

УДК 655.18:581.1.046

UDC 655.18:581.1.046

06.00.00 Сельскохозяйственные науки

06.00.00 Сельскохозяйственные науки

**К ВОПРОСУ СОЛЕУСТОЙЧИВОСТИ РИСА
(ОБЗОР)****REVISITING THE RICE SALT RESISTANCE
(REVIEW)**

Ткачева Маргарита Сергеевна
научный сотрудник
РИНЦ SPIN-код=8479-5568
*Всероссийский научно-исследовательский
институт риса, Краснодар, Россия*

Tkacheva Margarita Sergeevna
scientist
RSCI SPIN-code=8479-5568
*All-Russian Rice Research Institute, Krasnodar,
Russia*

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

Doseeva Olga Alexandrovna
Cand.Agr.Sci., senior state inspector
*Federal Service for Veterinary and Phytosanitary
Surveillance in the Krasnodar Region and the
Republic of Adygea, Krasnodar, Russia*

Суммарный ареал засоленных почв рисовых оросительных систем Кубани достигает почти 80 тыс. га. Засоление и осолонцевание здесь являются лимитирующими факторами при выращивании риса и сопутствующих культур. В связи с этим устойчивость растений к засолению почвы является актуальной проблемой растениеводства, привлекающей внимание многих исследователей и практиков сельского хозяйства в связи с необходимостью повышения урожая на засоленных почвах. Солеустойчивость культурных растений определяется совокупностью свойств, в основе которых лежат специфические адаптационные механизмы. Эти механизмы отличны по своей природе и связаны с разными уровнями структурной организации растений от молекулярного до организменного. Изучение адаптационных механизмов на разных уровнях структурной организации растений имеет большое значение для повышения урожая сельскохозяйственных культур на засоленных почвах. Статья является обзорной работой с детальным анализом научных исследований солеустойчивости растений, в частности риса, в которых освещены вопросы, объясняющие угнетение растений в условиях засоления, действие механизмов солеустойчивости, отражены достижения и развитие этого направления научных разработок, а также практические результаты работ, имеющиеся в научной литературе

The total area of saline soils of rice irrigation systems in the Kuban region reaches almost 80 thousands hectares. Salinization and alkalization here become a limiting factor for cultivating rice and companion crops. In this regard, the tolerance of plants to soil salinity is a current problem of plant breeding that attracts the attention of many agricultural researchers whereas it is necessary to increase the yield in saline soils. Salt tolerance of crop plants is defined by a combination of properties which are based on the specific adaptation mechanisms. These mechanisms differ in nature and are associated with different levels of structural organization of the plant – from molecular to organismic one. The study of adaptation mechanisms at different levels of structural organization of plants is very important for increasing yield in saline soils. This article is a review giving a detailed analysis of plant salt tolerance research, particularly rice, which addresses the issues of inhibition of plant growth under saline conditions, the mechanisms of salt tolerance, the achievements and development of this branch of scientific research, as well as the application results of work found in the scientific literature

Ключевые слова: РИС, СОЛЕУСТОЙЧИВОСТЬ, АДАПТИВНАЯ РЕАКЦИЯ, ЗАСОЛЯЮЩИЕ ИОНЫ

Keywords: RICE, SALT RESISTANCE, ADAPTIVE BEHAVIOUR, SALINIFICATION IONS

На Земном шаре около четверти почв сельскохозяйственного назначения в той или иной мере засолены, и, по прогнозам, к 2050 году этот процесс затронет более 50 % возделываемых территорий. В условиях

солевого стресса замедляется рост растений, нарушается водный статус и ионный гомеостаз, сокращается площадь ассимиляционной поверхности, снижается продуктивность сельскохозяйственных культур. В связи с этим солеустойчивость растений имеет большое практическое значение для получения устойчивого урожая на засоленных почвах [1, 2].

Солеустойчивость – это генетически детерминируемый признак, не имеющий конкретного числового выражения [3].

Различают два понятия солеустойчивости растений – биологическую и агрономическую. Под биологической солеустойчивостью вида или сорта, понимают тот предел засоления, при котором растения еще способны завершить полностью онтогенетический цикл развития и сформировать всхожие семена. В агрономическом же понимании солеустойчивость это способность растений противостоять снижению величины элементов структуры урожайности при выращивании их на засоленной почве [4].

