

## СЕЛЕКЦИЯ РИСА НА СОЛЕУСТОЙЧИВОСТЬ

**П. И. Костылев**, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, ведущий научный сотрудник лаборатории селекции и семеноводства риса, ORCID ID: 0000-0002-4371-6848;

**Е. Б. Кудашкина**, аспирант, ORCID ID: 0000-0002-3392-4774;

**Е. В. Краснова**, кандидат сельскохозяйственных наук, зав. лабораторией селекции и семеноводства риса, ORCID ID: 0000-0002-5026-3832;

**Н. Н. Вожжова**, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник лаборатории маркерной селекции, ORCID ID: 0000-0002-2840-6219

ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской»,

347740, Ростовская обл., г. Зерноград, Научный городок, 3

Солеустойчивость риса имеет большое значение в сельскохозяйственном производстве, так как от нее зависит зерновая продуктивность на засоленных землях. Статья посвящена определению наличия гена солеустойчивости *Saltol* у гибридов риса от скрещивания контрастно различающихся образцов. Для анализа солеустойчивости использовали проращивание семян в стаканчиках с дистиллированной водой и 1,5% раствором NaCl, после чего взвешивали 10-дневные проростки и определяли их соотношение в опыте к контролю. В результате исследований выделены солеустойчивые линии, несущие ген *Saltol* в гомозиготном состоянии. Лучшие образцы изучены в контрольном питомнике по урожайности и элементам ее структуры. Выделены две линии из гибрида IR 52713-2B-8-2B-1-2 x Новатор: 7328 и 7322, достоверно превышающие стандартный сорт Южанин на 0,57–1,28 т/га. В среднем за 2 года они сформировали урожайность 6,82–7,53 т/га (у стандарта – 6,25 т/га).

**Ключевые слова:** рис, гибрид, солеустойчивость, ПЦР-анализ, урожайность.



## RICE BREEDING ON SALT TOLERANCE

**P. I. Kostylev**, Doctor of Agricultural Sciences, professor, leading researcher of the laboratory of ice breeding and seed-growing, ORCID ID: 0000-0002-4371-6848;

**E. B. Kudashkina**, post-graduate student, ORCID ID: 0000-0002-3392-4774;

**E. V. Krasnova**, Candidate of Agricultural Sciences, head of the laboratory of ice breeding and seed-growing, ORCID ID: 0000-0002-5026-3832;

**N. N. Vozhzhova**, Candidate of Agricultural Sciences, leading researcher of the laboratory of marker breeding, ORCID ID: 0000-0002-2840-6219

FSBSI "Agricultural Research Center "Donskoy",

347740, Rostov region, Zernograd, Nauchny Gorodok, 3

Salt tolerance of rice is of great importance in agricultural production, since productivity of grain grown on saline lands largely depends on it. The paper deals with determining the presence of salt tolerance gene "Saltol" in rice hybrids obtained from crossing contrasting samples. To analyze salt tolerance, there were used seeds germinated in cups with distilled water and 1.5% NaCl solution, after which 10-day-old seedlings were weighed and their ratio to the control was determined. As a result of studies, there have been identified salt tolerant lines carrying the gene "Saltol" in a homozygous state. In the control nursery there were studied the best samples on productivity and elements of its structure. Two lines "7328" and "7322" were selected from the hybrid IR 52713-2B-8-2B-1-2 x Novator which significantly exceeded the standard variety "Yuzhanin" on 0.57–1.28 t/ha. On average for 2 years, they produced 6.82–7.53 t/ha (6.25 t/ha of the standard variety).

**Keywords:** rice, hybrid, salt tolerance, PCR-analysis, productivity.

**Введение.** Селекция на устойчивость к абиотическим и биотическим стрессам является важным способом борьбы со снижением урожайности. Рис, самый любимый злак Азии, кормит большинство населения мира. Более 90% мирового риса выращивается и потребляется в Азии, где проживает 60% населения Земли и около двух третей населения мира (Khush and Virk, 2000). Зеленая революция помогла решить мировой спрос на продовольствие, но этого недостаточно для удовлетворения растущего населения XXI в. Для повышения производственных потребностей необходимо увеличить посевные площади под рисом. Около 6,5% общей площади земли подвержено воздействию соли в почвах. Площадь, подвергающаяся солевой нагрузке, увеличивается из-за многих факторов, включая изменение климата, повышение уровня моря, чрезмерное орошение без надлежащего дренажа на внутренних землях, подстилающих породах, богатых вредными солями и т. д. Обширные участки земли не используются из-за проблем с соленостью и щелочностью.

