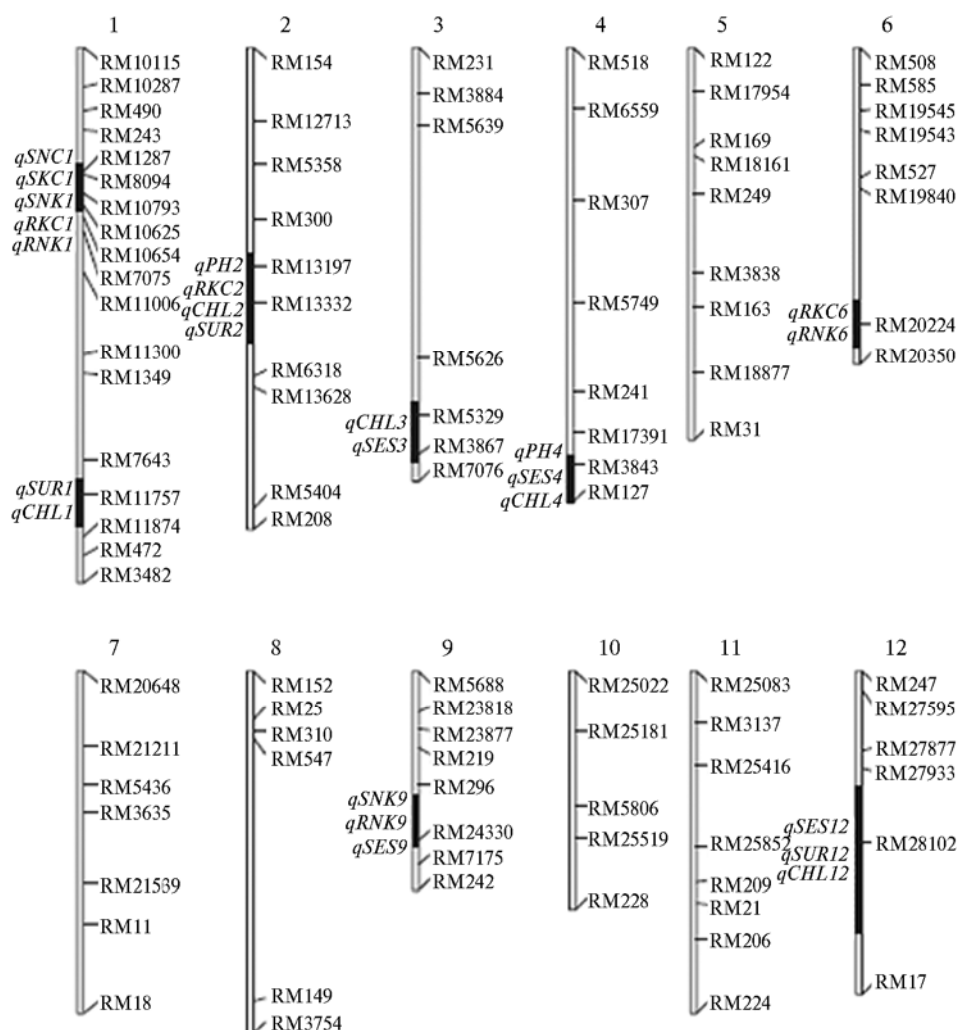
Контроль поглощения соли корневой системой — вероятно, один из самых важных механизмов, обеспечивающих солеустойчивость у большинства культур. Наблюдаемая широкая генетическая изменчивость по степени поглощения натрия у разных генотипов риса составляет существенный потенциал для усовершенствования по этому признаку (36). Поглощение соли корнями может происходить пассивно через транспирацию или через активный транспорт (37). В более ранних работах активное поглощение солей у риса считали превалирующим (38). Необходимо установить степень наследования изменений этого признака для оценки возможности его применения в селекции (39). Свойства мембран, управляющих притоком натрия в клетки корня, все еще плохо изучены. По-видимому, в этот процесс параллельно вовлечены несколько механизмов (40). Так, очевидно, что в нем задействованы неселективные катионные каналы (NSCCs, поступление натрия через них не требует энергетических затрат) (41-42). Как показано в опытах с пшеницей в лабораторных (43) и в полевых условиях, калий вызывает частичное ингибирование притока  $\text{Na}^+$  через NSCCs. Молекулярные механизмы, обеспечивающие приток  $\text{Na}^+$  через неселективные катионные каналы, остаются неизвестными, но, вероятно, в их контроле участвуют несколько генов (44, 45).