Согласно классификации солеустойчивости растений, разработанной ВИР, виды злаковых и бобовых растений располагают по степени устойчивости к засолению в следующий нисходящий ряд: житняк > волоснец > костер > пырей > кохия > ячмень > пшеница > рис > овес > сорго > просо > донник > кукуруза > нут > чина > люпин > бобы > чечевица > фасоль > вика > горох > вигна > соя [5]. Более высокую в целом толерантность злаковых по сравнению с бобовыми ученые объясняют тем, что центрами происхождения и формирования многих из них (пшеница, ячмень, овес, рис, просо, сорго) являются аридные районы Северной Африки и Юго-Восточной Азии, отличающиеся значительным распространением засоленных почв. Длительная эволюция и многовековая культура злаков в этих районах способствовали отбору наиболее устойчивых к засолению форм растений и закреплению в потомстве этого признака [6]. Различия толерантности к абиотическим стрессам, в том числе и к засолению, имеются не только между различными видами сельскохозяйственных

культур, но и между сортами одной и той же культуры. Причем, чем более обширный ареал занимает возделываемый вид растений, тем больше амплитуда различий между сортами этого вида по степени устойчивости к стрессу [3].

Вредное воздействие солей на растения связывают с повышением осмотического потенциала в клетке, нарушением водного режима, избыточным поглощением и накоплением ионов солей в клетках, дефицитом отдельных элементов корневого питания в результате дисбаланса ионов в почве, изменением гормонального баланса в органах и тканях растений [7].

Существует несколько теорий, объясняющих угнетение растений в условиях засоления. Согласно одной из них, это явление обуславливается осмотическим влиянием растворов солей. В соответствии с другой – угнетение растений является следствием токсического воздействия поглощенных ионов на физиолого-биохимические процессы. Однако в условиях засоления на растение действуют оба фактора – как осмотический, так и токсический, но влияние каждого из них определяется качеством и степенью засоления, а также реакцией растения на солевой стресс [4].

Установлено, что одни соли оказывают на растение преимущественно осмотическое действие, проявляющееся в обезвоживании протоплазмы клеток, другие – токсическое, при котором ухудшается обмен веществ. Отмечено так же, что засоление приводит к увеличению осмотического давления почвенного раствора и аккумуляции ионов до опасных концентраций. Основная причина гибели растений при высоких концентрациях солей в корнеобитаемом слое – глубокое, необратимое нарушение обмена веществ [8].

Осмотическое давление концентрированного почвенного раствора на сильнозасоленных почвах может превышать сосущую силу семян, в этом

случае семена не впитывают влагу и некоторое время находятся как бы в законсервированном состоянии в почве. С уменьшением концентрации почвенного раствора, например, при подаче на поле воды или в результате других причин, семена начинают впитывать влагу и прорастать [9].

Исследования механизма токсического действия солей на растительную клетку показали, что ионы солей, проникая в клетку, вызывают коллоидно-химические изменения, влияют на вязкость и степень дисперсии плазменных коллоидов. Ядовитость солей находится в прямой зависимости от способности их проникновения в плазму клеток. Соли, легко проникающие и быстро накапливающиеся в растительной клетке, более токсичны для растительного организма. Например, при хлоридном засолении почвы четко выявляются специфические действия ионов хлора, которые быстро проникают в клетки растений [10].

Японские ученые установили, что рис имеет осмотическую приспособляемость к концентрированной солевой среде. Причиной же повреждения растений следует считать избыточное накопление в побегах иона хлора, при этом его поглощение растением и передвижение не связано с метаболизмом [8].

Результаты исследований, проведенных на рисе, также показали, что хлор накапливался в листьях в большем количестве, чем в корнях, а незначительное проникновение его в генеративные органы определяется небольшой емкостью вакуолей их клеток, повышенной вязкостью протоплазмы и, наконец, существованием в растениях определенных барьеров, которые препятствуют проникновению этого иона [11, 12].

Б.П. Строганов [4] на основании своих исследований пришел к выводу, что растения приспособляются не вообще к засолению, а к отдельному типу солевого состава почв. Поэтому солеустойчивость растений, по его мнению, следует подразделять на сульфатоустойчивость, хлоридоустойчивость, содоустойчивость, солонцеустойчивость.

