

УДК 575.322:631.445.52:633.18

UDC 575.322:631.445.52:633.18

**ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ ИОНОВ K<sup>+</sup>, NA<sup>+</sup>, CA<sup>2+</sup> В РАСТЕНИЯХ РИСА (*Oryza sativa* L.) В ОНТОГЕНЕЗЕ В УСЛОВИЯХ ПОЧВЕННОГО ЗАСОЛЕНИЯ**

**DYNAMICS OF K<sup>+</sup>, NA<sup>+</sup>, CA<sup>2+</sup> IONS IN RICE PLANTS (*Oryza sativa* L.) IN ONTOGENESIS UNDER SOIL SALINITY**

Ткачева Маргарита Сергеевна  
аспирант  
*ГНУ Всероссийский научно-исследовательский институт риса, Краснодар, Россия*

Tkacheva Margarita Sergeevna  
postgraduate student  
*All-Russia Research Institute of Rice, Krasnodar, Russia*

Ладатко Наталья Александровна  
канд. биол. наук, ведущий агроном ФГБУ  
«Краснодарская МВЛ»

Ladatko Nataliya Aleksandrovna  
Cand.Biol.Sci., Lead Agronomist  
"Krasnodarskaya MVL"

Досеева Ольга Александровна  
к. с.-х. наук,  
старший государственный инспектор  
*Управление Россельхознадзора по Краснодарскому краю и Республике Адыгея*

Doseeva Olga Aleksandrovna  
Cand.Agr.Sci., Senior Inspector  
*Rosselkhozadzor Department for Krasnodar region and the Republic of Adygea*

Зеленский Григорий Леонидович  
д. с.-х. наук, профессор  
*ФГБОУ ВПО Кубанский государственный аграрный университет, Краснодар, Россия*

Zelensky Grigory Leonidovich  
Dr.Sci.Agr., professor  
*Kuban State Agrarian University, Krasnodar, Russia*

В условиях вегетационного опыта при искусственном хлоридном засолении почвы изучалась динамика накопления и распределение по органам растений риса (*Oryza sativa* L.) ионов натрия, калия и кальция, а также их взаимосвязь с оводненностью тканей в онтогенезе. Выявлено значительное ограничение транспорта и накопления засоляющих ионов, в частности натрия, в верхних активно функционирующих листьях и метелках. При этом содержание калия и кальция в них мало отличалось от такового у контрольных растений

Under conditions of vegetation experiment at soil artificial chloride salinization the dynamics of accumulation and distribution of sodium, potassium and calcium in organs of rice plants (*Oryza sativa* L.) have been studied, as well as their correlation with tissue hydration in ontogenesis. The significant restriction of salinization ions transport and accumulation, particularly sodium, in the actively functioning upper leaves and panicles has been observed. Whereas the content of calcium and potassium in the experimental and control plants differed slightly

Ключевые слова: ЗАСОЛЕНИЕ, *ORYZA SATIVA*, ДИНАМИКА НАКОПЛЕНИЯ ИОНОВ, ОНТОГЕНЕЗ

Keywords: SALINITY, *ORYZA SATIVA*, DYNAMICS OF ACCUMULATION OF IONS, ONTOGENESIS

Проблема засоленных земель занимает одно из первых мест среди неблагоприятных факторов внешней среды, оказывающих отрицательное действие на возделывание сельскохозяйственных культур. Избыток водорастворимых солей в почве вызывает изреживание всходов, тормозит рост и развитие растений, резко снижая их зерновую продуктивность.

На засоленных почвах негативное действие засоления на растения проявляется в недостаточном потреблении питательных элементов, что

может вызываться как антагонистическим действием  $\text{Na}^+$  на поглощение других катионов ( $\text{K}^+$ ,  $\text{NH}_4^+$ ), так и недостаточным развитием корневой системы, вследствие ингибирования ее роста, а также ухудшением физико-химических свойств почвы [16]. Однако эти проявления вторичны и приводят к меньшему отрицательному эффекту, нежели, прямое токсическое действие поглощенного растениями  $\text{Na}^+$ .

При изучении проблемы солеустойчивости основное внимание уделяется поглощению и транспорту иона натрия, поскольку было показано, что именно его специфическое токсическое действие приводит к негативным для растений последствиям, тогда как  $\text{Cl}^-$ , являясь относительно инертным анионом, может накапливаться в тканях растений в больших количествах не вызывая видимых повреждений [9, 12].

Неоднократно сообщалось, что увеличение содержания кальция в питательном растворе и тканях растений способствует повышению их солеустойчивости, как за счет изменения конформационного состояния мембран клеток корня и, следовательно, снижения поглощения  $\text{Na}^+$  корневой системой, при одновременном стимулировании накопления калия, так и за счет прямого действия этого иона на метаболические процессы [10, 14].

Поскольку большинство исследований, касающихся проблемы солеустойчивости риса проводилось в краткосрочных опытах на небольшом наборе сортов, контрастных по устойчивости к  $\text{NaCl}$ , представляло интерес изучить динамику накопления и распределение по органам растений риса (*Oryza sativa* L.) ионов калия, натрия и кальция в онтогенезе в условиях хлоридного засоления.