На арабидопсисе показано, что устойчивость к засолению может быть связана с разными локусами, определяющими транспорт веществ через клеточные мембраны (46). Так, подтверждено участие семейства генов *HKT*, контролирующих трансмембранный перенос натрия и фосфора, а также гомеостаз у некоторых других видов растений, в формировании солеустойчивости (47-50). Семь из этих генов обнаружены в геномной последовательности у солеустойчивого сорта риса Nipponbare, два (*OsHKT1* и *OsHKT4*) — идентифицированы как гены, определяющие соответственно высоко- и низкоэффективный транспорт натрия, при этом *OsHKT1* специфичен только для  $\text{Na}^+$  (40). Выявлена роль гена *OsHKT1* при недостатке  $\text{K}^+$ : в этих условиях ограниченное потребление  $\text{Na}^+$  оказывает положительное влияние, способствуя поддержанию рН в клетке, происходит замещение недостающих ионов  $\text{K}^+$  ионами  $\text{Na}^+$  в вакуолях и стабилизируется осмотическое давление в клетке. Дополнительные сведения о роли гена *OsHKT1* получены при изучении мутанта риса с вставкой транспозона в этот локус (вариант со встроенным транспозоном был назван *OsHKT2*) (40). Позднее идентифицирован ген транспортера натрия *OsHKT8* (51). Также выявлен ген *AtHKT1*, вовлеченный в транспорт  $\text{Na}^+$  из побегов в корни. Вероятно, он играет ключевую роль в повышении устойчивости к стрессу, контролируя удаление большого количества  $\text{Na}^+$  из побегов. Клонирован ген *SKC1*, обнаруженный при изучении накопления  $\text{K}^+$  в растении (52, 53). При его интрогрессии в неустойчивые генотипы от четырех до 40 генов устойчивости к засолению экспрессировались более активно (54).

Засоление, как известно, ингибирует фотосинтез у многих видов, включая рис (55). Это связано с осмотическим стрессом корней, а также с

закрытием устьиц под влиянием сигналов из корня (56). Сорты, устойчивые к засолению, лучше поддерживают клеточную ультраструктуру, и при повышенном содержании соли в тканях у таких сортов фотосинтез более эффективен (57).

В настоящее время локализованы несколько генов, определяющих устойчивость к засолению (рис., табл. 2) как в репродуктивную фазу, так и в течение всего вегетационного периода (58, 59).



**Идентифицированные в популяции из 140 рекомбинантных инбредных линий риса (*Oryza sativa* L.) комбинации (RILs) QTLs, определяющие устойчивость к засолению в фазу проростков по 14 признакам:** высота проростка (PH), содержание  $\text{Na}^+$  в побегах (SNC), содержание  $\text{K}^+$  в побегах (SKC), отношение  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  в побегах (SNK), содержание  $\text{K}^+$  в корнях (RKC), отношение  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  в корнях (RNK), фенотипическая оценка устойчивости (SES), относительное содержание хлорофилла в листьях (CHL); 1-12 — номера хромосом (цит. по 58, 59).

Среди физиологических, морфологических и фенологических признаков, вовлеченных в формирование адаптации к стрессу, 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 генотипа в период налива зерна и сохранение массы 1000 зерен, сохранение индекса урожая,

относительную стабильность элементов структуры урожая (60).