Засоление является одним из основных препятствий для увеличения производства риса в районах

его выращивания во всем мире. Рис классифицируется как особенно чувствительная к соли культура (Shannon et al., 1998). Установлено, что влияние засоления на рост риса связано со стадией развития растений, концентрацией и типом соли, длительностью ее воздействия, pH почвы, водного режима, температуры, влажности и солнечной радиации (Akbar, 1986).

Лабораторные испытания сортов риса показали, что концентрация соли в растворе при обработке семян особенно важна для оценки взаимосвязи между накоплением ионов и солеустойчивостью. Засоление стимулировало накопление ионов Na<sup>+</sup>, Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>, Cl<sup>-</sup> в побегах и корнях и уменьшало содержание K<sup>+</sup>, NO<sub>3</sub><sup>-</sup> в обоих органах при концентрации NaCl 1,2%, но не всегда при 0,6%. Показана достоверная отрицательная корреляция между содержанием Na<sup>+</sup> и сухой массой побега и корня при концентрации NaCl 1,2%. Также были установлены достоверное отрицательное влияние ионов Cl<sup>-</sup> на рост биомассы и выживаемость растений риса и положительная связь между сухой массой корня и содержанием K<sup>+</sup> и NO<sub>3</sub><sup>-</sup> при высокой концентрации NaCl (Azarin et al., 2016).

Janaguiraman et al. (2003) сообщили, что толерантные генотипы риса показывают более высокий процент прорастания, длину корня и роста, индекс энергии роста, активность амилазы и дегидрогеназы с меньшим накоплением антоциана в корнях. Sankar et al. (2006) оценили солеустойчивость сортов риса по всхожести и росту проростков в условиях солевого стресса при 1,6% NaCl. Генотипы CSR 23 и CSR 10 хорошо показали себя по проценту всхожести, CO 43 и Nona Vokra – по доле зерна в биомассе, а CSSRI 60 – по индексу энергии роста.

В последние годы создание солеустойчивых сортов было предложено в качестве средства расширения сельского хозяйства в регионах, затронутых засолением (Erstein, 1980). Селекция сортов риса с генетически обусловленной солеустойчивостью реализуется как наиболее перспективный, менее ресурсоемкий, экономически жизнеспособный и социально приемлемый подход. Солеустойчивость – это мультигенный признак, который позволяет растениям расти и формировать экономически значимый урожай при наличии физиологически невысоких и относительно постоянных уровней соли, в частности NaCl (Hurkman, 1992). Урожайность риса в засоленных районах очень низка (<1,5 т/га), но вполне может быть увеличена по меньшей мере на 2 т/га (Ponnamperuma, 1994). В Индии созданы солеустойчивые сорта риса CSR, Panvel, Pokkali, Vytilla, Savitri и др. (Sankar et al., 2011). Подобная работа ведется и в других странах.

В России эта проблема также актуальна, что вызывает необходимость проведения селекционной работы по созданию солеустойчивых сортов риса. Для этого нужно привлекать в скрещивания с местными сортами лучшие азиатские образцы и использовать современные методы контроля переноса генов и диагностики солеустойчивости.

Во ВНИИ риса Гишевой Н. Г. (Диссертация канд. биол. наук, 1999) проведены исследования морфологических признаков растений риса, количественно изменяющихся под воздействием избытка солей в почве, тесно связанных с солеустойчивостью, дана оценка сортообразцов на устойчивость к этому стрессу. Полученные данные имеют практическое значение для селекции, позволяя проводить оценку селекционных образцов на солеустойчивость по комплексу морфологических и физиолого-биохимических признаков. Ладатко Н. А. (2006) показала влияние засоления и уровня азотного питания на интегральные показатели фотосинтеза сортов.

