

# Генетический контроль признаков, связанных с усвоением фосфора у сортов риса (*Oryza sativa* L.)

Ю.К. Гончарова, Е.М. Харитонов

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение Всероссийский научно-исследовательский институт риса, Краснодар, пос. Белозерный, Россия

Цель данного исследования – выявление генетического материала, характеризующегося высокой скоростью роста и максимальными размерами корневой системы; изучение полиморфизма российских и зарубежных сортов риса по маркерам, связанным с генами, определяющими эффективное использование фосфора; установление возможности использования перечисленных в статье SSR маркеров (Simple Sequence Repeats – простые повторяющиеся последовательности) для интрогрессии локализованных ранее генов и разделение образцов-доноров, выявляемых в российской генплазме, на группы с высокой вероятностью формирования устойчивости за счет различных генетических механизмов. Обсуждаются признаки, определяющие интенсивность поглощения фосфора сортами риса, и их наследование. Изучен полиморфизм 72 образцов риса российской и зарубежной селекции по скорости формирования корневой системы и ее размерам при созревании. Максимальная скорость формирования корневой системы характерна для сортов: Лиман, Арборио, Дальневосточный, Selenio, Oceano, Атлант, Musa, Фонтан, Cerere, Шарм, Серпантин, Ханкайский 52, Лидер, Боярин, Дружный. Российские образцы характеризовались более высокой скоростью роста по сравнению с итальянскими. В фазу созревания масса корня у сортов риса варьировала от 1,5 до 4,5 г, максимальной массой корня характеризовались сорта: Карнизе, Рапан, Ониск, Г-57; длина корня у сортов риса варьировала от 17 до 26 см. Максимальные значения отмечены у сортов: Д 25-2, Г 75-5, Рыжик, Г-52, Крепыш, Снежинка. Полиморфизм российских и зарубежных сортов по всем изучаемым SSR локусам, связанным с генами, определяющими усвоение фосфора, показал наличие возможности проведения маркерной селекции в отношении этого признака в изученной генплазме. Максимальное число аллелей отмечено при использовании маркера RM 247, расположенного на хромосоме 12.

Ключевые слова: рис; оценка селекционного материала; генетика; эффективность использования фосфора; полиморфизм; SSR маркеры; корневая система.

## КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ?

Гончарова Ю.К., Харитонов Е.М. Генетический контроль признаков, связанных с усвоением фосфора у сортов риса (*Oryza sativa* L.). Вавиловский журнал генетики и селекции. 2015;19(2):197-204.

## HOW TO CITE THIS ARTICLE?

Goncharova J.K., Kharitonov E.M. Genetic control of traits determining phosphorus uptake by rice varieties (*Oryza sativa* L.). Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektzii – Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2015;19(2):197-204.

УДК 633.181:575.2:631.523  
Поступила в редакцию 15.12.2014 г.  
Принята к публикации 09.02.2015 г.  
© АВТОРЫ, 2015

## Genetic control of traits determining phosphorus uptake by rice varieties (*Oryza sativa* L.)

J.K. Goncharova, E.M. Kharitonov

All-Russia Rice Research Institute, Krasnodar, Belozernyi settlement, Russia

The objectives of this research are: (1) to find genetic material associated with high growth rate and maximum size of root system, (2) to study polymorphism of rice varieties for markers connected with genes defining effective utilization of phosphorus, (3) to estimate the possibility of using listed SSR markers for introgression of previously mapped genes, and (4) to classify donor accessions found in the Russian gene pool into groups according to the probability of stability formation by various genetic mechanisms. Traits determining the rate of phosphorus uptake by rice varieties and their inheritance are discussed. Polymorphism of 72 accessions of Russian and foreign breeding by the rate of the formation of the root system and its size at maturity is considered. The highest rates of root system formation are found in varieties Liman, Arborio, Dalnevostochnyi, Selenio, Oceano, Atlant, Musa, Fontan, Cerere, Sharm, Serpentine, Khankaiskii 52, Leader, Boyarin, and Druzhnyi. Russian varieties outperform Italian ones in growth rate. Root weights at the maturation stage varied from 1,5 to 4,5 grams. Varieties Carnise, Rapan, Onix and G-57 display the greatest root weights at the maturation stage. Root lengths at the maturation stage varied from 17 to 26 cm. Varieties D 25-2, G 75-5, Ryzhik, G-52, Krepys, and Snezhinka had the maximum values. Study of polymorphism of Russian and foreign varieties on the markers associated with the genes determining uptake of phosphorus has revealed polymorphism for all markers; thus, marker-assisted selection can be applied to them in breeding for this trait. The maximum number of alleles is noted for the RM 247 marker, located on chromosome 12.

Key words: rice; estimation of breeding material; genetics; efficiency of phosphorus uptake; polymorphism; SSR markers; root.

Наиболее значительные успехи в изучении генетики эффективности минерального питания сделаны в направлении исследования фосфорного обмена. Фосфор (P) – самый важный неорганический элемент питания растений после азота и одно из наименее доступных питательных веществ из-за его тенденции находиться в почве в связанном состоянии. Приблизительно 5,7 млрд га почв во всем мире содержат недостаточное количество доступного для растений фосфора (Batjes, 1997) и почти 50 % почв, занятых под рисом, в настоящее время обеднены по его содержанию. Этот дефицит может быть ликвидирован применением удобрений, которые фермеры часто не вносят вследствие их высокой цены. Кроме того, природные фосфаты горных пород, относительно легко доступные растениям, представляют ресурс, который может быть исчерпан к концу 21 столетия (Runge-Metzger, 1995). Поэтому получение сортов культурных растений, способных к лучшему поглощению имеющегося в почвах связанного фосфора, формированию высоких урожаев при внесении невысоких доз фосфорных удобрений и более эффективному использованию поглощенного фосфора имеет первостепенную важность. Установлены генотипические различия у образцов риса по способности усваивать фосфор в условиях его дефицита (Fageria, Baligar, 1997; Kirk et al., 1998). Сравнение генотипов риса показало 20-кратное различие в эффективности усвоения фосфора между крайними типами (Wissuwa, Ae, 2001; Peng, Ismail, 2004). Все высокоэффективные генотипы – это стародавние сорта или эндемичные образцы. Современные высокоурожайные сорта недостаточно адаптированы к дефициту фосфора.