**2. Идентифицированные в гибридной популяции риса (*Oryza sativa* L.) IR 29/Pokkali локусы количественных признаков (QTLs), определяющие устойчивость к засолению (59)**

Ген	Хромосома	Наиболее близко расположенный маркер	Пара фланкирующих маркеров
Высота проростка			
<i>qPH2</i>	2-я	RM3843	RM13197-RM6318
<i>qPH4</i>	4-я	RM13332	RM17391-RM127
Содержание Na <sup>+</sup> в побегах			
<i>qSNC1</i>	1-я	RM8094	RM1287-RM10793
Содержание K <sup>+</sup> в побегах			
<i>qSKC1</i>	1-я	RM10793	RM8094-RM10825
Соотношение Na <sup>+</sup> /K <sup>+</sup> в побегах			
<i>qSNK1</i>	1-я	RM10793	RM1287-RM10825
<i>qSNK9</i>	9-я	RM24330	RM296-RM7175
Содержание K <sup>+</sup> в корнях			
<i>qRKC1</i>	1-я	RM8094	RM1287-RM11300
<i>qRKC2</i>	2-я	RM13332	RM13197-RM6318
<i>qRKC6</i>	6-я	RM20224	RM19840-RM20350
Соотношение Na <sup>+</sup> /K <sup>+</sup> в корнях			
<i>qRNK1</i>	1-я	RM10793	RM1287-RM10825
<i>qRNK6</i>	6-я	RM20224	RM19840-RM20350
<i>qRNK9</i>	9-я	RM24330	RM296-RM7175
Общая итоговая устойчивость генотипа			
<i>qSES4</i>	4-я	RM127	RM3843-RM127
<i>qSES9</i>	9-я	RM24330	RM296-RM7175
Содержание хлорофилла в листьях			
<i>qCHL2</i>	2-я	RM13332	RM12713-RM6318
<i>qCHL3</i>	3-я	RM6329	RM6329-RM3867
<i>qCHL4</i>	4-я	RM127	RM3843-RM127

Особую актуальность исследованиям в обсуждаемой области придает 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, два — ко всем абиотическим стрессам, шесть — к засухе или холоду (61, 62). Следовательно, при создании солеустойчивых образцов не только происходит селекция на устойчивость к целевому стрессовому фактору, но также создается комплекс генов, повышающих общую адаптивность.

Дальнейшее увеличение производства риса может быть достигнуто только за счет интенсификации производства или продвижения его в регионы с более низкими либо высокими температурами, в зоны с засоленными или затопляемыми почвами. К середине столетия изменение климата приведет к повышению средних температур, кроме того, чаще будут отмечаться кратковременные повышения и понижения температуры, не характерные для регионов (увеличение температуры воздуха уже вызвало уменьшение урожая риса в тропическом климате), подъем уровня моря расширит области, находящиеся под влиянием засоления (63). Следовательно, увеличение производства культуры связано не столько с повышением потенциальной продуктивности, сколько со стабильностью урожая и комплексной устойчивостью к стрессам.