Ученые-селекционеры ВНИИ риса создали сорта, сочетающие высокую степень толерантности к хлоридному засолению почвы с хозяйственно ценными признаками, для возделывания по различным технологиям. В период с 1999 по 2006 г. переданы на ГСИ солеустойчивые сорта Курчанка, Фонтан, Серпантин, Айсберг, Соната. Сорт Соната создан методом культуры пыльников из гибридной популяции F<sub>3</sub> Поккали/Славянец/Славянец (Остапенко и Досеева, 2008).

Целью наших исследований было создание солеустойчивых сортов риса для условий юга России.

**Материалы и методы исследований.** В качестве исходного материала послужили скороспелый сорт селекции ВНИИ риса Новатор и три азиатских солеустойчивых образца IR 52713-2B-8-2B-1-2-2B-8-2B-1-2, IR 74099-3R-3-3-3R-3-3 и NSIC Rc 106, несущий ген Saltol, локализованный в 1-й хромосоме риса. Эти образцы были скрещены с сортом Новатор в 2013 г. в условиях климатической камеры ВНИИ риса.

Гибридные растения выращивали в Ростовской области на чеках Опытной станции «Пролетарская» Аграрного научного центра «Донской». Из отобранных листьев риса выделяли геномную ДНК в усло-

виях лаборатории маркерной селекции АНЦ «Донской» СТАВ-методом (Murray and Thompson, 1980). С помощью ПЦР-анализа на основе маркера RM 493 (Chowdhury et al., 2016) проводилась проверка наличия в расщепляющемся гибридном потомстве целевого гена Saltol. Амплификацию проводили в термоциклере Applied Biosystems 2720: денатурация – 94 °С – 5 мин, 35 циклов (94 °С – 30 с; 60 °С – 30 с; 72 °С – 30 с), финальная элонгация – 72 °С – 8 мин. ПЦР-продукты разделяли с помощью электрофореза в 2,0% агарозном геле, окрашивали бромидом этидия и фотографировали при помощи прибора Bio-Rad GelDoc XR+.

Образцы риса проверяли на солеустойчивость с помощью лабораторного (стаканчики) метода. Проростки взвешивали в 10-дневном возрасте после их роста в дистиллированной воде и 1,5% растворе NaCl. Для дифференцировки образцов по солеустойчивости на стадии развития проростка использовали шкалы, разработанную IRR1 (<http://www.knowledgebank.irri.org>): неустойчивые – от 0 до 20%; слабоустойчивые – от 21 до 40%; среднеустойчивые – от 41 до 60%; устойчивые – от 61 до 80%; высокоустойчивые – более 80%. В лабораторных опытах стандартом служил родительский сорт Новатор, в полевых при оценке урожайности – сорт Южанин.

Изучение лучших по комплексу признаков линий проводили в контрольном питомнике на делянках 25 м<sup>2</sup> в 2-кратной повторности. Учет урожайности проводили в поле после уборки делянок комбайном. Статистическую обработку полученных данных проводили с помощью программ Excel и Statistica 6.

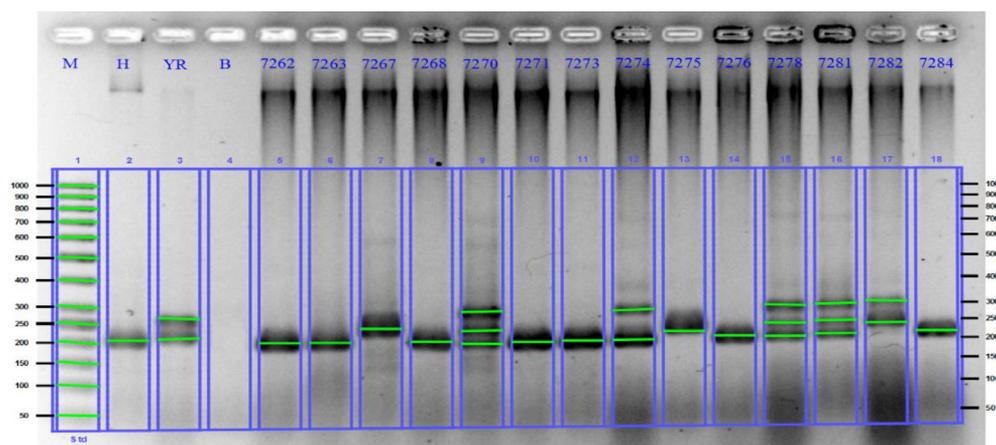
**Результаты и их обсуждение.** Гибриды первого поколения в 2013 г. характеризовались позднеспелостью и высокой стерильностью колосков, вызванной генетической отдаленностью скрещенных форм. Сорт Новатор относится к подвиду japonica, а другие образцы – indica. Гибриды второго поколения в 2014 г. значительно варьировали по периоду вегетации (110–150 дней), длине стебля (70–120 см), длине метелки (13–24 см), количеству зерновок (81–200 шт.) и колосков (100–300 шт.), массе 1000 зерен (26–35 г), массе метелки (2–5 г) и др.