#### **Материал и методы исследований.**

Объект исследования – 12 сортов риса различной солеустойчивости (Курчанка, Спальчик, Соната, Лиман, Рапан, Хазар, Гамма, Сонет, ВНИИР 8622, ВНИИР 8029/2, ВНИИР 8157, ВНИИР 8150). Растения выращивали

на вегетационной площадке в сосудах, вмещающих 8 кг почвы (рисовая лугово-черноземная). Почва засолялась искусственно, из расчета 0,25 % NaCl на сухую ее массу до посева, минерализация поливной воды поддерживалась на уровне 0,25 % (4,7 мСм/см) с фазы 3 листьев в течение всего вегетационного периода. В контрольных вариантах почва и вода оставались незасоленными. Удобрения (N – 27,5; P – 18,3; K – 4,3 мг д.в./100 г. почвы) вносились полной дозой при закладке опыта. Повторность – шестикратная. Содержание натрия, калия и кальция в органах растений риса определяли методом мокрого озоления по В.Т. Куркаеву с последующим измерением на пламенном фотометре PFP 7 (BUCK Scientific, США) в фазы кущения (6 листьев), трубкования (10 листьев), цветения и молочно-восковой спелости зерна (МВС) [3]. В эти же фазы проводили биометрический анализ растений. Полученные данные обрабатывали методами биометрической статистически в программе MS Excel.

### **Результаты и их обсуждение.**

В условиях засоления у риса транспорт натрия и хлора в стебли слабо регулируется растением, и концентрация засоляющих ионов повышается в зависимости от времени воздействия стресса и уровня засоления, а также интенсивности транспирации, быстро превышая необходимую для осморегуляции величину [7, 11]. Проникающие в ткани растений ионы солей нарушают метаболизм в клетках и отдельные из образующихся при этом промежуточных продуктов обмена способны отравлять ткани, усугубляя токсическое влияние самих солей [5].

Степень повреждений, вызванных избыточным накоплением засоляющих ионов в растении, определяется их распределением между органами (корнем, стеблем и листьями) на тканевом и клеточном уровне [19]. Неравномерное накопление ионов в разных органах растений указывает на то, что вредное влияние солей может быть ограничено

определенными органами или тканями, не приводя к нарушению общих процессов жизнедеятельности [2]. Как правило, транспорт засоляющих ионов в листья контролируется растением и не приводит к значительному накоплению в них натрия (рис. 1Б).

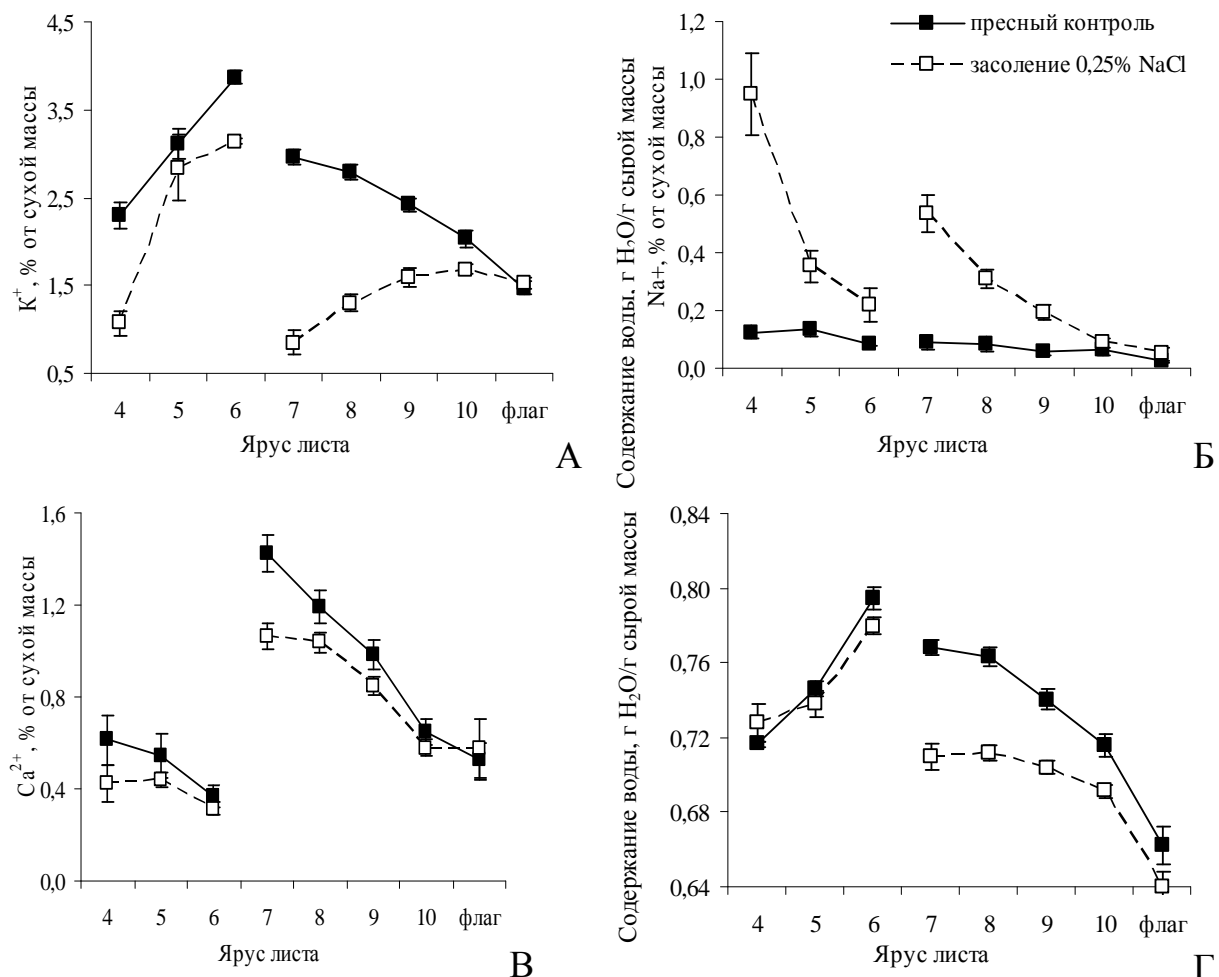


Рисунок – 1. Динамика содержания ионов  $K^+$  (А),  $Na^+$  (Б) и  $Ca^{2+}$  (В) и оводненность листьев риса (Г) в онтогенезе на пресном и засоленном фоне.