Таким образом, в условиях происходящих 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 и генно-инженерные исследования по выявлению механизмов устойчивости, их генетического контроля и расширению базы для генетической разнокачественности селекционного материала.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Rice and problem soils in South and Southeast Asia. IRRI Discussion Paper Series No. 4 /D. Senadhira (ed.). International Rice Research Institute, Manila, Philippines, 1994: 1-2.
2. Ponnamperna F.N. Evaluation and improvement of lands for wetland rice production. In: Rice and problem soils in South and Southeast Asia. IRRI Discussion Paper Series No. 4 /D. Senadhira (ed.). International Rice Research Institute, Manila, Philippines, 1994: 4-25.
3. Bohnert H.J., Gong Q., Li P., Ma S. Unraveling abiotic stress tolerance mechanisms — getting genomics going. *Curr. Opin. Plant. Biol.*, 2006, 9: 180-188.
4. Hirochika H., Guiderdoni E., An G., Hsing Y., Eun M.Y., Han C.D., Upadhyaya N., Ramachandran S., Zhang Q., Pereira A., Sundaresan V., Leung H. Rice mutant resources for gene discovery. *Plant Mol. Biol.*, 2004, 54: 325-334.
5. Zhang J., Jia W., Yang J., Ismail A.M. Role of ABA in integrating plant responses to drought and salt stresses. *Field Crops Res.*, 2006, 97: 111-119.
6. Singh R.K., Gregorio G.B., Jain R.K. QTL mapping for salinity tolerance in rice. *Physiol. Mol. Biol. Plants.*, 2007, 13: 87-99.
7. Singh R.K., Redoca E.D., Refuerzo L. Varietal improvement for abiotic stress tolerance in crop plants: special reference to salinity in rice. In: Abiotic stress adaptation in plants: physiological, molecular and genomic foundation /A. Pareek, S.K. Sopory, H.J. Bohnert et al. (eds). NY, Springer, 2010: 387-415.
8. Mackill D.J. Breeding for resistance to abiotic stresses in rice: the value of quantitative trait loci. *Proc. Plant breeding. International symposium /K.R. Lamkey, M. Lee (eds).* Blackwell Pub., Ames, IA, 2006: 201-212.
9. Munns R., James R., Lauchli A. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. *J. Exp. Bot.*, 1999, 5: 1025-1043.
10. Pessaraki M., Szabolcs I. Soil salinity and sodicity as particular plant/crop stress factors. In: *Handbook of plant and crop stress /M. Pessaraki (ed.).* NY, Dekker, 2006: 1-16.
11. Obara M., Tamura W., Ebitani T., Yano M., Sato T., Yamaya T. Fine-mapping of qRL6.1, a major QTL for root length of rice seedlings grown under a wide range of NH<sub>4</sub><sup>+</sup> concentrations in hydroponic conditions. *Theor. Appl. Genet.*, 2010, 121: 535-547.
12. Grattan S.R., Zeng L., Shannon M.C., Roberts S.R. Rice is more sensitive to salinity than previously thought. *Cal. Agric.*, 2002, 56: 189-195.
13. Bhumbra D.R., Abrol I.P. Saline and sodic soils. In: *Soils and rice. International Rice Research Institute, Manila, Philippines, 1978: 719-738.*
14. Akbar M., Yabuno T., Nakao S. Breeding for saline resistant varieties of rice. I. Variability for salt tolerance among some rice varieties. *Jpn. J. Breed.*, 1977, 22: 277-284.
15. Walia H., Wilson C., Condamine P., Liu X., Ismail A.M., Zeng L.H., Wanmaker S.I., Mandal J., Xu J., Cui X.P., Close T.J. Comparative transcriptional profiling of two contrasting rice genotypes under salinity stress during the vegetative growth stage. *Plant Physiol.*, 2005, 139: 822-835.
16. Flowers T.J., Yeo A.R. Variability in the resistance of sodium chloride salinity within rice (*Oryza sativa* L.) varieties. *New Phytol.*, 1981, 88: 363-373.
17. Pearson G.A., Bernstein L. Salinity effects at several growth stages of rice. *Agron. J.*, 1959, 51: 654-657.
18. Moradi F., Ismail A.M. Responses of photosynthesis, chlorophyll fluorescence and ROS scavenging system to salt stress during seedling and reproductive stages in rice. *Ann. Bot.*, 2007, 99: 1161-1173.
19. Moradi F., Ismail A.M., Gregorio G.B., Egdane J.A. Salinity tolerance of rice during reproductive development and association with tolerance at the seedling stage. *Ind. J. Plant Physiol.*, 2003, 8: 105-116.
20. Yeo A.R., Yeo M.E., Flowers S.A., Flowers T.J. Screening of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes for physiological characters contributing to salinity resistance, and their relationship to overall performance. *Theor. Appl. Genet.*, 1990, 79: 377-384.
21. Peng S., Ismail A.M. 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, 2004: 83-140.
22. Yeo A.R., Flowers T.J. Varietal differences in the toxicity of sodium ions in rice leaves. *Physiol. Plant.*, 1983, 59: 189-195.
23. Sexcion F.H., Egdane J.A., Ismail A.M., Sese M.L. Morpho-physiological traits associated with tolerans of salinity during seedling stage in rice (*Oryza sativa* L.). *Phillippine Journal of Crop Science*, 2009, 34: 27-37.
24. Гончарова Ю.К., Иванов А.Н. О взаимосвязи между эффективностью работы фотосинтетического аппарата, адаптивностью и стабильностью урожайности у различных сортов риса. *Сельскохозяйственная биология*, 2006, 5: 92-97.
25. McNally K.L., Bruskiewich R., Mackill D., Buell C.R., Leach J.E., Leung H. Sequencing multiple and diverse rice varieties. Connecting whole-genome variation

