

ОГЛЯДИ

УДК: 581.1:58.02

І. В. ДЕРКАЧ, Н. Д. РОМАНЮК

Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського, 4, Львів, 79005

ВПЛИВ ЗАСОЛЕННЯ ҐРУНТУ НА РОСЛИННІ ОРГАНІЗМИ

У огляді проаналізовано й узагальнено дані щодо механізмів адаптації рослин до умов засолення ґрунту з метою підвищення їхньої стійкості до цього чинника. Проаналізовано зміни у рослинному організмі, викликані засоленням ґрунту, та наведено основні відомі механізми адаптації у рослин, зокрема компартментація, іонне виключення, стійкість до осмотичного стресу та роль антиоксидантних систем.

Ключові слова: засолення, адаптаційні механізми, стійкість, NaCl

Засолення ґрунтів визначається як підвищення вмісту (від 0,1% маси) в ґрунті легкорозчинних, токсичних для рослин солей (карбонату натрію, хлоридів та сульфатів) із електропровідністю ґрунтового розчину вище 4 дСм/м [42]. Згідно з Savins і Whipker [64] коефіцієнт переведення одиниць електропровідності (дСм/м – дециСіменс на метр) у одиниці солоності (мг/дм³) може становити від 1 дСм/м = 640 мг/л до 1 дСм/м = 700 мг/дм³, що залежить від якісного складу розчинних солей. Згідно з даними FAO у світі близько 1 млрд га земель засолені [75]. Існує первинне (природне) і вторинне (антропогенне) засолення. Однією з причин останнього є нерациональне зрошування та використання хімічних добрив [1, 39]. У Європі площа вторинно засолених поливних земель станом на 2015 рік становила 3,8 млн га. І хоча поливні землі займають лише 17% ріллі у світі, внаслідок високої продуктивності вони забезпечують 40% продукції продовольства [18, 134]. В Україні, за даними Державного земельного кадастру, засолені ґрунти займають 1,71 млн га (рілля – 848,2 тис. га), у т. ч. слабозасолені – 1336,6 тис. га, середньозасолені – 224,3 тис. га, сильнозасолені – 116,3 тис. га, солончаки – 32,8 тис. га. Площа солонцевих ґрунтів – 2,8 млн га (переважно в межах Степу). Серед зрошуваних земель налічується близько 350 тис. га засолених, з них 70-100 тис. га вторинно засолених ґрунтів, їхня площа невпинно зростає [3 - 5, 31]. Переважаючим є натрій хлоридне засолення ґрунту.

Вивчення механізмів солестійкості рослин безпосередньо пов'язане з вирішенням проблеми забезпечення людства продуктами харчування [77, 78, 108]. За попередніми розрахунками, до 2050 року кількість людей у світі зростає на 2,3 мільярди, а потреби у продовольстві – на 70% [83]. Ступінь засоленості ґрунту визначає рівень зниження врожайності: у середньостійких культур при слабкому засоленні вона знижується на 5-20%, при середньому – 20-30%, а при сильному – 30-50% і вище [41]. Існує необхідність у визначенні основних біохімічних механізмів солестійкості таким чином, аби селекціонери змогли використовувати ці біохімічні характеристики, як критерії відбору для досягнення солестійкості окремих видів рослин, а не загалом для всіх [33, 41, 43, 58]. У більшості випадків негативний вплив засолення пов'язаний із збільшенням в рослинному організмі вмісту іонів Na⁺ та Cl⁻, причому небезпечнішим є Cl⁻ [131].

Виділяють три головні складові дії засолення на рослину: 1) осмотичний стрес, зумовлений високими концентраціями солі в ґрунтовому розчині, який порушує здатність клітин коренів поглинати вологу; 2) токсичність іонів, зокрема Na^+ та Cl^- , які безпосередньо впливають на клітинні мембрани і метаболізм у цитозолі, порушуючи поглинання та засвоєння мінеральних елементів. Як наслідок – іонний дисбаланс, що є результатом конкурування Na^+ і Cl^- із іншими мінеральними іонами, такими як K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} і NO_3^- . Цей дисбаланс також зумовлює пригнічення росту рослин [78, 83, 89] та порушення обміну речовин, спричинене токсичністю іонів і осмотичним стресом в умовах засолення. Ці первинні ефекти сольового стресу призводять до вторинних змін – сповільнення розтягування клітин, фотосинтетичної активності, функціонування мембран, пригнічення метаболізму, а також зумовлюють розвиток оксидативного стресу [54, 117, 140], що в підсумку зумовлює пригнічення росту, розвитку і продуктивності рослин [65, 145].