Содержание  $Na^+$  в листьях растений риса на пресном фоне изменялось в небольших пределах: от 0,03 до 0,13%, однако наблюдались достоверные различия между накоплением натрия в стареющих и молодых листьях. Содержание натрия в молодых листьях в каждую фазу было заметно ниже. Растения для анализа отбирались в возрасте 6, 10 листьев и в цветение, при этом содержание  $Na^+$  в верхнем, закончившем рост, листе составило 0,08% (6 лист), 0,07% (10 лист) и 0,03% (флаг). То есть даже на

пресном фоне растение ограничивает поступление этого иона в активно функционирующие органы в период генеративного развития.

Накопление натрия на засоленном фоне также заметно снижалось с повышением яруса листьев, и было в 1,3-2,7 раза выше, чем на пресном контроле в молодых листьях (6 и 10 лист) и в 6-7,6 раза выше – в стареющих. Максимальное содержание этого иона отмечено в 4 листе – 0,95% и 7 листе – 0,54%, т.к. ко времени отбора (в 6 и 10 листьях) листья этих ярусов уже начинали отмирать. Одним из путей предупреждения избыточного накопления натрия в цитоплазме клеток является его избирательное поглощение корнями и активное отведение и компартиментация поглощенного натрия в апопласте или вакуолях клеток стебля, для снижения дальнейшего передвижения  $\text{Na}^+$  в листья верхних ярусов и метелки [8, 13, 20]. Полученные данные наглядно показывают, что существующие механизмы эффективно предотвращают поступление и накопление засоляющих ионов в молодых листьях, поскольку как известно обратный транспорт  $\text{Na}^+$  через флоэму в стебли и корни у риса ограничен. Содержание натрия в верхних двух листьях (флаг и предфлаг) при данном уровне засоления достоверно не отличалось от пресного контроля. Принимая во внимание слабую вакуолизацию молодых клеток, не позволяющую растению локализовать в вакуолях избыток солей, можно заключить, что и в цитозоле клеток молодых, активно функционирующих листьев риса, не происходит чрезмерного накопления  $\text{Na}^+$ .

Калий выполняет ряд важных функций в клетке, являясь активатором более 50 ферментов, увеличивает вязкость цитоплазмы, тем самым повышая ее оводненность [15]. В условиях засоления  $\text{Na}^+$  конкурирует с  $\text{K}^+$  при поглощении и передвижении по общей транспортной системе растения, поскольку по свойствам он близок к калию, а концентрация его в почвенном растворе в данном случае, как правило, выше. При этом поглощение  $\text{Na}^+$  происходит как через  $\text{K}^+$ -селективные

каналы, имеющие высокое сродство с калием, так и через неселективные катионные каналы, что в свою очередь приводит к значительному повышению содержания  $\text{Na}^+$  в цитозоле клеток и увеличению отношения  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ , обуславливая метаболическую токсичность натрия [6].

Максимальное содержание  $\text{K}^+$  отмечено в верхнем ярусе листьев (6 лист) в фазу кущения, причем как на пресном контроле (3,86%), так и при засолении (3,14%) (рис 1А). В дальнейшем накопление калия снижалось с увеличением яруса листа, что, видимо, связано с перераспределением этого иона в стремительно развивающиеся генеративные органы, а также уменьшением его активного поглощения стареющей корневой системой. Этим же объясняется значительное снижение содержания  $\text{K}^+$  в зрелых и, особенно, стареющих листьях растений засоленного фона. Тем более что калий очень лабилен, не связывается прочно в тканях и клетках, и поэтому растению необходимо постоянно пополнять его запасы, активно потребляя из почвы. Недостаточное поглощение  $\text{K}^+$  в стрессовых условиях проявилось в резком снижении его содержания в листьях нижних ярусов, тогда как во флаговых листьях оно оставалось на уровне контроля.

Анализ полученных данных не выявил связи между накоплением  $\text{K}^+$  и  $\text{Na}^+$  в листьях растений риса, однако содержание калия в цитоплазме клеток было тесно связано с их оводненностью (рис. 1Г). Причем более сильная связь обнаружена у растений пресного контроля ( $r=0,94$ ) и заметно ниже у растений в условиях засоления ( $r = 0,58$ ). В фазу кущения (4, 5 лист) содержание воды в листьях растений засоленного фона оставалось на уровне контроля и было достоверно ниже во всех последующих ярусах, что не могло не сказаться на их метаболической активности. При этом в фазы трубкования и цветения оводненность тканей листа снижалась от нижнего яруса к верхнему у растений контрольного и стрессового фонов.

Не было также обнаружено связи между содержанием в листьях кальция и поступлением в них натрия, несмотря на способность  $\text{Ca}^{2+}$

изменять конформационное состояние мембран и ингибировать работу неселективных ионных каналов. При этом наибольшее содержание кальция отмечалось в стареющих и зрелых листьях: до 1,43% на пресном контроле и 1,06% – при засолении, а с повышением яруса листьев накопление в них этого иона уменьшалось (рис. 1В). В молодых листьях не отмечено достоверных различий по содержанию  $\text{Ca}^{2+}$  между растениями пресного контроля и засоленного фона.

По мнению некоторых исследователей, концентрация натрия в стебле у риса является своего рода индикаторным признаком, характеризующим проницаемость мембран корней для этого иона и его последующий транспорт из корней в стебли [18]. Величина накопления  $\text{Na}^+$  в стеблях, помимо избирательного поглощения солей, в значительной степени обуславливается интенсивностью транспирационного тока и скоростью апопластного транспорта в растениях. Однако Ядав, Флауэрс и Ио (1996) показали, что различия в транспорте натрия в растениях риса значительно выше, той величины, которую можно объяснить различиями в интенсивности роста и эффективности использования воды растениями.