Из этих гибридных популяций были отобраны метелки с лучших растений, имевших оптимальные значения хозяйственно ценных признаков: скороспелость, низкорослость, хорошая озерненность, низкая пустозерность. Из их листьев выделили ДНК для анализа наличия гена Saltol. Семена с проанализированных растений второго поколения, несущих целевой ген в гомо- и гетерозиготном состоянии, были высеяны в 2015 г. в поле для получения 3-го поколения. Для очередного ПЦР-анализа из них взяли лучшие кустистые растения с хорошо озерненной метелкой и вызревшим зерном. Работа по отбору и анализу лучших образцов продолжалась несколько поколений.

Анализ ДНК показал различия между образцами по наличию аллелей гена Saltol (Usatov et al., 2015). В 2016 г. из 205 проанализированных растений F<sub>4</sub> только 41 растение имело ген Saltol в гомозиготном доминантном состоянии, 29 растений – в гетерозиготном и 135 – в рецессивном. Пример электрофореграммы представлен на рисунке 1.

У донора IR 74099-3R-3-3-3R-3-3 и линий 7267 и 7275 имелся доминантный аллель, у 7270, 7274, 7278, 7281 и 7282 – гетерозиготное аллельное состояние, у остальных линий – рецессивный аллель.

Проверка их на солеустойчивость в стаканчиках с 1,5% раствором NaCl по сравнению с контролем (дистиллированная вода) позволила выявить существенное разнообразие по относительной массе проростков (рис. 2).



**Рис. 1.** Электрофореграмма линий риса  $F_4$  на наличие гена Saltol, 2016 г. Примечание: M – маркер молекулярного веса Thermo Scientific Gene Ruler 50+bp; H – сорт Новатор; YR – образец IR 74099-3R-3-3-3R-3-3; B –  $H_2O$  деионизированная (отрицательный контроль опыта)

**Fig. 1.** Electrophoregram of the rice lines  $F_4$  for the presence of the gene "Saltol", 2016. Note: M is the molecular weight marker "Thermo Scientific Gene Ruler 50 + bp"; N is the variety "Novator"; YR is the sample IR 74099-3R-3-3-3R-3-3; B is deionized  $H_2O$  (negative control of the experience)

Основная масса образцов (86%) имела слабую и среднюю солеустойчивость – от 20 до 60%. Около 3% образцов оказались совершенно неустойчивыми (0–20%); 44% – слабоустойчивыми (21–40%); 42% – среднеустойчивыми (41–60%); 7% – устойчивыми (61–80%); 3% (7 образцов) показали высокую устойчивость к засолению – соотношение массы проростков в соленой и пресной воде у них превышало 80%.