- with phenotypes. *Plant Physiol.*, 2006, 141: 26-31.
26. Yeo A.R., Flowers T.J. Salinity resistance in rice (*Oryza sativa* L.) and a pyramiding approach to breeding varieties for saline soils. *Aust. J. Plant. Physiol.*, 1986, 13: 161-173.
  27. Garcia A., Rizzo C.A., Uddin J., Bartos S.L., Senadhira D., Flowers T.J., Yeo A.R. 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.*, 1997, 20: 1167-1174.
  28. Garcíadeblas B., Senn M.E., Banelos A., Rodríguez-Navarro A. Sodium transport and *HKT* transporters: the rice model. *Plant J.*, 2003, 34: 788-801.
  29. Horie T., Schroeder J.I. Sodium transporters in plants: diverse genes and physiological functions. *Plant Physiol.*, 2004, 136: 2457-2462.
  30. Horie T., Yoshida K., Nakayama H., Yamada K., Oiki S., Shinmyo A. Two types of HKT transporters with different properties of Na<sup>+</sup> and K<sup>+</sup> transport in *Oriza sativa*. *Plant J.*, 2001, 27: 115-128.
  31. Turan S., Cornish K., Kumar S. Salinity tolerance in plants: breeding and genetic engineering. *Australian Journal Crop Science AJCS*, 2012, 6(9): 1337-1348.
  32. Yao M.Z., Wang J.F., Chen H.Y., Zhai H.Q., Zhang H.S. Inheritance and QTL mapping of salt tolerance in rice. *Rice Sci.*, 2005, 12: 25-32.
  33. Chinnusamy V., Jagendorf A., Jian-Kang Z. Understanding and improving salt tolerance in plants. *Crop Sci.*, 2005, 45: 437-448.
  34. Zhang X., Wang L., Meng H., Wen H., Fan Y., Zhao J. Maize *ABP9* enhances tolerance to multiple stresses in transgenic *Arabidopsis* by modulating ABA signaling and cellular levels of reactive oxygen species. *Plant. Mol. Biol.*, 2011, 75: 365-378.
  35. Wang Z., Wang J., Bao Y., Wu Y., Zhang H. Quantitative trait loci controlling rice seed germination under salt stress. *Euphytica*, 2011, 178: 297-307.
  36. Rodríguez-Navarro A., Rubio F. High-affinity potassium and sodium transport systems in plants. *J. Exp. Bot.*, 2006, 57: 1149-1160.
  37. Yeo A.R., Flowers S.A., Rao G., Welfare K., Senanayake N., Flowers T.J. Silicon reduces sodium uptake in rice (*Oryza sativa* L.) in saline conditions and this is accounted for by a reduction in the transpirational bypass flow. *Plant Cell Environ.*, 1999, 22: 559-565.
  38. Akita S., Cabuslay G.S. Physiological basis of differential response to salinity in rice cultivars. *Plant Soil*, 1990, 123: 277-294.
  39. Flowers T.J., Duque E., Hajibagheri M., McGonigle T.P., Yeo A.R. The effect of salinity on the ultrastructure and net photosynthesis of two varieties of rice: further evidence for a cellular component of salt resistance. *New Phytol.*, 1985, 100: 37-43.
  40. Senadheera P., Singh R.K., Frans J.M. Differentially expressed membrane transporters in rice roots may contribute to cultivar dependent salt tolerance. *J. Exp. Bot.*, 2009 July, 60(9): 2553-2563.
  41. Schroeder J.I., Ward J.M., Gassmann W. Perspectives on the physiology and structure of inward-rectifying K<sup>+</sup> channels in higher plants: biophysical implications for K<sup>+</sup> uptake. *Annu. Rev. Biophys. Biomol. Struct.*, 1994, 23: 441-471.
  42. Amtmann A., Sanders D. Mechanisms of Na<sup>+</sup> uptake by plant cells. *Adv. Bot. Res.*, 1999, 29: 75-112.
  43. Demidchik V., Tester M. Sodium fluxes through nonselective cation channels in the plasma membrane of protoplasts from *Arabidopsis* roots. *Plant Physiol.*, 2002, 128: 379-387.
  44. Davenport R.J., Tester M. A weakly voltage-dependant, nonselective cation channel mediates toxic sodium influx in wheat. *Plant Physiol.*, 2000, 122: 823-834.
  45. Edwards J.D., Janda J., Sweeney M.T., Gaikwad A.B., Liu B., Leung H., Galbraith D.W. Development and evaluation of a high-throughput, low-cost genotyping platform based on oligonucleotide microarrays in rice. *Plant Methods*, 2008, 4: 13.
  46. Rengel Z. The role of calcium in salt toxicity. *Plant Cell Environ.*, 1992, 15: 625-632.
  47. Maathuis F.J.M., Filatov V., Herzyk P., Krijger G.C., Axelsen K.B., Chen S., Green B.J., Li Y., Madagan K.L., Sánchez-Fernández R., Forde B.G., Palmgren M.G., Rea P.A., Williams L.E., Sanders D., Amtmann A. Transcriptome analysis of root transporters reveals participation of multiple gene families in the response to cation stress. *Plant J.*, 2003, 35: 675-692.
  48. Rubio F., Gassmann W., Schroeder J.I. Sodium-driven potassium uptake by the plant potassium transporter HKT1 and mutations conferring salt tolerance. *Science*, 1995, 270: 1660-1663.
  49. Laurie S., Feeney K., Maathuis F. J.M., Heard P.J., Brown S.J., Leigh R.A. A role for HKT1 in sodium uptake by wheat roots. *Plant J.*, 2002, 32: 139-149.
  50. Uozumi N., Kim E.J., Rubio F., Yamaguchi T., Muto S., Tsuboi A., Bakker E.P., Nakamura T., Schroeder J.I. The *Arabidopsis* HKT1 gene homolog mediates inward Na<sup>+</sup> currents in *Xenopus laevis* oocytes and Na<sup>+</sup> uptake in *Saccharomyces cerevisiae*. *Plant Physiol.*, 2000, 122: 1249-1259.
  51. Gollidack D., Su H., Quigley F., Kamasani U.R., Munoz-Garay C., Balderas E., Popova O.V., Bennett J., Bohnert H.J., Pantoja O. Characterization of