Солестійкість – видо- та сортоспецифічна ознака. За ступенем солестійкості рослини належать або до галофітів (краще ростуть при концентраціях солі у середовищі 200 мМ або більше), або до глікофітів, які нездатні вижити в умовах високого засолення [99]. Більшість культурних рослин – глікофіти. Найстійкішими до засолення культурами вважають ячмінь, овес, бавовник, цукровий буряк, рис та ін.; середньостійкими – яру пшеницю, столовий буряк, сою, капусту, люцерну, кінський біб та ін.; чутливими є більшість овочевих і плодкових культур [33, 120]. Солестійкість змінюється в ході онтогенезу та/або за впливу інших екологічних факторів. Для деяких видів чутливість до солей може бути найбільшою при проростанні, тоді як для інших – на етапі репродукції [62, 74, 137]. Ширший спектр солетолерантності властивий для дводольних: від надчутливих до засолення генотипів (*Arabidopsis thaliana* L.) до рослин-галофітів (*Salicornia* sp.) [6, 18, 34]. Впродовж останніх років механізми солестійкості дводольних детально вивчають із використанням двох модельних об'єктів – *A. thaliana* та типового галофіту, близькоспорідного з арабідопсисом, – *Thellungiella salsuginea* [56, 57, 61, 87, 112, 130, 144, 147]. Порівняння реакції різних за солестійкістю генотипів дає можливість ідентифікувати фізіологічні механізми, групи генів та їхніх продуктів, які забезпечують стресостійкість і можливість їхнього практичного використання при створенні солестійких сортів.

Існують прямі та непрямі методи оцінки солестійкості рослин. До першої групи належить облік змін ростової активності і продуктивності рослин в умовах засолення, до другої – фізіолого-біохімічні і біофізичні методи, які враховують зміни окремих процесів та ланок метаболізму та їхнє співвідношення із показниками прямих методів. Стандартним методом вважають визначення схожості насіння в сольових розчинах [45]. Також візуально оцінюють ростові показники, визначають відносний вміст води, рівень нагромадження Na^+ в органах, співвідношення K^+/Na^+ та $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$, масу сухої речовини коренів і пагонів та ін. [71, 115]. Як ефективний критерій для вивчення солестійкості сортів різних культур широко використовують концентрацію малонового діальдегіду (МДА) в тканинах рослин [102]. Сучасні молекулярні підходи для вивчення механізмів солестійкості передбачають використання мутантних ліній, напр. *Salt Overly Sensitive* арабідопсису (SOS1, SOS2 та SOS3) та *-omics* технологій [82, 97, 123]. Як правило, солестійкість визначають впродовж тривалого періоду (зазвичай, це корелює з врожайністю). Типовою проблемою досліджень, пов'язаних із NaCl засоленням, є дефіцит Ca^{2+} [69]. Слід зважати на те, що при внесенні у середовище солей знижується активність Ca^{2+} та інтенсивність його поглинання, а також селективність мембран для інших іонів, тому у деяких експериментах цей катіон вносять додатково [133]. Наприклад, при використанні 1/2 поживного середовища Хогланда (містить 2 мМ Ca) з додаванням 100 мМ NaCl , хімічна активність Ca^{2+} буде втричі знижуватися, що недостатньо для забезпечення біологічних потреб рослини. Детальніше класичні методи оцінювання солестійкості описано у статті Пюрко із спіавтор. [34], а з іншими методами, в т. ч. описом нового програмного забезпечення, яке використовують для аналізу солестійкості, можна ознайомитись на веб-ресурсах: [51, 126] та ін.

Ріст і розвиток рослин за дії засолення. Засолення ґрунту впливає на усі аспекти росту й розвитку рослин, у т. ч. проростання насіння, ріст пагонів і розвиток кореневої системи.

Початкові реакції на засолення схожі, а кінцеві залежать від тривалості дії стресора, ступеня стійкості і проявляються у змінах росту та розвитку рослин (рис. 1) [45, 85, 89].