Дефицит фосфора может существенно затронуть рост и развитие риса. Растения, выращенные на почвах с дефицитом фосфора, – чахлые, с темно-зелеными листьями, подавленным развитием корневой системы и сниженным кущением (Doberman, Fairhurst, 2000). Задерживается созревание, повышается пустозерность, снижается качество зерна. Механизмы приспособления растений к низкому содержанию фосфора могут быть связаны с увеличением корневой системы, интенсификацией поглощения и внутренней эффективностью его использования. Под внутренней эффективностью в данном случае имеется в виду перераспределение поступающего фосфора между генеративными и вегетативными органами, между листьями одного или разных побегов и т. д.

Главным образом, вариабельность по признаку среди 30 генотипов риса объяснялась различиями в росте корневой системы, которая увеличивала площадь питания растений. Вариабельность по устойчивости к недостатку фосфора у риса в большей мере связана с различиями генотипов по способности его поглощать, в то время как изменение внутренней эффективности его использования было незначительно (Wissuwa, Ae, 2001). При дефиците фосфора больше ассимилятов растения перераспределяют к корням, замедляя развитие побегов. Серьезный дефицит его также уменьшает рост корня (Wissuwa, 2005; Wissuwa et al., 2005). Эффективный способ увеличения площади поверхности корневой системы состоит в увеличении длины и количества корней, а также количества корневых волосков. Несколько мутаций, затрагивающих их

развитие, были локализованы у арабидопсиса. Гомологи некоторых из генов, отвечающих за развитие корневых волосков, были идентифицированы в геноме риса (Hammond et al., 2004). Являются ли эти гены дифференцирующими генотипы риса на устойчивые и неустойчивые, до сих пор не определено. Модификации архитектоники корневой системы в почве, связанные с устойчивостью к недостатку фосфора, были идентифицированы у белого люпина и других бобовых растений, но не были известны у риса (Lambers et al., 2006). У бобовых поглощающая способность корня была ключевой адаптивной особенностью при дефиците фосфора (Shane, Lambers, 2005). Роль этого механизма в повышении устойчивости риса к недостатку элемента не показана. Значительные различия по длине корней не всегда обеспечивают различия в эффективности поглощения фосфора (Wissuwa, 2003). Поэтому необходимо рассматривать все взаимосвязанные факторы, управляющие процессами адаптации к недостатку фосфора. Факторы, вовлеченные в эффективную ремобилизацию и перемещение фосфора в пределах растения, и регулирование этих процессов на уровне генома слабо изучены (Misson et al., 2005; Morcuende et al., 2007). Большая часть фосфора в почве может присутствовать в органической форме, но эти органические комплексы должны быть переведены в доступную форму фосфатазами. У пшеницы генотипические различия в эффективности использования фосфора были связаны с различиями в активности фосфатаз (Marschner et al., 2006; Radersma, Grierson, 2004). Генотипические различия по данному признаку у риса не были обнаружены (Wissuwa, 2005). Фитиновая кислота (вещество, способствующее переводу связанного фосфора в доступный растением) часто представляет собой существенную органическую фракцию в почвах, но корни растений образуют ее мало, тогда как микроорганизмы могут выделять ее в значительных количествах, поэтому свойство корней поддерживать выгодные микробные сообщества может являться дополнительным адаптивным механизмом (Richardson et al., 2001). Большинство растений, включая рис, способны к вступлению в симбиотические ассоциации с микоризными грибами. Это взаимодействие генетически обусловлено (Guimil et al., 2005). Однако в случае сорта Nirponbare стерилизация почвы не уменьшала различия в эффективности поглощения фосфора (Wissuwa, 2005). Биосинтез и выделение ризосферой органических кислот, повышающих доступность элементов, оказывали положительные эффекты на толерантность генотипов к дефициту цинка и фосфора у пшеницы и ячменя (Rengel et al., 1998; Suzuki et al., 2006). Перспективы улучшения сортов риса состоят в том, чтобы идентифицировать генетические детерминанты толерантности к дефициту фосфора и перенести их в высокоурожайные сорта с использованием молекулярных маркеров для контроля включения этих детерминант в создаваемые генотипы.