- a HKT-type transporter in rice as a general alkali cation transporter. *Plant J.*, 2002, 31: 529-542.
52. Carden D.E., Walker D.J., Flowers T.J., Miller A.J. Single-cell measurements of the contribution of cytosolic Na<sup>+</sup> and K<sup>+</sup> to salt tolerance. *Plant Physiol.*, 2003, 131: 676-683.
  53. 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. A rice quantitative trait locus for salt tolerance encodes a sodium transporter. *Nat. Genet.*, 2005, 37: 1141-1146.
  54. Seki M., Okamoto M., Matsui A., Kim J.-M., Kurihara Y., Ishida J., Morosawa T., Kawashima M., Kim T.T., Shinozaki K. Microarray analysis for studying the abiotic stress responses in plants. In: *Molecular techniques in crop improvement / S.M. Jain, D.S. Brar (eds.)*. Springer, 2009: 333-355.
  55. Berthomieu P., Conejero G., Nublait A., Brackenbury W.J., Lambert C., Savio C., Uozumi N., Oiki S., Yamada K., Cellier F., Gosti F., Simonneau T., Essah P.A., Tester M., Véry A.A., Sentenac H., Casse F. Functional analysis of AtHKT1 in Arabidopsis shows that Na<sup>+</sup> recirculation by the phloem is crucial for salt tolerance. *EMBO J.*, 2003, 22: 2004-2014.
  56. Dionisio-Sese M.L., Tobita S. Effects of salinity on sodium content and photosynthetic responses of rice seedlings differing in salt tolerance. *J. Plant Physiol.*, 2000, 157: 54-58.
  57. Zheng L., Shannon M.C., Lesch S.M. Timing of salinity stress affecting rice growth and yield components. *Agric. Water Manag.*, 2001, 48: 191-206.
  58. 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. A rice quantitative trait locus for salt tolerance encodes a sodium transporter. *Nat. Genet.*, 2005, 37: 1141-1146.
  59. Thomson M.J., Ocampo M., Egdane J., Rahman M.A., Sajise A.G., Adorada D.L., Tumimbang-Raiz E., Blumwald E., Seraj Z.I., Singh R.K., Gregorio G.B., Ismail A.M. Characterizing the saltol quantitative trait locus for salinity tolerance in rice. *Rice*, 2010, 3: 148-160.
  60. Rus A., Yokoi S., Sharkhuu A., Reddy M., Lee B.-H., Matsumoto T.K., Koiwa H., Zhu J.-K., Bressan R.A., Hasegawa P.M. *AtHKT1* is a salt tolerance determinant that controls Na<sup>+</sup> entry into plant roots. *PNAS USA*, 2001, 98: 14150-14155.
  61. Ismail M., Heuer S., Thomson M.J., Wissuwa M. Genetic and genomic approaches to develop rice germplasm for problem soils. *Plant. Mol. Biol.*, 2007, 65(4): 547-570.
  62. Singhl R.K., Glenn B., Gregoriol K., Jain R.K. QTL mapping for salinity tolerance in rice. *Physiol. Mol. Biol. Plant.*, 2007, 13: 87-99.
  63. Харитонов Е.М., Гончарова Ю.К. Показатели продуктивности у сортов риса отечественной селекции при повышенных температурах в связи с проблемой глобального изменения климата. *Сельскохозяйственная биология*, 2009, 1: 16-20.