Многие исследователи считают, что нет никаких оснований говорить о разных типах солеустойчивости растений. Известно, что различие реакций растений на разный тип засоления наблюдается только при низком его уровне. При повышении же концентрации засоляющих ионов в почвенном растворе эти различия стираются. Установлено, что для солечувствительных сортов и культур, предел, при котором исчезают различия в эффекте разных типов засоления, находится в области осмотического раствора 5-6 ат., а для устойчивых он сдвигается к 7-8 ат. [13, 14].

Меньший угнетающий эффект сульфатов при слабом уровне засоления объясняется тем, что в этой области заметную роль играет не избыток солей как таковой, а физиологические различия роли ионов в метаболизме. Сера в составе сульфат-иона является макроэлементом минерального питания растений, и небольшой избыток этого иона в субстрате (особенно на обедненных почвах) может играть положительную роль. Хлор даже при малых концентрациях оказывает отрицательное влияние на ряд процессов метаболизма. При более же высоких уровнях засоления, когда в большей степени проявляется отрицательный эффект осмотического фактора (не зависящий от химического состава соли, а только от ее концентрации), различия в эффекте действия на растения разных ионов исчезают. Однако и там, где наблюдается действие разных типов засоления (при низком уровне), они носят не качественный, а лишь чисто количественный характер [15].

В вопросе о степени токсичности катионов и анионов среди исследователей до сих пор нет единого мнения. Большинство из них ведущую роль отдает последним, объясняя это тем, что степень токсичности основных водорастворимых солей, а также тип засоления почвы классифицируется по содержанию анионов и их соотношению [4].

Процесс засоления тесно связан с увеличением содержания в почве натрия, способного к обмену на другие катионы. В зависимости от степени засоления доля этого иона может составлять 20-40 % от общей поглотительной способности почв [8].

Поскольку натрий является одним из основных компонентов засоленных почв, то осморегуляция у многих растений, в том числе и у риса, осуществляется в первую очередь с помощью его накопления. Исследованиями установлено, что в растениях риса в условиях хлоридного засоления почвы резко возрастает концентрация натрия. Одновременно в результате конкурентных взаимоотношений ионов понижается содержание калия. Дисбаланс этих катионов в цитоплазме клеток приводит к нарушениям в метаболизме, торможению роста растений, снижению их урожайности [16].

Установлено, что солеустойчивые сорта обладают более высокой способностью к избирательному транспортированию ионов [17]. Исследованиями была подтверждена гипотеза о наличии потенциалзависимых Ca^{2+} - Na^{+} каналов в тонопласте растительных клеток. Также обнаружено, что поглощение натрия происходит через Na^{+} -проводящие каналы. Оно связано с работой K^{+} -проводящих каналов и частично ингибируется присутствием во внешнем растворе ионов кальция. Кроме того, при высоких концентрациях натрия и хлора в питательной среде, растения заметно увеличивают накопление Ca^{2+} в своих клетках [7, 12, 18, 19, 20].

Одним из механизмов адаптации к высоким концентрациям солей считается поддержание внутриклеточного содержания K^{+} на определенном уровне. Это заключение основано на данных о том, что содержание ионов калия в органах солеустойчивых сортов всегда выше солечувствительных [7].

Сильному изменению в тканях органов растений при хлоридном засолении подвергается отношение K/Na , которому многие авторы придают большое значение при изучении солеустойчивости. У риса в условиях среднего хлоридного засоления почвы нарушается баланс катионов в листьях за счет накопления ионов Na^+ и снижения концентрации ионов K^+ . При этом значительно увеличивается содержание общего азота, подавляется фотосинтетическая деятельность, главным образом за счет уменьшения ассимиляционной поверхности растений и продолжительности ее функционирования [21]. Есть точка зрения, что по содержанию Na и K и их соотношению в надземной части растения можно тестировать сорта на солеустойчивость. Однако до сих пор не установлены наиболее информативные фазы развития и органы риса для анализа на содержание Na и K , а также не определены диапазоны их накопления, характеризующие уровень солеустойчивости сортов. [22]

Засоление вызывает нарушения в обмене веществ растений, приводящие к снижению ростовой функции растительного организма. Их уровень зависит от степени и качества засоления почвы, возраста растений и их толерантности [4, 10].