До сих пор, несмотря широкую генетическую изменчивость по данному признаку, прогресс в создании высокоурожайных, эффективно использующих фосфор сортов риса невелик. Обнадеживающее открытие состоит в том, что наследование признаков, связанных с устойчивостью к дефициту фосфора, в значительной степени определяется

двумя независимыми локусами с количественным эффектом (QTL) (Ni et al., 1998). Основной локус, названный *Pup1* и фланкируемый маркерами RM 235 и RM 247, локализовали в хромосоме 12, расстояние между маркерами – 0,2 сМ. С использованием фланкирующих маркеров ген *Pup1* был идентифицирован и у других сортов: Дулар, IAC 47, IAC 25, AUS 257, Vary Lava 701. Кластеризация 80 сортов, несущих различные аллельные варианты гена *Pup1*, показала, что устойчивый аллель идентифицировали у сортов, адаптированных к засухе. Он практически не встречался у сортов, культивируемых при орошении. Выделенные сорта-доноры характеризовались более длинной и разветвленной корневой системой по сравнению с другими генотипами, что подтверждает необходимость селекции на признак при создании генотипов, устойчивых к дефициту фосфора. С использованием маркеров была проведена успешная интрогрессия гена *Pup1* в ряд неустойчивых к данному стрессу сортов: IR 64, IR 74, Dodokah, Batur, Sity Bagendit (Xu et al., 2008; Pariasca-Tanaka et al., 2009). Ген *Pup1* определяет почти 80 % фенотипических различий в популяции (Wissuwa et al., 2002). Кроме того, в хромосоме 6 выявлен локус с менее значительным эффектом. QTL на хромосоме 6 определял 25–34 % фенотипических различий по признаку (Ni et al., 1998). Однако изучение влияния данного локуса в полевых условиях показало менее значительный эффект (Wissuwa et al., 2005). Несколько минорных локусов были нанесены на генетические карты других хромосом (Nguyen et al., 2003; Su et al., 2006; Zhang et al., 2006). Некоторые из этих QTL колокализованы с генами-кандидатами устойчивости к дефициту фосфора, выявленными ранее.

В другой маркированной популяции (Kasalath/Gimbozu) QTL, вызывающий удлинение корня при дефиците фосфора, также был локализован в хромосоме 6 (Shimizu et al., 2004). Позднее было выявлено еще несколько локусов, участвующих в процессе усвоения фосфора, на хромосомах 1, 2, 5 и 9 (Nguyen, Vui, 2006). Как правило, гены, определяющие адаптивность, располагаются кластерами, но в случае с геном *Pup1* на хромосоме 12 других генов, связанных с признаком, в этом районе не найдено. Была отмечена одна особенность: положительный эффект гена *Pup1* более явен, когда дефицит фосфора совпадает с водным дефицитом.

Расстояние между другими маркерами, фланкирующими локализованные гены, определяющие устойчивость к недостатку фосфора, не превышало 12,9 сМ, что также позволяет применять их в практике, так как при использовании двух маркеров для контроля включения аллеля достоверность исследования повышается, поскольку вероятность двойного кроссинговера значительно ниже. Так, с помощью двух фланкирующих маркеров с расстоянием между ними 10 сМ можно идентифицировать ген с вероятностью 98,8 %, что соответствует принятым нормам (Ye, Smith, 2010). В более поздних работах на различных популяциях показана эффективность использования выделенных маркеров для интрогрессии признака (Chin et al., 2011).

Цель работы – выявление материала с высокой скоростью роста проростков и размерами корневой системы, обеспечивающими более эффективное поглощение

элементов питания; исследование полиморфизма отечественных сортов и доноров по признаку по маркерам, связанным с генами, определяющими эффективное использование фосфора; установление возможности использования в работе SSR маркеров (Simple Sequence Repeats – простые повторяющиеся последовательности) для интрогрессии локализованных ранее генов; кластеризация доноров, выявляемых в российской генплазме, на группы с формированием устойчивости за счет различных механизмов.

## Материалы и методы

Скорость формирования корневой системы изучали у семидневных проростков риса, выращенных в чашках Петри (в камере искусственного климата) при температуре 28 °С. Повторность опыта двукратная, выборка – 40 растений на вариант опыта. Изучение варибельности признаков «длина корня» и «масса корня» у образцов риса различного происхождения в фазу созревания (при уборке) проводили в лизиметрических опытах на двух фонах минерального питания –  $N_{120}P_{60}K_{60}$  (низкий) и  $N_{240}P_{120}K_{120}$  (оптимальный). Маркирование сортов риса проводили с использованием следующих SSR маркеров: RM 13, RM 19, RM 20, RM 247, RM 261, RM 309, RM 322 (Wissuwa et al., 2002; Nguyen et al., 2003; Su et al., 2006; Zhang et al., 2006; Chin et al., 2011). При молекулярном маркировании использовали сорта: Ханкайский, Садко, Приморский, Лиман, Гарант, Павловский, Рапан, Новатор, Серпантин, Боярин, Регул, Янтарь, Жемчуг, Лидер, Хазар, Аметист, Нарцисс, Дружный, Спринт, Виола, Дальневосточный, Фонтан, Касун, Юпитер, Атлант, Курчанка, Факел, Снежинка, Шарм, Анаит, Флагман, Изумруд, IR 66, NSIC RC 158, IR 68897 В. Последние три сорта получены из Международного научно-исследовательского института риса (Филиппины). Они высокоурожайные, имеют характерные признаки подвида *indica* и содержание амилозы более 22 %. Образец IR 68897В несет гены восстановления фертильности для цитоплазматической мужской стерильности типа «WA».

ДНК риса выделяли из этиолированных проростков и листьев с помощью СТАВ-метода в различных модификациях. Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) и визуализацию продуктов амплификации проводили по методике, описанной в литературе (Shimizu et al., 2004; Гончарова, 2013). Параметры ПЦР, использованные в данном эксперименте: 5 мин при 94 °С – начальная денатурация, следующие 35 циклов: 1 мин – денатурация при 94 °С, 1 мин – отжиг праймеров при 55 °С, 2 мин – синтез при 72 °С, последний его цикл – 7 мин при 72 °С. Смесь для ПЦР в общем объеме 10 мкл включала: 20 нг ДНК, по 0,2 мМ дезоксинуклеотидтрифосфатов (dNTPs), по 0,5 мкМ каждого праймера, 1,5 ед. Таq-полимеразы. Продукты амплификации разделяли электрофорезом в полиакриламидном геле при напряжении 100 W. Статистическую обработку данных проводили в программе Statistica 6.0.