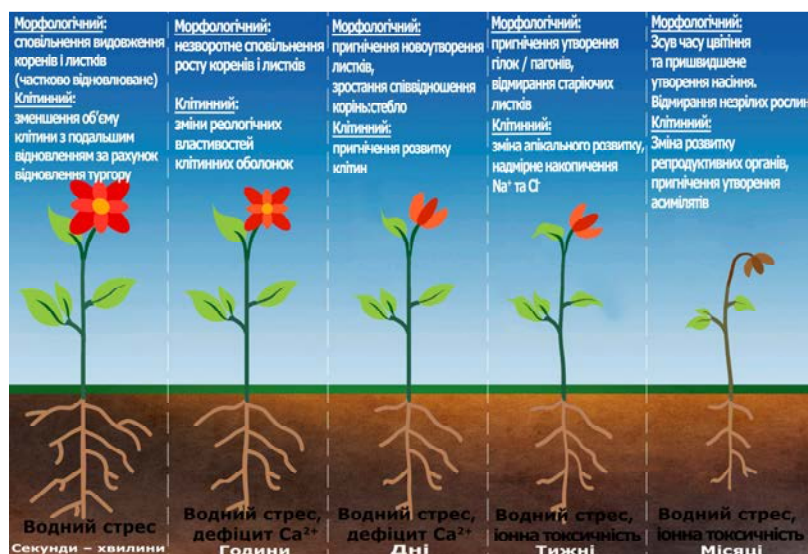


Рис. 1. Вплив тривалості дії засолення на рослини на морфологічному та клітинному рівнях (за [85], модифіковано).

У більшості культурних рослин внаслідок засолення сповільнюються процеси проростання насіння [6, 81, 86, 94, 103, 113]. Високі концентрації солі пригнічують проростання, а низькі – індукують стан спокою насіння [94]. Вплив засолення на процеси проростання проявляється шляхом 1) порушення набубнявіння внаслідок низького осмотичного потенціалу середовища; 2) змін активності ензимів метаболізму нуклеїнових кислот, білкового обміну, порушення гормонального балансу та використання запасних речовин; 3) порушення ультраструктури клітин, тканин і органів. Дані досліджень впливу засолення на проростання насіння наведено у експериментальних статтях, зокрема, для рису [139, 142], пшениці [55], кукурудзи [63, 96], салату [110].

Встановлено, що вплив засолення на проростання залежить від будови насінневої оболонки, типу спокою, віку, життєздатності насіння, температури, світла, водозабезпечення і доступності кисню [88]. Градієнт концентрації солі у ґрунтового профілі – теж один із чинників, що визначає характер проростання насіння і росту рослин: у багатьох засоленних ґрунтах на поверхні, де висівається і проростає насіння, є нижча концентрація солей, а в глибших шарах, куди проникає ростуча коренева система, концентрація солей збільшується [118].

За дії засолення також пригнічується *вегетативний ріст*, скорочується тривалість вегетаційного періоду [59, 101]. На етапі вегетативного росту існує прямопропорційна залежність між вмістом NaCl у середовищі та висотою рослини, площею листка, загальною кількістю листків, масою сирої та сухої речовини [114, 116]. Munns [106] для опису дії засолення запропонував двофазну криву росту рослин, яка актуальна й сьогодні. На *першій фазі* (від кількох хвилин до кількох днів, іони солі ще не надходять до пагонів) різке пригнічення росту зумовлене *осмотичним впливом* солі – утруднюється поглинання води коренями та значно сповільнюється швидкість росту пагонів і новоутворення листків [13, 106, 107]. Миттєвою реакцією на цю дію, яка також зменшує потік іонів до пагона, є закриття продихів і підвищення температури листка [62, 79, 119]. Ріст пагонів на цьому етапі чутливіший до сольового осмотичного стресу, ніж ріст коренів, що є типовим симптомом дії водного дефіциту [62, 84, 100]. Водночас, вже впродовж перших хвилин дії сольового стресу в клітинах коренів розвивається оксидативний вибух, активні форми кисню (АФК) виконують роль тригера каскаду передавання міжклітинних сигналів, в т. ч. за рахунок хвилеподібних змін

АФК [24, 126]. Також це призводить до пошкодження мембран і перекисного окислення ліпідів, внаслідок якого відбувається накопичення МДА.

У *другій іон-специфічній фазі* (кілька днів, тижнів; іони солі акумулюються в пагонах і порушують їхній ріст), токсичні іони нагромаджуються у тканинах пагонів [62, 100, 101, 137, 138]. Високі концентрації Cl^- порушують роботу транспортних систем коренів, внаслідок чого ці іони надходять до пагонів [137]. Іони Na^+ надходять і до листових пластинок із транспіраційним потоком. Вони токсичні вже у концентраціях у цитозолі, вищих від 10 нМ, оскільки призводять до зростання співвідношення Na^+/K^+ і порушують роботу більш ніж 50 цитозольних ензимів, ко-фактором яких є K^+ [90]. Na^+ токсичність для багатьох культурних рослин корелює з його надакумуляцією у пагонах. Na^+ особливо токсичний в листках, які завершили ріст. Наслідком його накопичення є зменшення загальної фотосинтезуючої поверхні, відтоку фотоасимілятів і зниження врожайності. Вважають, що більше зменшення площі листків щодо об'єму кореневої системи знижує водоспоживання та запобігає збільшенню концентрації солі в рослині. Цей етап повільніший, і, залежно від рівня солестійкості, може призвести до загибелі рослини. Пригнічення росту, або й відмирання листків глікофітів спостерігають уже при концентраціях 100-200 мМ NaCl [62, 93, 101].