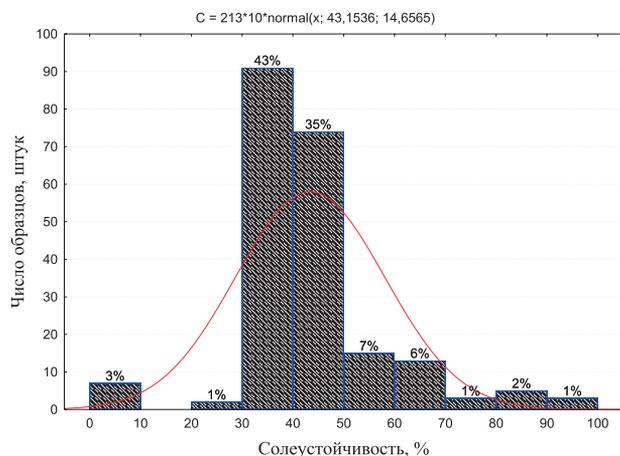
Лучшие устойчивые и высоко устойчивые образцы представлены в таблице 1. У стандартного сорта Новатор солеустойчивость, определенная по соотношению массы одного проростка в опыте к контролю, составила 41,9%, тогда как у лучших образцов она достигала 97,8%. При этом ранги солеустойчивости, определенной по всхожести семян и массе проростка, не всегда совпадали.

Сопоставление данных по солеустойчивости и наличию гена Saltol, выявленного с помощью ПЦР-анализа, позволило установить положительную связь между ними и тенденцию повышения толерантности

к засолению при увеличении числа доминантных аллелей (рис. 3).

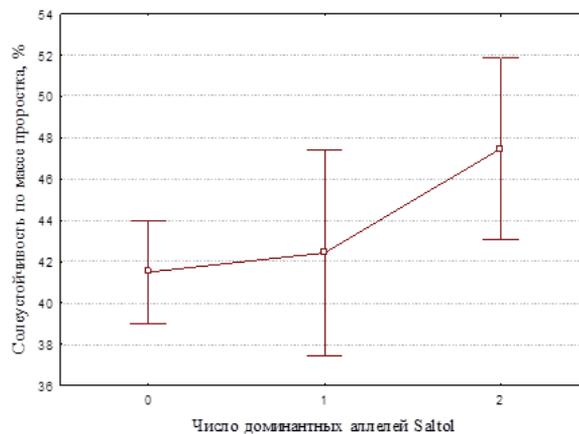
Рецессивные гомозиготы показали солеустойчивость в среднем 41,5%; гетерозиготы – несколько выше – 42,4%; доминантные гомозиготы – 47,5%. Таким образом, наличие гена Saltol повышало солеустойчивость на 6%. Небольшие различия между тремя группами образцов свидетельствуют о наличии других механизмов устойчивости к засолению, контролируемой различными полигенами.

Изучение в 2017 г. лучших солеустойчивых линий из трех гибридных комбинаций показало, что самым урожайным из них был образец 7328 (IR 52713-2B-8-2B-1-2 x Новатор), сформировавший 6,85 т/га зерна, или на 0,75 т/га больше стандарта (табл. 2). В контрольном питомнике 2018 г. было продолжено изучение этих линий. Из них по продуктивности 2 линии из гибрида IR 52713-2B-8-2B-1-2 x Новатор: 7328 и 7322 – существенно превысили стандартный сорт Южанин на 1,80 и 1,02 т/га. В среднем за 2 года они сформировали урожайность 6,82–7,53 т/га (у стандарта – 6,25 т/га) (табл. 2).



**Рис. 2.** Распределение линий риса  $F_4$  по солеустойчивости, 2016 г.

**Fig. 2.** Distribution of the rice lines  $F_4$  according to salt tolerance, 2016



**Рис. 3.** Связь солеустойчивости с числом аллелей гена Saltol

**Fig. 3.** Correlation of salt tolerance with allele number of the gene "Saltol"

**1. Выделившиеся по солеустойчивости образцы риса, 2016 г.**  
**1. The rice samples, distinguished according to salt tolerance, 2016**

№	Всхожесть, %			Масса одного проростка, мг		
	Опыт	Контроль	Соотношение, %	Опыт	Контроль	Соотношение, %
Новатор, ст.	18	100	18,0	36	86	41,9
7328	90	100	90,0	109	112	97,8
7340	22	68	32,4	44	47	92,2
7343	22	98	22,4	78	86	91,2
7322	46	98	46,9	79	91	86,8
7337	46	98	46,9	72	83	86,4
7356	44	94	46,8	94	114	82,3
7108	20	92	21,7	82	102	80,8
7156	34	100	34,0	69	90	77,0
7085	60	100	60,0	47	64	74,0
7097	60	98	61,2	35	50	69,4
7285	26	82	31,7	49	71	68,9
7370	58	100	58,0	61	90	68,0
7363	72	90	80,0	50	74	67,4
7101	82	100	82,0	41	62	66,5
7268	22	100	22,0	95	144	66,3
7149	74	92	80,4	51	79	64,6
Ст. отклонение	26,2	9,2	26,7	12,9	21,1	14,8