Как правило, наибольшее количество натрия накапливается именно в стеблях, чем в корнях и листьях. Однако высокая скорость неконтролируемого поглощения  $\text{Na}^+$  не приводит к резкому повышению содержания его в тканях. Показано, что в условиях засоления концентрация  $\text{Na}^+$  в корнях при длительном воздействии стресса близка к постоянной, благодаря быстрому транспорту солей в стебель с транспирационным током через ксилему и экспорту из корня в почвенный раствор, тогда как в стебле она повышается, но достаточно медленно. Таким образом, общее поглощение и накопление натрия в растении в течение длительного периода засоления значительно ниже, чем при измерениях его неизбирательного поглощения во время краткосрочного засоления субстрата [15].

В нашем опыте (рис. 2) содержание натрия в стеблях риса в условиях засоления возрастало в течение вегетации и, особенно резко после цветения (с 1,02 до 2,23%), что может быть связано с усилением пассивного поглощения этого иона стареющими корнями и его неконтролируемым транспортом с транспирационным током в стебель, а также обратным транспортом из листьев и метелок. При этом содержание  $K^+$  и  $Ca^{2+}$  в стеблях растений засоленного фона оставалось неизменным на протяжении всего периода вегетации, но на уровне более низком, чем у растений пресного контроля.

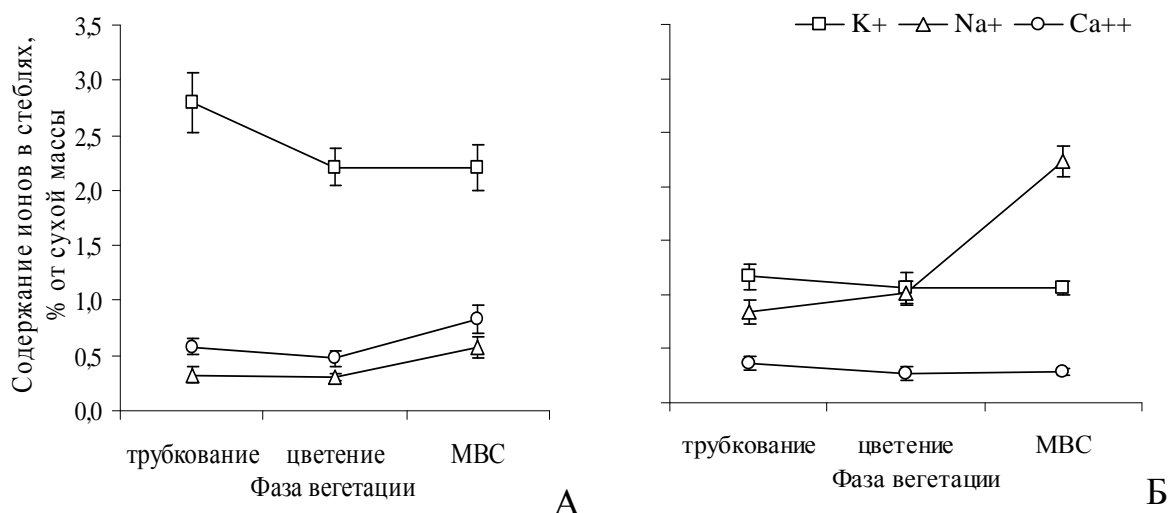


Рисунок – 2. Динамика содержания ионов в стеблях риса в онтогенезе на пресном (А) и засоленном (Б) фоне.

Корреляционный анализ не выявил взаимосвязи между накоплением  $K^+$  или  $Ca^{2+}$  в стеблях и содержанием в них  $Na^+$ . Содержание калия в стеблях имело достаточно сильную связь с оводненностью их тканей ( $r=0,74$  – для пресного фона и  $r=0,77$  – для засоленного), однако динамика этого показателя в онтогенезе в большей степени была связана с течением физиологических процессов в растениях и изменением интенсивности транспирации в разные фазы (рис. 3).

При этом различия по содержанию воды в стеблях между растениями пресного и засоленного фонов были недостоверны в кушение



и увеличивались по мере роста и развития растений, достигая максимума в цветение. Возможной причиной нарушения водного обмена и снижения скорости роста растений при засолении является дефицит кальция в тканях растений, обусловленный высоким содержанием NaCl в почве [1].

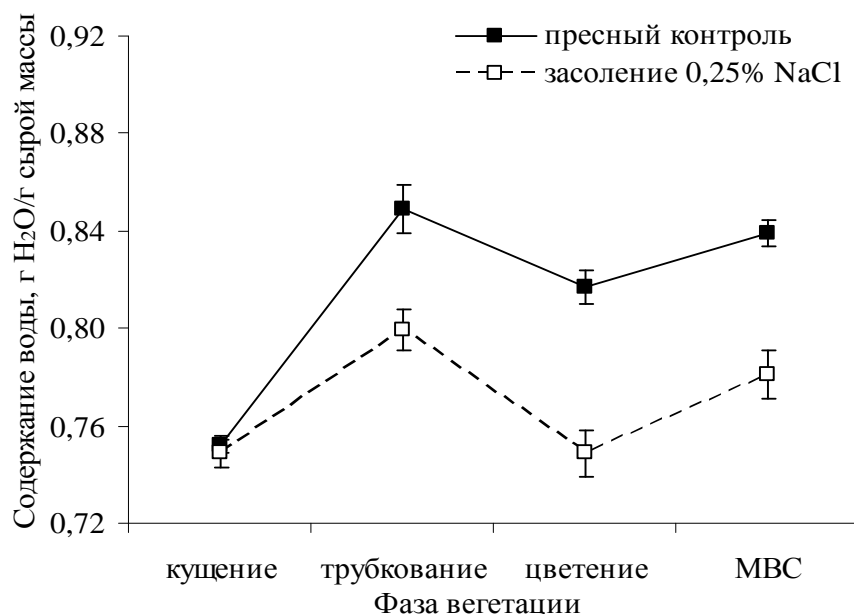


Рисунок – 3. Содержание воды в стеблях риса в онтогенезе на пресном и засоленном фоне.