Коренева система першою зазнає дії стресових умов, а тому її ріст і розвиток також пригнічується зі збільшенням концентрації солі у ґрунті [21, 124, 134, 146, 149]. Клітини кореня також виконують функцію сенсорної системи рослин. Розуміння значення змін будови кореневої системи (*Root System Architecture (RSA)*) в умовах засолення для продуктивності рослин – одне з важливих завдань біології рослин [92]. Ріст головного кореня, утворення бічних коренів і напрямок росту кореня – важливі складові стратегії уникнення сольового пошкодження [145, 149]. Відбувається перерозподіл маси між головним і бічними коренями, що впливає на здатність рослин поглинати воду і необхідні мінеральні елементи, в першу чергу Калій, Кальцій, Нітроген, Фосфор та Магній. Як правило, при низьких концентраціях солі спостерігають незначне стимулювання росту кореневої системи, тоді як за вищих концентрацій – інгібується ріст і головного, і бічних коренів [72, 149]. В літературі наводять суперечливі дані щодо впливу засолення на будову кореневої системи: з одного боку є дані про посилений ріст і новоутворення бічних коренів [149], з другого боку – дані про пригнічення закладання бічних коренів, зумовлене зниженням концентрації ауксину у тканинах кореня [145]. За дії помірного сольового стресу (75 мМ NaCl) у проростках арабідопсису змінюється активність апікальної та бічних меристем кореня, що корелює із змінами чутливості до АБК та співвідношенням Na^+/K^+ у пагонах рослин [134]. Посилений синтез АБК опосередковано, через гіберелінову кислоту та ІОК, стає причиною пригнічення клітинних поділів у меристемі кореня. Пригнічення росту коренів у відповідь на дію засолення досягається як за рахунок сповільнення росту розтягуванням (швидка реакція), так і за рахунок пригнічення клітинних поділів (не раніше, ніж після періоду мітотичного циклу) [124, 134, 149]. Ріст розтягуванням пригнічується внаслідок пошкодження мембран, втрату тургору, або через збільшення жорсткості клітинних оболонок [29, 78]. За дії високих концентрацій солі в апексі кореня спостерігають інтенсивну вакуолізацію клітин та відсутність типової організації тканин [62, 84]. Водночас, на пізніших фазах сольового стресу низькі концентрації АБК відновлюють активність меристем головного кореня, і утримують меристеми бічних коренів у стані спокою [92]. Слід зазначити про існування безперервного інформаційного зв'язку корінь-пагін, який реалізується за участі сигнальних молекул, і забезпечує адекватні реакції-відповіді рослин на дію стресу [69, 70, 92].

Впродовж *репродуктивної фази* засолення може спричинити зростання кількості стерильних квіток і зниження життєздатності пилку, у злаків – зменшення кількості колосків, кількості насінин у колоску і маси 1000 зернин [2]. За даними Н. А. Молдакімової та Р. Т. Омарова [31] життєздатність пилку у пшениці, залежно від сорту, знижувалася від 24% до 37%. Засолення порушує також репродуктивну фазу розвитку рослин внаслідок акумулювання токсичних іонів (Na^+ і/чи Cl^-) в генеративних тканинах, погіршення забезпечення асимілятами внаслідок зменшення площі листової поверхні і пригнічення фотосинтезу, погіршення водопостачання і/чи зсуву гормонального балансу [80, 106]. У нуту токсичні концентрації Na^+ і Cl^- було виявлено у квітках, стручках і насінні [109, 125], у томатів – в репродуктивних органах

[95]. Низьке забезпечення продуктами фотосинтезу знижує насінневу продуктивність пшениці і жита [9, 31, 105], рису [51], томатів [80], кукурудзи, нуту [91]. Вважають, що саме порушення забезпечення фотоасимілятами є основною причиною опадання квітів, плодів і насіння солечутливих генотипів за дії засолення [91, 121, 136]. Також, відбувається пришвидшення переходу до генеративної фази розвитку. Так, у пшениці процес колосіння розпочався на два тижні раніше, ніж у контролі [31].