**2. Урожайность линий риса в контрольном питомнике**  
**2. Rice lines productivity in the control breeding nursery**

№	Название	Урожайность, т/га			Прибавка к стандарту, т/га
		2017 г.	2018 г.	средняя	
Стандарт	Южанин	6,10	6,40	6,25	–
7328	IR 52713-2B-8-2B-1-2 x Новатор	6,85	8,20	7,53	1,28
7322	IR 52713-2B-8-2B-1-2 x Новатор	6,22	7,42	6,82	0,57
7343	IR 74099-3R-3-3 x Новатор	6,53	5,93	6,23	–0,02
7337	IR 74099-3R-3-3 x Новатор	6,00	6,58	6,29	0,04
7340	IR 74099-3R-3-3 x Новатор	6,55	6,04	6,30	0,05
7356	NSIC Rc 106 x Новатор	5,75	6,65	6,20	–0,05
	HCP <sub>05</sub>	0,34	0,33		

Остальные линии из гибридов IR 74099-3R-3-3 x Новатор и NSIC Rc 106 x Новатор были на уровне стандарта, хотя один из них (7340) созрел на 4 дня раньше Южанина.

Таким образом, комбинируя классические методы селекции с выращиванием проростков на засоленном

фоне и ПЦР-анализом наличия гена солеустойчивости, удалось создать урожайные линии риса с комплексом хозяйственно ценных признаков. По своим морфотипам они отличаются от стандарта Южанин меньшей высотой, более короткой метелкой и меньшей массой 1000 семян (табл. 3).

**3. Биометрические характеристики образцов КП, 2018 г.**  
**3. Biometric characteristics of the BN samples, 2018**

Сорт, образец	Высота растений, см	Длина метелки, см	Количество колосков, шт./мет.	Количество зерен, шт./мет.	Масса 1000 зерен	Число продуктивных стеблей на 1 м <sup>2</sup>
Южанин	110	18,8	110,0	97,3	30,0	228
7328	100	12,8	97,3	87,3	26,5	360
7322	89	14,5	99,0	87,0	26,0	328
7343	87	14,5	93,3	82,0	27,5	264
7337	92	16,3	97,0	86,8	26,8	284
7340	86	14,0	77,0	69,0	30,0	308
7356	85	14,5	100,8	87,0	24,3	316
σ	8,0	1,4	12,7	10,4	2,3	43,6

За счет большей густоты стеблестоя (328–360 шт./м<sup>2</sup>) в обычных условиях выращивания они формируют урожайность зерна на уровне и выше стандарта. На засоленных землях они будут иметь более значительное преимущество перед обычными сортами. В 2019 г. планируется посеять их на чеках с засоленным фоном.

#### Выводы

Получены гибриды сорта Новатор с тремя азиатскими линиями – донорами гена солеустойчивости Saltol.

Из расщепляющихся гибридных популяций отобраны скороспелые линии с комплексом хозяйственных ценных признаков.

С помощью ПЦР-анализа выявлены формы риса с доминантным аллелем гена Saltol.

Методом проращивания семян в 1,5% растворе поваренной соли выделено 7 образцов с солеустойчивостью более 80%.

В контрольном питомнике из 6 образцов два достоверно превысили стандарт Южанин по урожайности зерна.