## Результаты

Изучили 72 образца риса российской и зарубежной селекции по скорости формирования корневой системы и ее размерам при созревании. Российские образцы характе-

**Таблица 1.** Длина корневой системы у проростков риса

Сорт	Длина корня, см (среднее значение)	Стандартная ошибка, см	Доверительный интервал, см	
			-95,00 %	+95,00 %
Лиман	11,00	2,26	6,49	15,51
Arborio	10,35	1,60	7,16	13,54
Дальневосточный	7,90	1,60	4,71	11,09
Selenium	7,50	2,26	2,99	12,01
Oceano	7,30	1,60	4,11	10,49
Атлант	7,25	1,60	4,06	10,44
Musa	7,20	2,26	2,69	11,71
Фонтан	7,00	2,26	2,49	11,51
Cerege	6,50	1,60	3,31	9,69
Шарм	6,33	1,13	4,07	8,58
Серпантин	6,30	1,60	3,11	9,49
Ханкайский 52	6,25	1,60	3,06	9,44
Лидер	6,15	1,60	2,96	9,34
Боярин	6,00	1,60	2,81	9,19
Дружный	6,00	2,26	1,49	10,51
Победа 65	6,00	1,60	2,81	9,19
Кумир	6,00	1,60	2,81	9,19
Гамма	5,50	1,60	2,31	8,69
Визит	5,40	1,60	2,21	8,59
Факел	5,25	1,60	2,06	8,44
Нарцисс	5,05	1,60	1,86	8,24
Ивушка	5,00	2,26	0,49	9,51
Кураж	5,00	1,60	1,81	8,19
Ogione	5,00	1,60	1,81	8,19
Южный	4,90	1,30	2,30	7,50
Спринт	4,75	1,60	1,56	7,94
Apollo	4,57	1,30	1,96	7,17
Виола	4,50	1,60	1,31	7,69
Снежинка	4,50	1,60	1,31	7,69
Привольный 4	4,33	1,30	1,73	6,94
Жемчуг	4,25	1,60	1,06	7,44
Приморский	4,00	2,26	0,51	8,51
Гарант	4,00	1,60	0,81	7,19
Рапан( ст)	4,00	1,60	0,81	7,19

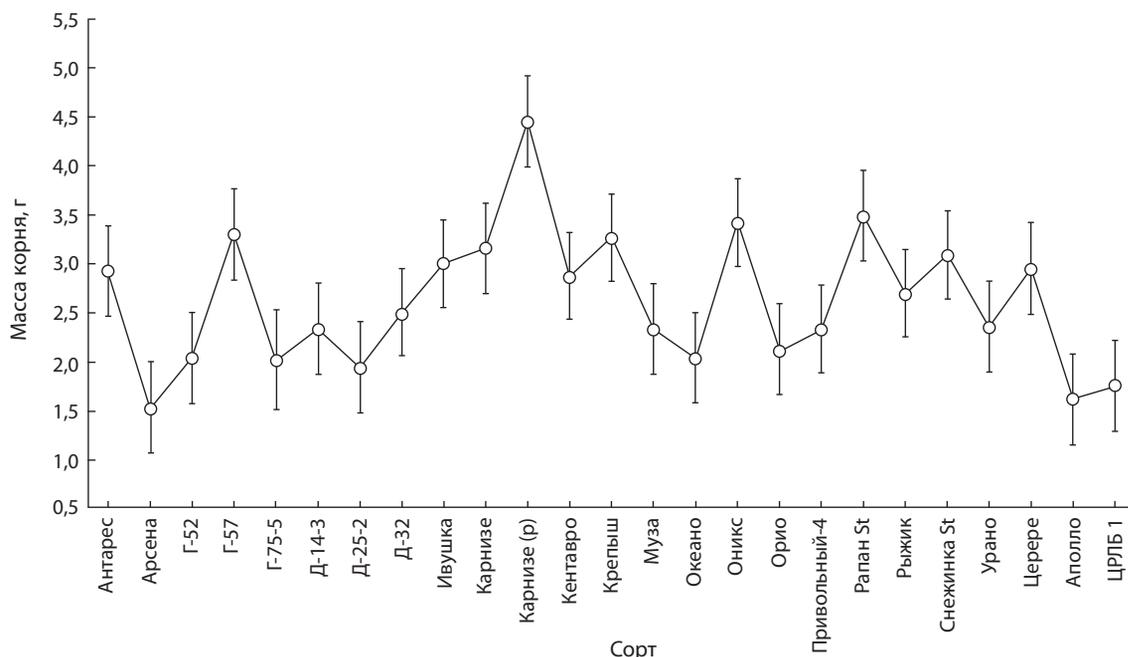
ризовались более высокой скоростью роста по сравнению с итальянскими. Максимальная скорость формирования корневой системы характерна для сортов: Лиман, Arborio, Дальневосточный, Selenium, Oceano, Атлант, Musa, Фонтан, Cerege, Шарм, Серпантин, Ханкайский 52, Лидер, Боярин, Дружный (табл. 1). Масса корня в фазу созревания (при уборке) на низком фоне минерального питания ( $N_{120}P_{60}K_{60}$ ) у сортов риса варьировала от 1,5 до 4,5 г.

Максимальной массой корня в фазу созревания характеризовались сорта: Карнизе, Рапан, Оникс, Г-57 (рис. 1).