В условиях 0,25% засоления NaCl сухая масса листьев снижалась у растений на 43,4%, стеблей – на 19,5% и метелок – на 53% (рис. 4Г). Такие различия в накоплении сухого вещества органами растений характеризуют действие засоления на их общее физиологическое состояние. Несмотря на максимальное накопление в стеблях натрия и минимальное – калия, масса стеблей уменьшилась в меньшей степени, чем листьев (рис. 4А, 4Б).

Это объясняется большей метаболической активностью листьев, как основного ассимилирующего органа. Угнетение растений на стрессовом фоне и недоразвитие листового аппарата приводит в итоге к двукратному уменьшению массы метелок, несмотря на то, что содержание K<sup>+</sup>, Na<sup>+</sup> и Ca<sup>2+</sup> в них не отличается от контроля (рис 4А, 4Б, 4В). Таким образом, свойство солеустойчивости, которое проявляется у растений на организменном уровне, в известной мере формируется за счет

аккумуляции ионов в тканях и частях клеток, не несущих большой метаболической нагрузки [4].

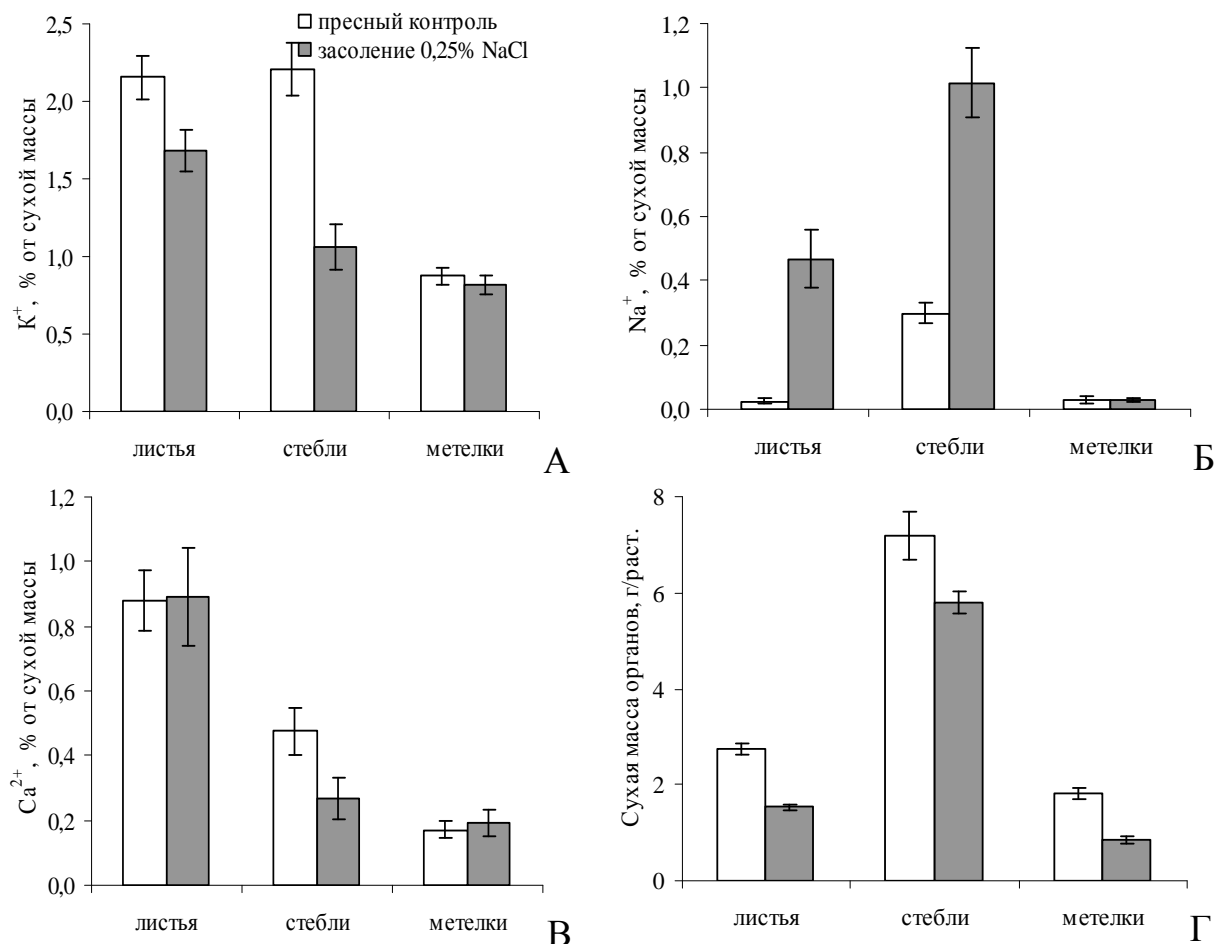


Рисунок – 4. Содержание ионов K<sup>+</sup> (А), Na<sup>+</sup> (Б) и Ca<sup>2+</sup> (В) и сухая масса органов растений риса (Г) в фазу цветения на пресном и засоленном фоне.