#### Библиографические ссылки

1. Ладатко Н. А. Влияние засоления и уровня азотного питания на интегральные показатели фотосинтеза сортов // Рисоводство. 2006. № 8. С. 29–37.
2. Остапенко Н. В., Досеева О. А. Селекция солеустойчивых сортов риса // Селекция сортов риса, устойчивых к абиотическим и биотическим стрессам, для стран умеренного климата и центральной Азии. 2008. С. 172–179.
3. Akbar M. Breeding for salinity resistance in rice / In : (Eds.) R. Ahmed, A. S. Pietro // Prospects for bio-saline research, Department of Botany, University of Karachi, Pakistan. 1986. Pp. 37–55.
4. Azarin K. V., Usatov A. V., Kolokolova N. S., Usatova O. A., Alabushev A. V., Kostylev P. I. Effects of salt stress on ion balance at vegetative stage in rice (*Oryza sativa* L.) // OnLine Journal of Biological Sciences. 2016. Vol. 16, no. 1. Pp. 76–81. DOI 10.3844/ojbsci.2016.76.81.
5. Chowdhury A. D., Haritha G., Sunitha T., Krishnamurthy S. L., Divya B., Padmavathi G., Ram T., Sarla N. Haplotyping of rice genotypes using simple sequence repeat markers associated with Salt Tolerance // Rice Science. 2016. No. 23(6). Pp. 317–325. DOI 10.1016/j.rsci.2016.05.003.
6. Deepa Sankar P., Saleh M. A., Selvaraj C. I. Rice breeding for salt tolerance // Research in Biotechnology. 2011. No. 2(2). Pp. 1–10.
7. Deepa Sankar P., Subbaraman N., Narayanan S. L. Ranking of salt tolerant rice lines based on germination and seedling growth under salt stress conditions // Res. on Crops. 2006. No. 7(3). Pp. 798–803.
8. Epstein E. Response of plants to saline environment / In : (Eds.) P. W. Rains, R. C. Valentine, A. Hollander // Genetic engineering of osmoregulation. Plenum Press, New York. 1980. Pp. 7–21. [https://doi.org/10.1007/978-1-4684-3725-6\\_2](https://doi.org/10.1007/978-1-4684-3725-6_2).
9. Hurkman W. J. Effect of salt stress on plant gene expression: a review // Plant and Soil. 1992. No. 146. Pp. 145–151.
10. Janaguiraman D. M., Ramadass R., Durga Devi D. Effect of salt stress on germination and seedling growth in rice genotypes // Madras Agric. J. 2003. No. 90(1-3). Pp. 50–53.
11. Khush G. S., Virk P. S. Rice breeding: Achievements and future strategies // Crop Improv. 2000. No. 27(2). Pp. 115–144.
12. Murray M. G., Thompson W. F. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA // Nucleic Acids Res. 1980. Vol. 8. Pp. 4321–4325. <https://doi.org/10.1093/nar/8.19.4321>.
13. Ponnamperna F. N. Evaluation and improvement of lands for wetland rice production / In : (Eds.) Senadhira D. // Rice and problem soils in South and Southeast Asia. IRRI, Manila, Philippines. 1994. Discussion Paper Series. No. 4. Pp. 3–19.
14. Shannon M. C., Rhoades J. D., Draper J. H., Scardaci S. C., Spyres M. D. Assessment of salt tolerance in rice cultivars in response to salinity problems in California // Crop Sci. 1998. No. 38(2). Pp. 394–398. DOI 10.2135/cropsci1998.0011183X003800020021x.
15. Usatov A. V., Alabushev A. V., Kostylev P. I., Azarin K. V., Makarenko M. S., Usatova O. A. Introgression the saltol QTL into the elite rice variety of Russia by marker-assisted selection // American Journal of Agricultural and Biological Science. 2015. Vol. 10, no. 4. Pp. 165–169. DOI 10.3844/ajabssp.2015.165.169.
16. Stress and disease tolerance [Электронный ресурс]. Режим доступа: [http://www.knowledgebank.irri.org/ricebreedingcourse/Breeding\\_for\\_salt\\_tolerance.htm](http://www.knowledgebank.irri.org/ricebreedingcourse/Breeding_for_salt_tolerance.htm).