По мнению, Л. А. Бойко [23], солеустойчивость растений обусловлена изменениями в поглощающей деятельности корневой системы на протяжении периода их вегетации. В фазу кущения, когда растения обладают наивысшей устойчивостью к избытку солей в почве, в корнях преимущественно функционирует активный процесс поглощения ионов, связанный с уровнем метаболизма, который ограничивает поступление балластных солей в ткани растений. Пассивное поглощение солей с транспирационным током через свободное пространство клеточных стенок в этот период невелико. С возрастом эта ситуация меняется: избирательное поглощение солей уменьшается, а пассивное резко возрастает в результате увеличения поверхности стенок клеток

корней, доступной для свободной диффузии ионов. Это приводит к накоплению засоляющих ионов в тканях растений, а отсюда, и к более сильным нарушениям в метаболизме, к торможению роста, развития и формирования генеративных органов [24]. Вероятно, соотношение активного и пассивного поглощения ионов солей у разных по солеустойчивости видов растений и их сортов в процессе онтогенеза изменяется неодинаково, что в определенной степени и определяет их уровень устойчивости к солевому стрессу [7].

Очень часто на засоленных землях получают густые всходы риса, но к моменту появления 3-4 листьев они сильно изреживаются. Исследования, проведенные Н.С. Туром, показали, что соли затрудняют общее дыхание растений, препятствуя протеканию фотосинтеза. У проростков происходит смена дыхательных систем от цитохромной к полифенольной, и затем переход к флавиновым оксидазам. В возрасте 2-3 листьев уровень активности цитохромной и флавиновой систем невысок и главная роль принадлежит полифенольным оксидазам, но деятельность этих ферментов замедляется в результате высокой концентрации солей, потому проростки гибнут [25, 26].

В фазу кущения рис отличается достаточно высокой устойчивостью к засолению почвы и сортовые различия по морфологическим признакам побегов, связанных с уровнем устойчивости к солевому стрессу, проявляются незначительно [16, 21].

Г.В. Удовенко отмечает, что более высокая степень устойчивости сорта к внешнему фактору обуславливается, с одной стороны, способностью растений сохранять нормальный уровень метаболизма при более широком интервале значений напряженности этого фактора, т.е. обеспечивается повышенной буферностью организма, и с другой, – большей скоростью выработки у них защитных изменений метаболизма

тогда, когда напряженность экстремального фактора выходит за пределы допустимой нормы [27].

Разные по устойчивости сорта качественно однотипно реагируют на действие солевого стресса, однако, они отличаются как по степени различных нарушений, так и по скорости и глубине перестройки метаболизма в ответ на раздражитель или по скорости восстановления нормального уровня жизнедеятельности после прекращения действия экстремального фактора [4].

Сравнительное изучение природы адаптивных реакций растений на воздействие различных стресс-факторов указывает на существование как специализированных, так и общих систем (механизмов) устойчивости к ним. Как известно, ответ организма на действие экстремальных факторов проходит две последовательные стадии – стрессорную реакцию и специализированную адаптацию. Если первичная реакция направлена на предотвращение интенсивного повреждения клеток, то в основе долговременной адаптации лежит новообразование отсутствующих ранее макромолекул и формирование механизмов специализированной устойчивости [28].

Следует сразу отметить, что физиологические реакции клеточного уровня в ответ на стрессовые воздействия исследованы несравнимо больше, чем адаптация на иных, более высоких уровнях биологической организации. При любых экстремальных воздействиях в растительном организме, как показывают многочисленные данные, наблюдаются изменения разнообразных физиологических параметров. Это обусловлено взаимосвязью отдельных процессов в растении и саморегулируемостью его метаболизма в целом. Однако анализ динамики изменения физиологических параметров при стрессах и характера взаимосвязей отдельных звеньев метаболизма позволяет выделить первичные (основные) нарушения, обусловленные непосредственным действием

стресса на клетку, вторичные отклонения, вызванные первичными нарушениями метаболических функций, и результирующие изменения ряда интегральных параметров в организме [5].

К первичным нарушениям следует отнести, прежде всего, изменения в осморегуляции цитоплазмы, биоэнергетических процессах, структурной целостности и составе мембран, а так же структурном состоянии ядерной ДНК. В эту же группу первичных отклонений можно включить изменения активности ферментных систем и гормонального статуса. Примером может служить окислительная детоксикация сульфоксидов и диаминов, образующихся в клетках растений вследствие повышения концентрации солей в среде [10].

Многие авторы указывают на нарушения липидно-компонентного состава, структурного состояния и целостности внутриклеточных мембран при действии солевого стресса. Это ведет к нарушению компарметации метаболитов в клетке и значительной дискоординации всего метаболизма. Подчеркивается, что мембраны в силу своей липофильности и функционирования локализованных в них систем активного транспорта являются препятствием для накопления засоряющих ионов в цитоплазме [4, 24, 29, 30].