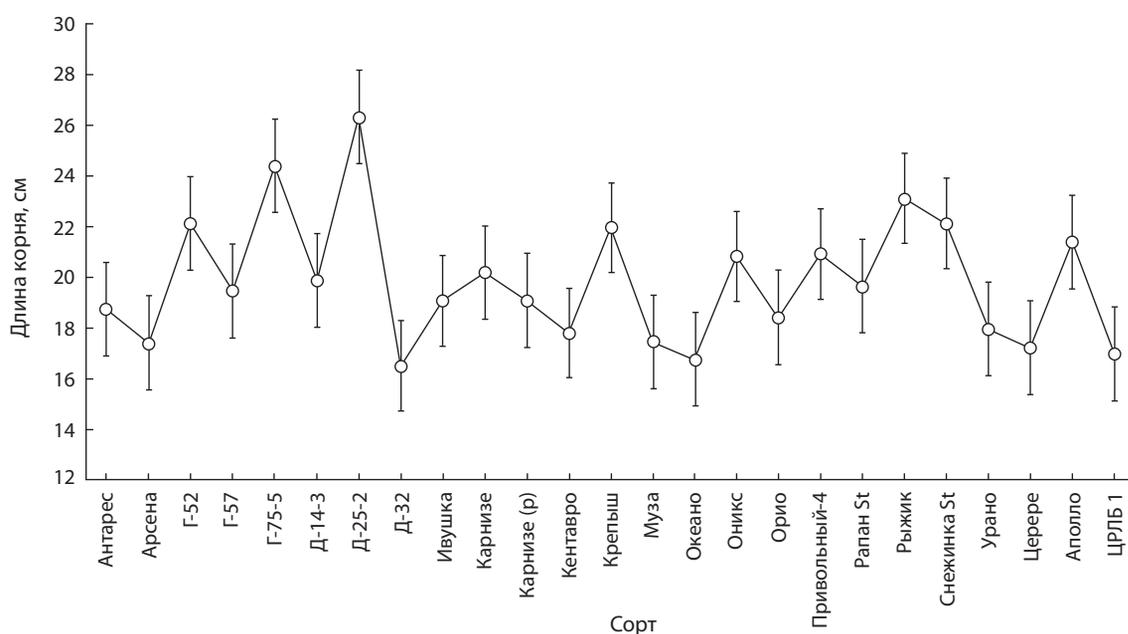
Длина корня в фазу созревания у сортов риса варьировала от 17 до 26 см.

Максимальные значения отмечены у сортов: Д25-2, Г 75-5, Рыжик, Г-52, Крепыш, Снежинка (рис. 2).

Изучение полиморфизма российских и зарубежных сортов по маркерам, сцепленным с генами, определяющими эффективное использование фосфора, показало



**Рис. 1.** Масса корня в фазу созревания у сортов риса на низком фоне минерального питания ( $N_{120}P_{60}K_{60}$ ). Критерий Фишера  $F(24, 1961) = 8,6045; p = 0,0000$ . Вертикальные полосы показывают 0,95 %-й доверительный интервал.



**Рис. 2.** Длина корня в фазу созревания у сортов риса на низком фоне минерального питания ( $N_{120}P_{60}K_{60}$ ). Критерий Фишера  $F(24, 1969) = 7,2523; p = 0,0000$ . Вертикальные линии показывают 0,95 %-й доверительный интервал.

наличие полиморфизма по всем изучаемым маркерам, что позволяет использовать их для маркерной селекции на признак. Максимальное число аллелей отмечено при использовании маркера RM 247, расположенного на хромосоме 12 (табл. 2, 3, рис. 3).

По маркеру RM 322 все российские сорта, за исключением сортов Янтарь, Дальневосточный, Анаит, мономорфны. Маркер RM13 выявлял 3 аллеля, аллели с большей молекулярной массой, чем у большинства сортов,

несли: Павловский, Боярин, Регул, Янтарь, Дружный, Касун. Маркер RM 261 выявлял 2 аллеля, аллель с большей молекулярной массой несли три сорта: Садко, Новатор и Регул.

### Обсуждение

Высокая скорость роста дает образцам преимущества при недостатке фосфорного питания, так как быстро формирующаяся корневая система обеспечивает более

**Таблица 2.** Полиморфизм российских и зарубежных сортов по маркерам, связанным с генами, определяющими эффективное использование фосфора

SSR маркеры	Температура плавления, °С*	Размер продукта, п.н.*	Хромосома*	Наличие полиморфизма
RM 322	55	112	2	Полиморфен, 2 аллеля
RM 13	55	141	5	Полиморфен, 3 аллеля
RM 247	55	131	12	Полиморфен, 6 аллелей
RM 261	55	125	5	Полиморфен, 2 аллеля
RM 19	55	226	12	Полиморфен, 4 аллеля (у зарубежных сортов)
RM 309	55	169	12	Полиморфен, 3 аллеля
RM 20	55	140	12	Полиморфен, 3 аллеля (4 у зарубежных сортов)

\* Информация об ориентировочном размере ПЦР-продуктов и рекомендуемой температуре плавления доступна на сайте [www.gramene.org](http://www.gramene.org).