ГНУ Всероссийский НИИ риса Россельхозакадемии,  
350921 г. Краснодар, пос. Белозерный,  
e-mail: sergontchar@mail.ru

Поступила в редакцию  
22 октября 2012 года

## ON GENETIC AND PHYSIOLOGICAL MECHANISMS OF SALT RESISTANCE IN RICE *Oryza sativa* L. (review)

*E.M. Kharitonov, Yu.K. Goncharova*

### S u m m a r y

The data are summarized on physiological, morphological and phenological traits contributing to salt resistance in *Oryza sativa* L. At seedling phase, the salt resistance is realized through an excretion of excess amount of salts, or due to their low consumption, or because of concentration of harmful ions in cell compartments, or by changes in stomata functions and regulation of antioxidant systems, as well as by an active growth which allows to decrease salt content in plant tissues. In the resistant genotypes, at the reproductive phase a trend occurs for restriction of salt flow to leaves, next to panicle, flag leaf particularly, and to a panicle itself. Of 12 genes used in plant transgenesis to increase the salt resistance, 4 genes can also increase both cold resistance and drought resistance, and 2 ones increase a resistance to all abiotic stressors, and 6 genes enable the drought and cold resistance. So, under selection for salt resistance, a gene complex is created simultaneously which provides for general increasing an adaptive ability in addition to resistance to specific stress factor.

### Новые книги

К а л ю ж н ы й С.В. **Словарь нанотехнологических и связанных с нанотехнологиями терминов**. М.: изд-во Физматлит, 2010, 528 с.

Представлены основные понятия и определения. Основу словаря составили тер-

мины из проектов, представленных на экспертизу в ГК «Роснано» (2007-2010). Кроме того, словарь содержит ряд терминов, полезных для понимания природы процессов, происходящих в наномасштабе. Для широкого круга специалистов.