Быстрое и существенное изменение ферментной активности при засолении отмечено во многих публикациях. Однако в условиях *in vivo*, когда проявляются сильные буферные свойства цитоплазмы, активность ферментов обнаруживает слабую подверженность воздействиям условий внешней среды [17].

Что касается гормонального статуса растений, то ученые здесь довольно единодушно отмечают его быстрое изменение при солевом стрессе в сторону усиления ингибированной и ослабления стимулярной активности [13, 31].

Таким образом, изменения в метаболизме растений, наблюдаемые сразу же после начала стрессового воздействия на растение и сохраняющиеся в течение всего периода стрессового давления, относятся к первичным повреждениям, вызываемым непосредственным воздействием засоления на жизнедеятельность организма, реализуемую на клеточном уровне [4].

Большинство же физиологических изменений в клетках организма в стрессовых ситуациях следует отнести, очевидно, к вторичным отклонениям, являющимся результатом не прямого действия стрессового фактора на ту или иную функцию либо процесс, а следствием указанных выше первичных повреждений, метаболически «переданных» на основные звенья по каналам взаимосвязей обмена веществ [5, 32].

Функционально наиболее важное значение в реакции растений на стрессы среди вторичных отклонений имеют, прежде всего, торможение синтеза белка и других структурообразующих веществ, а также подавление деления и растяжения клеток [3].

Суммарным отражением всех указанных выше первичных физиологических нарушений и вторичных отклонений являются интегрирующие изменения важных физиологических функций растительного организма – прежде всего прироста биомассы, ассимиляционной поверхности, а также интенсивности поглощения минеральных элементов питания, скорости постоянного обновления внутриклеточных структур и органелл, скоординированного соотношения интенсивности процессов новообразования и распада генезисно родственных метаболитов как важнейшего условия обмена веществ в клетке [20, 33].

Солеустойчивость растений так же определяется совокупностью свойств, в основе которых лежат специфические адаптационные механизмы. Условно они делятся на две группы. Механизмы первой

группы запускают реакции метаболизма, которые нейтрализуют неблагоприятное действие засоляющих ионов. Ко второй группе относятся механизмы устойчивости, связанные с процессами ионного транспорта. Однако, растение в силу поливариантности метаболических путей способно реагировать на один и тот же стресс, изменяя протекание нескольких физиолого-биохимических процессов, представляющих собой сложную иерархическую систему, одновременно функционирующую на разных уровнях биологической организации (клетка, организм, популяция) [5, 29].

Таким образом, работы по изучению механизмов устойчивости растений к действию высоких концентраций солей носят как фундаментальный, так прикладной характер. Установлено, что различия между сортами многих видов растений по уровню толерантности наследственно сохраняются в ряду поколений, т.е. являются генетически детерминированными. Наследственная информация об этих признаках проявляется во взаимодействии генотипа с внешней средой, которое выражается в изменениях у разнообразных физиологических процессов их интенсивности, уровня, стабильности. Поэтому от четкого представления о физиологической природе тех или иных свойств растений и учета этих сведений во многом зависит успех работы, как при селекции солеустойчивых сортов, так и при разработке различных агротехнических приемов, способствующих нормализации роста и развития растений в условиях солевого стресса.

Литература

1. Мохаммед А.М. Аккумуляция осмолитов растениями различных генотипов рапса при хлоридном засолении / А.М. Мохаммед, Г.Н. Ралдугина, В.П. Холодова, В.В. Кузнецов // Физиология растений. 2005. Т. 53. № 5. С. 732-738.
2. Строганов Б.П. Метаболизм растений в условиях засоления. М.: Наука, 1976. 646 с.