**Таблица 3.** Полиморфизм российских сортов по маркерам, связанным с генами, определяющими эффективное использование фосфора

Маркеры	Сорта																
	Ханкайский	Садко	Приморский	Лиман	Гарант	Павловский	Рапан	Новатор	Серпантин	Боярин	Регул	Янтарь	Жемчуг	Лидер	Хазар	Аметист	
RM 247	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	
RM 20	a	a	a	a	a	c	a	a	a	b	c	a	a	a	b	b	
RM 261	a	b	a	a	a	a	a	b	a	a	b	a	a	a	a	a	
RM 13	a	a	a	a	a	b	a	a	a	b	c	b	a	a	a	a	
RM 322	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	b	a	a	a	a	
RM 19	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	
RM 309	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	

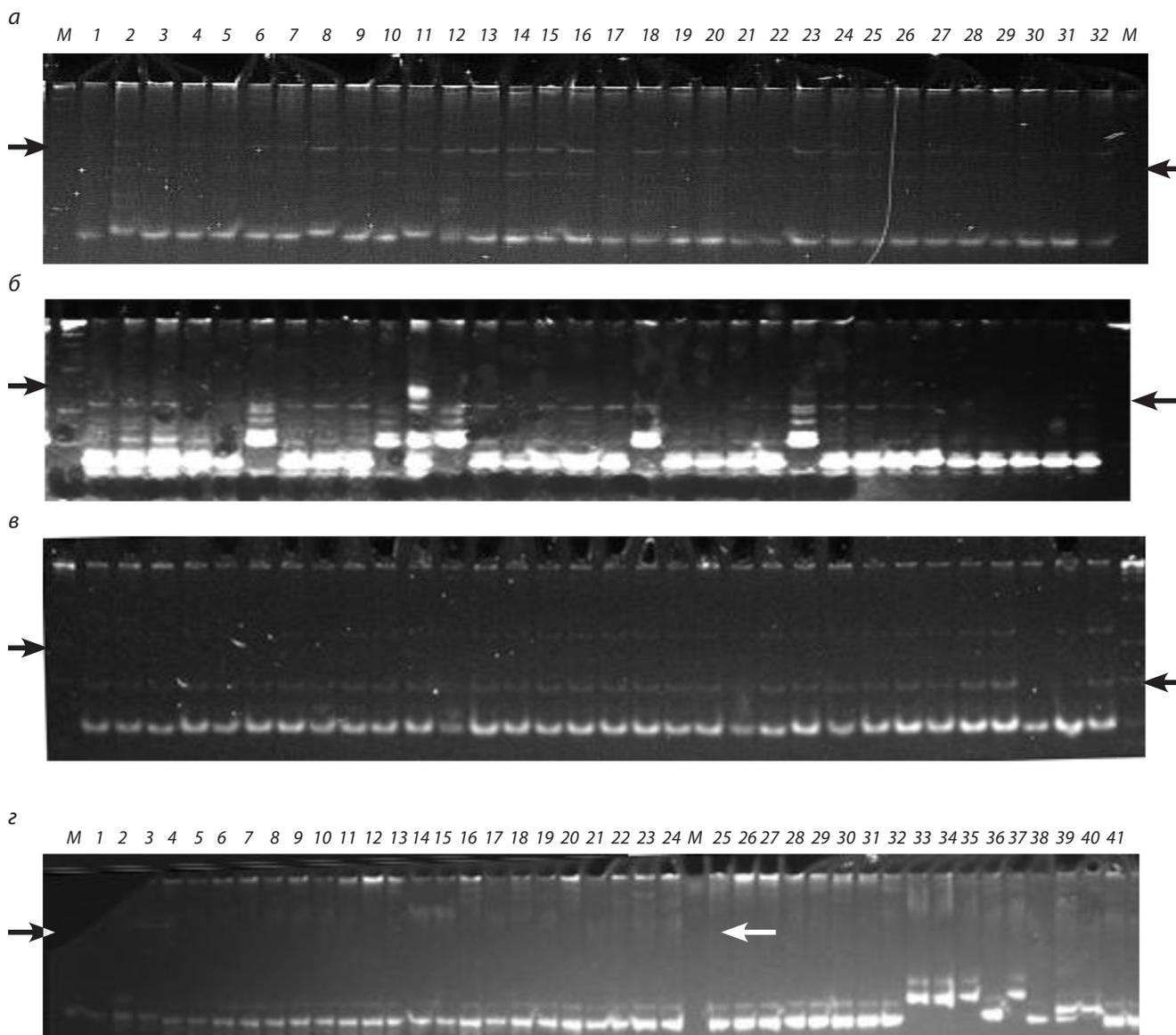
Маркеры	Сорта																
	Нарцисс	Дружный	Спринт	Виола	Дальне-восточный	Фонтан	Касун	Юпитер	Атлант	Курчанка	Факел	Снежинка	Шари	Анаит	Флагман	Изумруд	
RM 247	d	d	d	d	d	d	d	f	b	d	b	d	b	d	b	d	
RM 20	b	c	c	b	b	c	b	b	a	c	d	d	d	d	d	a	
RM 261	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	
RM 13	a	b	a	a	a	a	b	a	a	a	a	a	a	a	a	a	
RM 322	a	a	a	a	b	a	a	a	a	a	a	a	a	b	b	a	
RM 19	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	
RM 309	a	a	a	b	a	a	a	a	a	a	c	b	a	a	a	a	

a-f – аллели.

сбалансированное питание проростку за счет увеличения площади, с которой происходит поглощение. По литературным данным, эффективность поглощения фосфора у риса в основном определяется размерами корневой системы (Wissuwa, 2005; Wissuwa et al., 2005; Гончарова, 2010; Харитонов, Гончарова, 2011). В связи с этим при поиске источников по признаку особое внимание уделялось изучению именно этого показателя как на организменном, так и на молекулярном уровнях.