#### References

1. Ladatko N. A. Vliyanie zasoleniya i urovnya azotnogo pitaniya na integral'nye pokazateli fotosinteza sortov [The effect of salinization and the level of nitrogen nutrition on the integral indices of variety photosynthesis] // Nauchnyj zhurnal "Risovodstvo". 2006. № 8. S. 29–37.
2. Ostapenko N. V., Doseeva O. A. Selekcija soleustojchivykh sortov risa [Breeding of salt tolerant rice varieties] // Selekcija sortov risa, ustojchivykh k abioticheskim i bioticheskim stressam, dlya stran umerennogo klimata i central'noj Azii. 2008. S. 172–179.
3. Akbar M. Breeding for salinity resistance in rice / In : (Eds.) R. Ahmed, A. S. Pietro // Prospects for bio-saline research, Department of Botany, University of Karachi, Pakistan. 1986. Pp. 37–55.
4. Azarin K. V., Usatov A. V., Kolokolova N. S., Usatova O. A., Alabushev A. V., Kostylev P. I. Effects of salt stress on ion balance at vegetative stage in rice (*Oryza sativa* L.) // OnLine Journal of Biological Sciences. 2016. Vol. 16, no. 1. Pp. 76–81. DOI 10.3844/ojbsci.2016.76.81.
5. Chowdhury A. D., Haritha G., Sunitha T., Krishnamurthy S. L., Divya B., Padmavathi G., Ram T., Sarla N. Haplotyping of rice genotypes using simple sequence repeat markers associated with Salt Tolerance // Rice Science. 2016. No. 23(6). Pp. 317–325. DOI 10.1016/j.rsci.2016.05.003.
6. Deepa Sankar P., Saleh M. A., Selvaraj C. I. Rice breeding for salt tolerance // Research in Biotechnology. 2011. No. 2(2). Pp. 1–10.
7. Deepa Sankar P., Subbaraman N., Narayanan S. L. Ranking of salt tolerant rice lines based on germination and seedling growth under salt stress conditions // Res. on Crops. 2006. No. 7(3). Pp. 798–803.

8. Epstein E. Response of plants to saline environment / In : (Eds.) P. W. Rains, R. C. Valentine, A. Hollander // Genetic engineering of osmoregulation. Plenum Press, New York. 1980. Pp. 7–21. [https://doi.org/10.1007/978-1-4684-3725-6\\_2](https://doi.org/10.1007/978-1-4684-3725-6_2).
9. Hurkman W. J. Effect of salt stress on plant gene expression: a review // Plant and Soil. 1992. No. 146. Pp. 145–151.
10. Janaguiraman D. M., Ramadass R., Durga Devi D. Effect of salt stress on germination and seedling growth in rice genotypes // Madras Agric. J. 2003. No. 90(1-3). Pp. 50–53.
11. Khush G. S., Virk P. S. Rice breeding: Achievements and future strategies // Crop Improv. 2000. No. 27(2). Pp. 115–144.
12. Murray M. G., Thompson W. F. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA // Nucleic Acids Res. 1980. Vol. 8. Pp. 4321–4325. <https://doi.org/10.1093/nar/8.19.4321>.
13. Ponnampetuma F. N. Evaluation and improvement of lands for wetland rice production / In : (Eds.) Senadhira D. // Rice and problem soils in South and Southeast Asia. IRRI, Manila, Philippines. 1994. Discussion Paper Series. No. 4. Pp. 3–19.
14. Shannon M. C., Rhoades J. D., Draper J. H., Scardaci S. C., Spyres M. D. Assessment of salt tolerance in rice cultivars in response to salinity problems in California // Crop Sci. 1998. No. 38(2). Pp. 394–398. DOI 10.2135/cropsci1998.0011183X003800020021x.
15. Usatov A. V., Alabushev A. V., Kostylev P. I., Azarin K. V., Makarenko M. S., Usatova O. A. Introgression the saltol QTL into the elite rice variety of Russia by marker-assisted selection // American Journal of Agricultural and Biological Science. 2015. Vol. 10, no. 4. Pp. 165–169. DOI 10.3844/ajabssp.2015.165.169.
16. Stress and disease tolerance [Elektronnyj resurs]. Rezhim dostupa: [http://www.knowledgebank.irri.org/ricebreedingcourse/Breeding\\_for\\_salt\\_tolerance.htm](http://www.knowledgebank.irri.org/ricebreedingcourse/Breeding_for_salt_tolerance.htm).

**Критерии авторства.** Авторы статьи подтверждают, что имеют на статью равные права и несут равную ответственность за плагиат.

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.