3. Жученко А.А. Адаптивная система селекции растений (эколого-генетические основы). М.: Изд-во РУДН, 2001. 780 с.
4. Строганов Б.П. Физиологические основы солеустойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 365 с.
5. Драгавцев В.А. Физиологические основы селекции растений / В.А. Драгавцев, Г.В. Удовенко, Н.Ф. Батыгин и др. Санкт-Петербург, ВИР, 1995. 650 с.
6. Шевелуха В.С. Периодичность роста сельскохозяйственных растений и пути его регулирования – М., 1980. 102 с.
7. Гишева Н.Г. Проблемы селекции риса на солеустойчивость / Н.Г. Гишева, А.Х. Шеуджен // Вестник КНЦ АМАН. 1999. Вып. 5. С. 10-16.
8. Тулякова З.Ф. Рис на засоленных землях – М.: Колос. 1971. 176 с.
9. Тулякова З.Ф. Рис на засоленных землях - изд. 2-е, перераб. и доп. – М.: Колос, 1978. 113 с.
10. Строганов Б.П. Проблемы солеустойчивости растений/ Б.П. Строганов, Л.К. Клышев, Р.А. Азимов и др. Ташкент: ФАН, 1989. 184 с.
11. Портянко В.Ф. Распределение хлора и йода в растениях / В.Ф. Портянко, А.Е. Костина, М.К. Дулова и др. // Физиология растений. 1970. Т. 17. № 1. С. 169-173.
12. Третьяков Г.И. Кинетика фотоиндуцированной хемолуминесценции листьев риса при действии солей / Г.И. Третьяков, А.Т. Девяткина // Физиологические аспекты повышения урожайности риса: Тр. СХИ. 1988. Вып. № 288 (316). С. 17-24.
13. Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям. Методическое руководство /под ред. Г.В. Удовенко. Л., 1988. 227 с.
14. Удовенко Г.В. Влияние засоления на состояние и активность фотосинтезирующего аппарата растений / Г.В. Удовенко, Л.А. Семушина, В.С. Сааков и др. // Физиология растений. 1974. Т. 21. № 3. С. 623-629.
15. Удовенко Г.В. Особенности различных методов оценки солеустойчивости растений / Г.В. Удовенко, Л.А. Семушина, В.Н. Синельникова // Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды / под редакцией Г.В. Удовенко. Л.: Колос, 1976. С.228 - 238.
16. Воробьев Н.В. Определение содержания ионов натрия и калия в листьях при оценке сортообразцов риса на солеустойчивость / Н.В. Воробьев, Т.П. Журба, Ф.П. Сито // Бюл. НТИ ВНИИ риса. 1990. Вып. 39. С. 6-9.
17. Берестовский Г.Н. Ионные каналы тонопласта клеток харовых водорослей. Роль ионов кальция в возбуждении/ Г.Н. Берестовский, Н.Я. Востриков, В.З. Луневский //Биофизика. 1976. Т. XXI. № 5. С. 829-833.
18. Гишева Н.Г., Шеуджен А.Х. Солеустойчивость риса. Краснодар, 1998. 51 с.
19. Соловьев В.А. Влияние высоких концентраций NaCl на поступление и распределение K^+ и Na^+ в растениях тыквы при изолированном питании // Физиология растений. 1966. № 2. С. 320-326.
20. Третьякова О.И. О влиянии температуры на проявление защитной функции Ca^{2+} при выращивании растений риса в условиях засоления / О.И. Третьякова, Ю.П. Федулов, Н.С. Котляров и др. // Сельскохозяйственная биология. 2000. №3. С. 73-79.
21. Воробьев Н.В. Продуктивность риса в условиях хлоридного засоления у разных сортов / Н.В. Воробьев, Т.П. Журба // Бюл. НТИ ВНИИ риса. 1989. Вып. 38. С. 18-21.
22. Досеева О.А., Ткаченко Ю.А. Распространение почв и почвенные процессы в условиях засоления рисовых оросительных систем / О.А. Досеева, Ю.А. Ткаченко // Рисоводство. 2005. №7. С. 79-84.
23. Бойко Л.А. Физиология корневой системы растений в условиях засоления. Л.: Наука, 1962. 95 с.