В связи с неодинаковым действием стресса на разные органы растений представляло интерес изучить распределение ионов K<sup>+</sup>, Na<sup>+</sup> и Ca<sup>2+</sup> в растениях риса (рис. 5). Как показали расчеты, распределение ионов K<sup>+</sup> и Ca<sup>2+</sup> по органам растений риса в фазу цветения на засоленном фоне в процентном выражении мало отличается от такового на пресном контроле, а различия в абсолютном выражении определяются лишь массой листьев, стеблей и метелок.

Накопление калия в листьях у подверженных стрессу растений увеличилось по сравнению с пресным контролем на 2,4% за счет уменьшения его накопления в стеблях (на 3,1%). Также на засоленном

фоне произошло перераспределение кальция из стеблей (-5,7%) в листья (+5,4%). Основные изменения наблюдались в распределении между органами иона  $\text{Na}^+$ , содержание которого уменьшилось в метелках растений при засолении более чем в 5 раз, тогда как в листьях увеличилось в 3,6 раза.

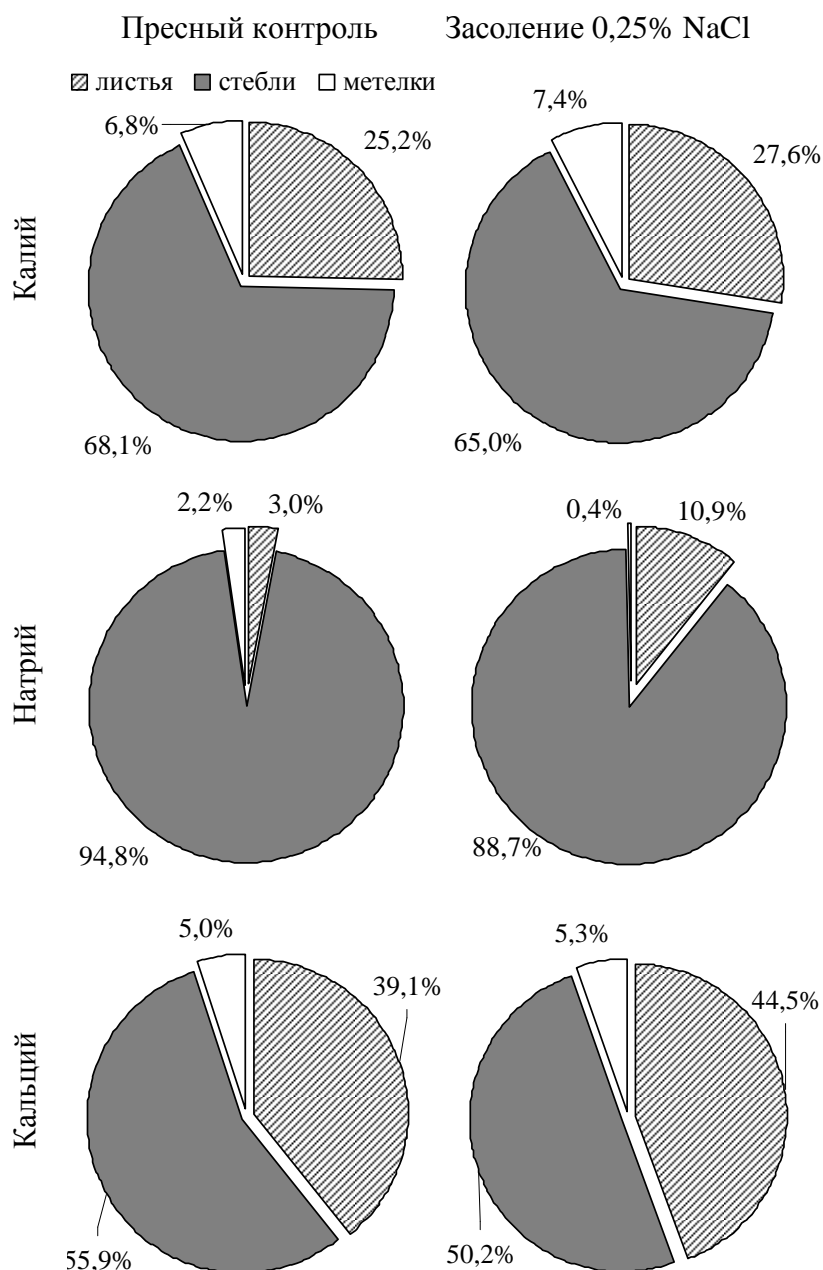


Рисунок – 5. Распределение ионов  $\text{K}^+$ ,  $\text{Na}^+$  и  $\text{Ca}^{2+}$  в растениях риса в фазу цветения на пресном и засоленном фоне.

Однако резкое снижение накопления натрия в метелках может быть обусловлено столь же значительным сокращением их массы по сравнению

с контрольными растениями. При этом накопление натрия в стеблях уменьшилось на 6,1%. Но необходимо учитывать, что эти величины лишь характеризуют относительную долю того или иного иона в тканях, тогда как их абсолютное содержание значительно различалось у растений пресного и засоленного фона.

Устойчивость растения к засолению среды изменяется в онтогенезе в связи с переходом к различным этапам развития, требующим определенной перестройки метаболических процессов. В то же время для успешного прохождения жизненного цикла и формирования жизнеспособных семян растению необходимо иметь механизмы, снижающие негативное воздействие факторов среды на основные физиологические процессы. Подтверждением этому является значительное ограничение транспорта и накопления засоляющих ионов, в частности натрия, в верхних активно функционирующих листьях и метелках. При этом содержание калия и кальция в них мало отличается от такового у контрольных растений. Тем не менее, содержание этих ионов в растении в течение вегетации во многом определяет водный статус растения и уровень их адаптации к стрессу. Поскольку обратный отток  $\text{Na}^+$  через флоэму в корни и выведение его в среду у риса ограничен, значительное количество натрия накапливается в стебле и стареющих листьях и удаляется из растения вместе с отмирающими нижними листьями. Это в свою очередь является одной из основных причин существенного сокращения общей листовой поверхности растений на засоленном фоне, наряду с уменьшением площади отдельных листьев. Несмотря на имеющиеся в растении механизмы ограничения поступления и накопления натрия в органы, несущие основную метаболическую нагрузку, как прямое токсическое, так и косвенное влияние этого иона на физиологические процессы приводит к понижению уровня фонда ассимилятов в растении, уменьшая в первую очередь рост массы запасующих тканей. Таким

образом, помимо отдельных механизмов, контролирующих поглощение и транспорт засоляющих ионов, большое значение имеет устойчивость растения на тканевом и организменном уровне, т.е. способность перераспределять вещество и энергию для минимизации негативного действия стресса.