Хотя есть маркеры, перспективность применения которых в MAS (Marker Assistant Selection – селекция

с использованием маркеров) доказана, и есть доноры устойчивости, большинство известных доноров, помимо целевого гена, обладают рядом качеств, которые затрудняют их использование в селекции: позднеспелость, высокорослость, фоточувствительность, низкая урожайность, отсутствие адаптированности к местным условиям среды (Goncharova, 2011; Гончарова и др., 2010a). В связи с этим на первом этапе работы необходимо было проверить, нет ли подходящих доноров среди российских сортов. Большинство устойчивых генотипов риса превосходят коллекционные образцы только по одному или несколь-



**Рис. 3.** Полиморфизм российских и зарубежных сортов по маркерам, связанным с генами, определяющими эффективное использование фосфора.

а – RM 261; б – RM 13; в – RM 322; з – RM 19. Слева направо расположены сорта российской и зарубежной селекции: 1 – Ханкайский, 2 – Садко, 3 – Приморский, 4 – Лиман, 5 – Гарант, 6 – Павловский, 7 – Рапан, 8 – Новатор, 9 – Серпантин, 10 – Боярин, 11 – Регул, 12 – Янтарь, 13 – Жемчуг, 14 – Лидер, 15 – Хазар, 16 – Аметист, 17 – Нарцисс, 18 – Дружный, 19 – Спринт, 20 – Виола, 21 – Дальневосточный, 22 – Фонтан, 23 – Касун, 24 – Юпитер, М – маркер молекулярной массы (показан стрелкой), 25 – Атлант, 26 – Курчанка, 27 – Факел, 28 – Снежинка, 29 – Шарм, 30 – Анаит, 31 – Флагман, 32 – Изумруд, 33 – IR 66, 34 – NSIC RC 158, 35 – IR 68897B, 36 – IR 73328B. 5 сортов-доноров генов WC (37 – Мороберикан, 38 – N 22, 39 – Азусена, 40 – Дулар, 41 – Тайпей 309).

ким признакам, определяющим адаптивность к стрессу (Харитонов, Гончарова, 2010). Как правило, известные доноры по самым различным признакам несут один или два локуса, определяющие его донорские качества, однако формирование признаков, определяющих адаптивность, происходит под влиянием полигенов (Гончарова и др., 2010б). Кроме того, в различных регионах мира устойчивость образцов может определяться различными генами с отличающимся механизмом ее формирования (Гончарова, Харитонов, 2012). Поэтому необходимо изучить выявляемые в российской генплазме доноры

по признаку для установления возможного наличия у них ранее не локализованных генов, определяющих признак.

Установленное нами наличие полиморфизма по всем изучаемым маркерам, связанным с признаком «эффективности поглощения фосфора», указывает на возможность их использования для маркерной селекции на признак, а также для отбора среди российских сортов источников по признаку. Поскольку показано, что сорт-донор и сорта, в которые планируется интродуцировать локус, несут разные аллели, это обеспечит возможность выяв-

ления растений, несущих аллель донора по изучаемому признаку, с помощью электрофоретического разделения продуктов ПЦР.

### Благодарности

Работа поддержана грантом РФФИ № 13-04-96532-р\_юг\_ц.

### Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

### Список литературы

- Гончарова Ю.К., Литвинова Е.В., Очкас Н.А. Генетика признаков, обеспечивающих эффективность минерального питания у риса. Тр. Кубанского гос. аграрного ун-та. 2010б.
- Гончарова Ю.К. **Наследование признаков, определяющих физиологический базис гетерозиса у гибридов риса. С.-х. биология.** 2010;5:72-78.
- Гончарова Ю.К. Селективная элиминация аллелей при получении дигаллоидных линий в культуре пыльников риса. Генетика. 2013;49(2):196-203.
- Гончарова Ю.К., Харитонов Е.М., Литвинова Е.В. **Природа гетерозисного эффекта.** Докл. РАСХН. 2010а;(4):10-11.
- Гончарова Ю.К., Харитонов Е.М. **Повышение продуктивности межподвидовых гибридов риса. Вавиловский журнал генетики и селекции.** 2012;16(4):556-565.
- Харитонов Е.М., Гончарова Ю.К. **Механизм солеустойчивости российских сортов риса. Аграрный вестн. Урала.** 2010;8(74):45-47.
- Харитонов Е.М., Гончарова Ю.К. Эффективность минерального питания риса. Докл. РАСХН. 2011;(2):10-12.
- Batjes N.H. A world data set of derived soil properties by FAO/UNESCO soil unit for global modeling. Soil Use Manage. 1997;13:9-16.
- Chin J.H., Gamuyao R., Dalid C., Bustamam M., Prasetyono J., Moel-jopawiro S., Wissuwa M., Heuerm S. Developing Rice with High Yield under Phosphorus Deficiency: Pup1 Sequence to Application. Plant Physiol. 2011;156:1202-1216.
- Dobermann A., Fairhurst T. Phosphorus deficiency. Rice: nutrient disorders and nutrient management. International Rice Res. Institute, Los Banos, Philippines. 2000.
- Fageria N.K., Baligar V.C. Upland rice genotypes evaluation for phosphorus use efficiency. J. Plant Nutr. 1997;20:499-509.
- Goncharova Y.K. Inheritance of heat resistance in rice. Russ. J. Genet.: Applied Res. 2011;1(3):248-251.
- Guimil S., Chang H.S., Zhu T., Sesma A., Osbourn A., Roux C., Ioannidis V., Oakeley E.J., Docquier M., Descombes P., Briggs S.P., Paszkowski U. Comparative transcriptomics of rice reveals an ancient pattern of response to microbial colonization. Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2005;102:8066-8070.
- Hammond J.P., Broadley M.R., White P.J. Genetic responses to phosphorus deficiency. Ann. Bot. 2004;94:323-332.
- Kirk G.D., George T., Courtois B., Senadhira D. Opportunities to improve phosphorus efficiency and soil fertility in rainfed lowland and upland rice ecosystems. Field Crops Res. 1998;56:73-92.
- Lambers H., Shane M.W., Cramer M.D., Pearse S.J., Veneklaas E.J. Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus: matching morphological and physiological traits. Ann. Bot. 2006;98:693-713.
- Marschner P., Solaiman Z., Rengel Z. Rhizosphere properties of Poaceae genotypes under P-limiting conditions. Plant Soil. 2006;283:11-24.
- Misson J., Raghochama K.G., Jain A., Jouhet J., Block M. A., Bligny R., Ortet P., Creff A., Somerville S., Rolland N., Doumas P., Nacry P., Herrerra-Estrella L., Nussaume L., Thibaud M.C. A genome-wide transcriptional analysis using *Arabidopsis thaliana* Affymetrix gene chips determined plant responses to phosphate deprivation. Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2005;102:11934-11939.
- Morcuende R., Bari R., Gibon Y., Zheng W., Pant B.D., Blasing O., Usadel B., Czechowski T., Udvardi M.K., Stitt M., Scheible W.R. Genome-wide reprogramming of metabolism and regulatory networks of Arabidopsis in response to phosphorus. Plant Cell Environ. 2007;30:85-112.
- Nguyen B.D., Brar D.S., Bui B.C., Nguyen T.V., Pham L.N., Nguyen H.T. Identification and mapping of the QTL for aluminum tolerance introgressed from the new source, *Oryzarusifipogon* Griff., into indica rice (*Oryza sativa* L.). Theor. Appl. Genet. 2003;106:583-593.
- Nguyen T.L., Bui C.B. Mapping QTLs for phosphorus deficiency tolerance in rice (*Oryzasativa* L.). Omon Rice. 2006;14:1-9.
- Ni J.J., Wu P., Senadhira D., Huang N. Mapping QTLs for phosphorus deficiency tolerance in rice (*Oryza sativa* L.). Theor. Appl. Genet. 1998;97:1361-1369.
- Pariasca-Tanaka J., Satoh K., Rose T., Mauleon R., Wissuwa M. Stress response versus stress tolerance: a transcriptome analysis of two rice lines contrast in tolerance to phosphorus deficiency. Rice. 2009;2:167-185.
- Peng S., Ismail A.M. Physiological basis of yield and environmental adaptation in rice. (Eds H.T. Nguyen, A. Blum). Physiology and biotechnology integration for plant breeding. N.Y.: Marcel Dekker, 2004.
- Radersma S., Grierson P.F. Phosphorus mobilisation in agroforestry: organic anions, phosphatase activity and phosphorus fractions in the rhizosphere. Plant Soil. 2004;259:209-219.
- Rengel Z., Romheld V., Marschner H. Uptake of zinc and iron by wheat genotypes differing in tolerance to zinc deficiency. J. Plant Physiol. 1998;152:433-438.
- Richardson A.E., Hadobas P.A., Hayes J.E. Extracellular secretion of Aspergillus phytase from Arabidopsis roots enables plants to obtain phosphorus from phytate. Plant J. 2001;256:641-649.
- Runge-Metzger A. Closing the cycle: obstacles to efficient P management for improved global food security. Ed. H. Tiessen. Phosphorus in the global environment: transfers, cycles and management. N.Y.: Wiley, 1995.
- Shane M.W., Lambers H. Cluster roots: a curiosity in context. Plant Soil. 2005;274:99-123.
- Shimizu A., Yanagihara S., Kawasaki S., Ikehashi H. Phosphorus deficiency-induced root elongation and its QTL in rice (*Oryza sativa* L.). Theor. Appl. Genet. 2004;109:1361-1368.
- Su J., Xiao Y., Li M., Liu Q., Li B., Tong Y., Jia J., Li Z. Mapping QTLs for phosphorus-deficiency tolerance at wheat seedling stage. Plant and Soil. 2006;281:25-36.
- Suzuki M.T., Takashi T., Satoshi W., Shinpei M., Junshi Y., Naoki K., Shoshi K., Hiromi N., Satoshi M., Naoko K.N. Biosynthesis and secretion of mugineic acid family phytosiderophores in zinc deficient barley. Plant J. 2006;48:85-97.
- Wissuwa M. How do plants achieve tolerance to phosphorus deficiency? Small causes with big effects. Plant Physiol. 2003;133:1947-1958.
- Wissuwa M. Combining a modeling with a genetic approach in establishing associations between genetic and physiological effects in relation to phosphorus uptake. Plant Soil. 2005;269:57-68.
- Wissuwa M., Ae N. Genotypic variation for tolerance to phosphorus deficiency in rice and the potential for its exploitation in rice improvement. Plant Breeding. 2001;120:43-48.
- Wissuwa M., Gamat G., Ismail A.M. Is root growth under phosphorus deficiency affected by source or sink limitations. J. Exp. Bot. 2005;56:1943-1950.
- Wissuwa M., Wegner J., Ae N., Yano M. Substitution mapping of Pup1: a major QTL increasing phosphorus uptake of rice from a phosphorus-deficient soil. Theor. Appl. Genet. 2002;105:890-897.
- Xu Y., Crouch J.H. Marker-assisted selection in plant breeding: from publications to practice. Crop Sci. 2008;48:391-407.
- Ye G., Smith K.F. Marker-assisted Gene Pyramiding for Cultivar development. Plant Breed. Rev. 2010;33:234.
- Zhang Y.J., Dong Y.J., Zhang J.Z., Xiao K., Xu J.L., Terao H. Mapping QTLs for deficiency phosphorus response to root-growth of rice seedling. Rice Genet. Newslett. 2006;25:36-37.