24. Матухин Г.Р. Физиология приспособления культурных растений к засолению почвы. Ростов-на-Дону: Изд-во РГУ, 1963. 218 с.
25. Тур Н.С. Особенности возделывания риса на засоленных землях. Краснодар: Краснод. кн. изд-во, 1978. 113 с.
26. Тур Н.С., Колесников Г.П., Брус А.Г. Фотосинтетическая продуктивность сортов риса в условиях засоления // Бюл. НТИ ВНИИ риса. 1980. Вып. 28. С. 20-25.
27. Удовенко Г.В. Солеустойчивость культурных растений. Л.: Колос, 1978. 302с.
28. Кузнецов В.В. Общие системы устойчивости хлопчатника к засолению и высокой температуре: факты и гипотезы / В.В. Кузнецов, Б.Т. Хадыров, Б.В. Рощупкин и др.// Физиология растений. 1990. Т. 37. № 5. С. 987-995.
29. Балконин Ю.В. Защитная функция мембран клеток *Dunaliella* при высоких концентрациях NaCl в среде/ Ю.В. Балконин, Б.П. Строганов, Е.А Кукаева//Физиология растений. 1979. Т. 26. № 3. С. 552-559.
30. Рубин Б.А. Проблемы физиологии в современном растениеводстве. М.: Колос, 1978. 302 с.
31. Шахов А.А. Солеустойчивость растений. М., Изд-во АН СССР, 1956. 324 с.
32. Таланова В.В. Раздельное и комбинированное действие засоления и закалывающих температур на растения / В.В. Таланова, А.Ф. Титов, С.В. Минаева и др. // Физиология растений. 1993. Т. 40. №4. С. 584-588.
33. Ладатко Н.А. Морфофизиологические особенности сортов риса, обуславливающие их устойчивость к засолению почвы, в связи с разработкой методов оценки селекционных образцов на солеустойчивость: автореф. дис. ...канд. биол. наук. Краснодар, 2006. 25 с.

References

1. Mohammed A.M. Akkumuljacija osmolitov rastenijami razlichnyh genotipov rapsa pri hloridnom zasolenii / A.M. Mohammed, G.N. Raldugina, V.P. Holodova, V.V. Kuznecov // Fiziologija rastenij. 2005. T. 53. № 5. S. 732-738.
2. Stroganov B.P. Metabolizm rastenij v uslovijah zasolenija. M.: Nauka, 1976. 646 s.
3. Zhuchenko A.A. Adaptivnaja sistema selekcii rastenij (jekologo-geneticheskie osnovy). M.: Izd-vo RUDN, 2001. 780 s.
4. Stroganov B.P. Fiziologicheskie osnovy soleustojchivosti rastenij. M.: Izd-vo AN SSSR, 1962. 365 s.
5. Dragavcev V.A. Fiziologicheskie osnovy selekcii rastenij / V.A. Dragavcev, G.V. Udoenko, N.F. Batygin i dr. Sankt-Peterburg, VIR, 1995. 650 s.
6. Sheveluha V.S. Periodichnost' rosta sel'skohozjajstvennyh rastenij i puti ego regulirovanija – M., 1980. 102 s.
7. Gisheva N.G. Problemy selekcii risa na soleustojchivost' / N.G. Gisheva, A.H. Sheudzhen // Vestnik KNC AMAN. 1999. Vyp. 5. S. 10-16.
8. Tuljakova Z.F. Ris na zasolennyh zemljah – M.: Kolos. 1971. 176 s.
9. Tuljakova Z.F. Ris na zasolennyh zemljah - izd. 2-e, pererab. i dop. – M.: Kolos, 1978. 113 s.
10. Stroganov B.P. Problemy soleustojchivosti rastenij/ B.P. Stroganov, L.K. Klyshev, R.A. Azimov i dr. Tashkent: FAN, 1989. 184 s.
11. Portjanko V.F. Raspredelenie hlora i joda v rastenijah / V.F. Portjanko, A.E. Kostina, M.K. Dulova i dr. // Fiziologija rastenij. 1970. T. 17. № 1. S. 169-173.