### Литература

1. Будаговская Н.В. Нарушение процессов роста и транспорта воды в растениях при засолении и блокировании кальциевых каналов / Н.В. Будаговская // Тезисы докладов Всероссийского симпозиума «Растение и стресс». – Москва, 2010. – С. 70-71.
2. Костина А.Е. Градиентная система распределения хлора и золы в растениях и ее эколого-физиологическое значение / А.Е. Костина, В.Ф. Портянко, М.К. Дулова // Физиология растений. – 1975. – № 3. – С. 631 - 633.
3. Куркаев В.Т. Сельскохозяйственный анализ и основы биохимии растений / В.Т. Куркаев, С.М. Ерошкина, А.А. Пономарев. – М.: Колос, 1977. – 240 с.
4. Лапина Л.П. Локализация солей в клетках как один из механизмов приспособления растений к условиям засоления / Л.П. Лапина // Устойчивость растений к экстремальным условиям среды: тез. докл. Всесоюзн. конф. “Проблемы и пути повышения устойчивости растений к болезням и экстремальным условиям среды в связи с задачами селекции”. Ч.1. – Л., 1981. – С. 92-93.
5. Соловьев В.А. Об угнетении роста отдельных органов растения тыквы при воздействии хлористым натрием / В.А. Соловьев // Физиология растений. – 1969. – Т. 16, № 1. – С. 136-138.
6. Abdul Kader Md. Uptake of sodium in protoplasts of salt-sensitive and salt-tolerant cultivars of rice, *Oryza sativa* L. determined by the fluorescent dye SBFI. / Kader Md. Abdul, S. Lindberg // Journal of Experimental Botany. – Vol. 56, No. 422, 2005. – P. 3149-3158
7. Akita S. Physiological basis of differential response to salinity in rice cultivars/ S. Akita, G.S. Cabuslay // Plant and Soil. – 123, 1990. – P. 277-294.
8. Blumwald E. Sodium transport and salt tolerance in plants / E. Blumwald // Current Opinion in Cell Biology. – 12, 2000. – P. 431-434.
9. Clarkson D.T., Hanson J.B. The mineral nutrition of higher plants / D.T. Clarkson, J.B. Hanson // Annu. Rev. Plant Physiol. – 31, 1980. – P. 267.
10. Cramer G.R. Sodium-calcium interactions under salinity stress. In: Läuchli A., Lüttge U. eds. Salinity. Environment-plant-molecules. Dordrecht: Kluwer, 2002. – P. 205-227.
11. Matsushita N., Maroh T. Characterization of Na<sup>+</sup> exclusion mechanism of salt-tolerant reed plants in comparison with salt-sensitive rice plants / N. Matsushita, T. Maroh // Physiologia Plantarum. – 83, 1991. – P. 170-176.
12. Mix G. Aus dem Institut für Nutzpflanzenforschung-Pflanzenernährung der TU Berlin, Diss. D. 83. In Proceedings of the First FAO/SIDA Seminar on improvement and production of field food crops for plant scientist from Africa and the Near East. Ed. K Mengel, pp. 339-350. FAO of the UN, Rome, 1973.

13. Qiu Q. Regulation of vacuolar Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> exchange in *Arabidopsis thaliana* by the salt-overly-sensitive (SOS) pathway / Q. Qiu, Y. Guo, F.J. Quintero, J.M. Pardo, K.S. Schumaker, J.K. Zhu // *Journal of Biological Chemistry*. - 279, 2004. – P 207-215.
14. Shah S.H. Supplemental Calcium Regulates Prolin Accumulation in NaCl-stressed Suspension Cultures of *Oryza sativa*. L. At the Level of mRNA Translation / S.H. Shah, S. Tobita, M. Shono // *Pakistan Journal of Biological Sciences*. – 4 (6), 2001. – P. 707-710.
15. Tester M. Na<sup>+</sup> Tolerance and Na<sup>+</sup> Transport in Higher Plants / M. Tester, R. Davenport *Annals of Botany*. – 91, 2003. – P. 503-527.
16. Wild A. Russel's soil conditions and plant growth. 11<sup>th</sup> end. Harlow: Longman. Chapter 27, 1988. – P. 206-210.
17. Yadav R. The involvement of the transpirational bypass flow in sodium uptake by high- and low-sodium-transporting lines of rice developed through intravarietal selection / R. Yadav, T. J. Flowers, A. R. Yeo // *Plant, Cell and Environment*. – 1996, 19. – P. 329-336.
18. Yeo A.R., Flowers T.J. The absence of an effect of the Na/Ca ratio on sodium chloride uptake by rice (*Oryza sativa* L.) / A.R. Yeo, T.J. Flowers // *New Phytologist*. – 99, 1985. – P. 81-90
19. Yeo A.R., Yeo M.E., Flowers S.A. and Flowers T.J. Screening of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes for physiological characters contributing to salinity resistance, and their relation to overall performance / A.R. Yeo, M.E. Yeo, S.A. Flowers and T.J. // *Flowers Theoretical and Applied Genetics*. – 79, 1990. – P. 377-384.
20. Zhu J.K. Plant salt tolerance. *Trends in Plant Science*. – 6, 2001. – P. 66-71.