12. Tret'jakov G.I. Kinetika fotoinducirovannoj hemoljuminescencii list'ev risa pri dejstvii solej / G.I Tret'jakov, A.T. Devjatkina // Fiziologicheskie aspekty povyshenija urozhajnosti risa: Tr. SHI. 1988. Vyp. № 288 (316). S. 17-24.
13. Diagnostika ustojchivosti rastenij k stressovym vozdeystvijam. Metodicheskoe rukovodstvo /pod red. G.V. Udovenko. L., 1988. 227 s.
14. Udovenko G.V. Vlijanie zasolenija na sostojanie i aktivnost' fotosintezirujushhego apparata rastenij / G.V. Udovenko, L.A. Semushina, V.S. Saakov i dr. // Fiziologija rastenij. 1974. T. 21. № 3. S. 623-629.
15. Udovenko G.V. Osobennosti razlichnyh metodov ocenki soleustojchivosti rastenij / G.V. Udovenko, L.A. Semushina, V.N Sinel'nikova // Metody ocenki ustojchivosti rastenij k neblagoprijatnym uslovijam srede / pod redakciej G.V. Udovenko. L.: Kolos, 1976. S.228 - 238.
16. Vorob'ev N.V. Opredelenie sodержanija ionov natrija i kalija v list'jah pri ocenke sortoobrazcov risa na soleustojchivost' / N.V. Vorob'ev, T.P. Zhurba, F.P. Sito // Bjul. NTI VNII risa. 1990. Vyp. 39. S. 6-9.
17. Berestovskij G.N. Ionnye kanaly tonoplasta kletok harovyh vodoroslej. Rol' ionov kal'cija v vozbuзhdenii/ G.N. Berestovskij, N.Ja. Vostrikov, V.Z. Lunevskij //Biofizika. 1976. T. HHI. № 5. S. 829-833.
18. Gisheva N.G., Sheudzhen A.H. Soleustojchivost' risa. Krasnodar, 1998. 51 s.
19. Solov'ev V.A. Vlijanie vysokih koncentracij NaCl na postuplenie i raspredelenie K⁺ i Na⁺ v rastenijah tykvy pri izolirovannom pitanii // Fiziologija rastenij. 1966. № 2. S. 320-326.
20. Tret'jakova O.I. O vlijanii temperatury na pojavlenie zashhitnoj funkcii Са²⁺ pri vyrashhivanii rastenij risa v uslovijah zasolenija / O.I. Tret'jakova, Ju.P. Fedulov, N.S. Kotljarov i dr. // Sel'skohozjajstvennaja biologija. 2000. №3. S. 73-79.
21. Vorob'ev N.V. Produktivnost' risa v uslovijah hloridnogo zasolenija u raznyh sortov / N.V. Vorob'ev, T.P. Zhurba // Bjul. NTI VNII risa. 1989. Vyp. 38. S. 18-21.
22. Doseeva O.A., Tkachenko Ju.A. Rasprostranenie pochv i pochvennye processy v uslovijah zasolenija risovyh orositel'nyh sistem / O.A. Doseeva, Ju.A Tkachenko // Risovodstvo. 2005. №7. S. 79-84.
23. Bojko L.A. Fiziologija kornevoj sistemy rastenij v uslovijah zasolenija. L.: Nauka, 1962. 95 s.
24. Matuhin G.R. Fiziologija prisposoblenija kul'turnyh rastenij k zasoleniju pochvy. Rostov-na-Donu: Izd-vo RGU, 1963. 218 s.
25. Tur N.S. Osobennosti vozdeleyvanija risa na zasolennyh zemljah. Krasnodar: Krasnod. kn. izd-vo, 1978. 113 s.
26. Tur N.S., Kolesnikov G.P., Brus A.G. Fotosinteticheskaja produktivnost' sortov risa v uslovijah zasolenija // Bjul. NTI VNII risa. 1980. Vyp. 28. S. 20-25.
27. Udovenko G.V. Soleustojchivost' kul'turnyh rastenij. L.: Kolos, 1978. 302s.
28. Kuznecov V.V. Obshhie sistemy ustojchivosti hlopchatnika k zasoleniju i vysokoj temperature: fakty i gipotezy / V.V. Kuznecov, B.T. Hadyrov, B.V. Roshhupkin i dr.// Fiziologija rastenij. 1990. T. 37. № 5. S. 987-995.
29. Balkonin Ju.V. Zashhitnaja funkcija membran kletok Dunaliella pri vysokih koncentracijah NaCl v srede/ Ju.V. Balkonin, B.P. Stroganov, E.A Kukaeva//Fiziologija rastenij. 1979. T. 26. № 3. S. 552-559.
30. Rubin B.A. Problemy fiziologii v sovremennom rastenievodstve. M.: Kolos, 1978. 302 s.
31. Shahov A.A. Soleustojchivost' rastenij. M., Izd-vo AN SSSR, 1956. 324 s.

32. Talanova V.V. Razdel'noe i kombinirovannoe dejstvie zasolenija i zakalivajushhih temperatur na rastenija / V.V. Talanova, A.F. Titov, S.V. Minaeva i dr. // Fiziologija rastenij. 1993. T. 40. №4. S. 584-588.

33. Ladatko N.A. Morfofiziologicheskie osobennosti sortov risa, obuslavlivajushhie ih ustojchivost' k zasoleniju pochvy, v svjazi s razrabotkoj metodov ocenki selekcionnyh obrazcov na soleustojchivost': avtoref. dis. ...kand. biol. nauk. Krasnodar, 2006. 25 s.