#### References

1. Budagovskaja N.V. Narushenie processov rosta i transporta vody v rastenijah pri zasolenii i blokirovanii kal'cievych kanalov / N.V. Budagovskaja // *Tezisy dokladov Vserossijskogo simpoziuma «Rastenie i stress»*. – Moskva, 2010. – S. 70-71.
2. Kostina A.E. Gradientnaja sistema raspredelenija hlora i zoly v rastenijah i ee jekologo-fiziologicheskoe znachenie / A.E. Kostina, V.F. Portjanko, M.K. Dulova // *Fiziologija rastenij*. – 1975. – № 3. – S. 631 - 633.
3. Kurkaev V.T. Sel'skohozjajstvennyj analiz i osnovy biohimii rastenij / V.T. Kurkaev, S.M. Eroshkina, A.A. Ponomarev. – M.: Kolos, 1977. – 240 s.
4. Lapina L.P. Lokalizacija solej v kletkah kak odin iz mehanizmov prisposoblenija rastenij k uslovijam zasolenija / L.P. Lapina // *Ustojchivost' rastenij k jekstremal'nym uslovijam sredy: tez. dokl. Vsesojuzn. konf. "Problemy i puti povyshenija ustojchivosti rastenij k boleznyam i jekstremal'nym uslovijam sredy v svjazi s zadachami selekcii"*. Ch.1. – L., 1981. – S. 92-93.
5. Solov'ev V.A. Ob ugnetenii rosta otdel'nyh organov rastenija tykvy pri vozdeystvii hloristym natriem / V.A. Solov'ev // *Fiziologija rastenij*. – 1969. – T. 16, № 1. – S. 136-138.
6. Abdul Kader Md. Uptake of sodium in protoplasts of salt-sensitive and salt-tolerant cultivars of rice, *Oryza sativa* L. determined by the fluorescent dye SBFI. / Kader Md. Abdul, S. Lindberg // *Journal of Experimental Botany*. – Vol. 56, No. 422, 2005. – P. 3149-3158
7. Akita S. Physiological basis of differential response to salinity in rice cultivars/ S. Akita, G.S. Cabuslay // *Plant and Soil*. – 123, 1990. – P. 277-294.
8. Blumwald E. Sodium transport and salt tolerance in plants / E. Blumwald // *Current Opinion in Cell Biology*. – 12, 2000. – P. 431-434.
9. Clarkson D.T., Hanson J.B. The mineral nutrition of higher plants / D.T. Clarkson, J.B. Hanson // *Annu. Rev. Plant Physiol*. – 31, 1980. – P. 267.

10. Cramer G.R. Sodium-calcium interactions under salinity stress. In: Läuchli A., Lüttge U. eds. Salinity. Environment-plant-molecules. Dordrecht: Kluwer, 2002. – P. 205-227.
11. Matsushita N., Maroh T. Characterization of Na<sup>+</sup> exclusion mechanism of salt-tolerant reed plants in comparison with salt-sensitive rice plants / N. Matsushita, T. Maroh // *Physiologia Plantarum*. – 83, 1991. – P. 170-176.
12. Mix G. Aus dem Institut für Nutzpflanzenforschung-Pflanzenernährung der TU Berlin, Diss. D. 83. In Proceedings of the First FAO/SIDA Seminar on improvement and production of field food crops for plant scientist from Africa and the Near East. Ed. K Mengel, pp. 339-350. FAO of the UN, Rome, 1973.
13. Qiu Q. Regulation of vacuolar Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> exchange in *Arabidopsis thaliana* by the salt-overly-sensitive (SOS) pathway / Q. Qiu, Y. Guo, F.J. Quintero, J.M. Pardo, K.S. Schumaker, J.K. Zhu // *Journal of Biological Chemistry*. – 279, 2004. – P 207-215.
14. Shah S.H. Supplemental Calcium Regulates Proline Accumulation in NaCl-stressed Suspension Cultures of *Oryza sativa*. L. At the Level of mRNA Translation / S.H. Shah, S. Tobita, M. Shono // *Pakistan Journal of Biological Sciences*. – 4 (6), 2001. – P. 707-710.
15. Tester M. Na<sup>+</sup> Tolerance and Na<sup>+</sup> Transport in Higher Plants / M. Tester, R. Davenport *Annals of Botany*. – 91, 2003. – P. 503-527.
16. Wild A. Russel's soil conditions and plant growth. 11<sup>th</sup> ed. Harlow: Longman. Chapter 27, 1988. – P. 206-210.
17. Yadav R. The involvement of the transpirational bypass flow in sodium uptake by high- and low-sodium-transporting lines of rice developed through intravarietal selection / R. Yadav, T. J. Flowers, A. R. Yeo // *Plant, Cell and Environment*. – 1996, 19. – P. 329-336.
18. Yeo A.R., Flowers T.J. The absence of an effect of the Na/Ca ratio on sodium chloride uptake by rice (*Oryza sativa* L.) / A.R. Yeo, T.J. Flowers // *New Phytologist*. – 99, 1985. – P. 81-90
19. Yeo A.R., Yeo M.E., Flowers S.A. and Flowers T.J. Screening of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes for physiological characters contributing to salinity resistance, and their relation to overall performance / A.R. Yeo, M.E. Yeo, S.A. Flowers and T.J. // *Flowers Theoretical and Applied Genetics*. – 79, 1990. – P. 377-384.
20. Zhu J.K. Plant salt tolerance. *Trends in Plant Science*. – 6, 2001. – P. 66-71.