Засолення і фотосинтез. За NaCl засолення зазнає впливу будова та функціонування фотосинтетичного апарату рослин [8, 73]. Незначне або короточасне засолення стимулює фотосинтетичну активність, а сильне, навпаки, – інгібує її [30, 48, 101]. Внаслідок реакції рослин на осмотичний стрес відбувається швидке закриття продихів, зниження швидкості транспірації та поглинання CO₂ [122]. Швидке закриття продихів знижує транспіраційні втрати води, а також впливає на стан антенних комплексів фотосистем, біохімічні реакції, і всю систему перетворення енергії в хлоропластах [30, 47, 78, 101, 137]. Зниження швидкості лінійного транспортування електронів та фотосинтетичного виділення O₂ може також проявлятися внаслідок зміни форми хлоропластів, набрякання тилакоїдів, порушення зв'язків між гранами, зменшення їхньої кількості та розмірів [8, 30].

В результаті накопичення Na⁺ у фотосинтетичних тканинах змінюється вміст і співвідношення пігментів, знижується активність фотосинтетичних ензимів в т.ч. RuBISCO [14, 102]. На ранніх етапах впливу солі, іони NaCl можуть накопичуватись у вакуолі, виконуючи роль осмотично активних речовин та підтримуючи водний баланс клітини. Це призводить до активації захисних механізмів, зокрема, підвищення активності H⁺-АТФаз плазмалемі, Na⁺/H⁺-обмінника тонопласту, зростання вмісту пігментів, тощо [18]. Так, Ю. В. Василик із співавт. [12] виявили збільшення вмісту хлорофілів, каротиноїдів та антоціанів у проростках кукурудзи на 24-ту годину дії 100 і 200 мМ NaCl. Високі концентрації солі, навпаки, призводять до різкого зниження вмісту фотосинтетичних пігментів. Оксидативний стрес, який розвивається за дії засолення, супроводжується порушенням цілісності мембран, перекисним окисненням ліпідів, порушенням роботи транспортних систем виведення іонів солі з цитоплазми та деградацією хлорофілу [16]. Збільшення вмісту хлорофілів та феофітинів в умовах засолення може слугувати одним з чинників забезпечення стійкості рослин, оскільки пігменти забезпечують скоординовану роботу електрон-транспортної системи. Тому фотопротекторні системи рослин відіграють важливу роль в умовах осмотичного стресу [30, 141]. Окрім цього, іони Cl⁻ інгібують поглинання NO₃⁻ кореневою системою, а зниження поглинання нітратів у поєднанні з осмотичним стресом також спричиняє пригнічення фотосинтезу. Ще однією причиною непродихового інгібування фотосинтезу в умовах засолення є підвищення опору дифузії CO₂ через клітинні оболонки мезофілу.

Ще однією з причин зниження інтенсивності фотосинтезу, в присутності надлишку солей, вважають швидке старіння листків. Якщо швидкість відмирання листків переважає над їхнім новоутворенням, то фотосинтетична здатність рослини не може забезпечити потребу у вуглеводах молодих листків. Це знижує швидкість їхнього росту і зумовлює зниження площі листової поверхні та продуктивності фотосинтезу [79, 101, 106, 137].

Адаптивні механізми рослин до дії засолення. Адаптивні механізми залучені в поступову акліматизацію до умов засолення, на відміну від адаптації до раптового шоку. Основні адаптивні стратегії глікофітів включають: 1) толерантність за рахунок компартментації токсичних іонів; 2) виключення іонів солі завдяки низькій іонній проникності мембран; 3) стійкість до осмотичного та іонного стресу, в умовах якого рослина функціонує, незважаючи на внутрішній іонний дисбаланс [66, 89, 101, 107, 137, 146]. Стійкість рослин до засолення визначають гени, що контролюють сприйняття сольового оточення, поглинання іонів солі з ґрунту та їхнє транспортування; врівноважують іонний та осмотичний баланс клітин коренів і пагонів; регулюють розвиток листків та початок старіння [106].

Сольовий стрес сприймається рослиною і як сигнал осмотичного стресу, і як сигнал токсичності іонів (Na⁺ та Cl⁻). Розпізнавання цих сигналів відбувається по обидва боки цитоплазматичної мембрани за участю трансмембранних рецепторів, або ж за участі цитозольних рецепторних кіназ [90]. Дані щодо розпізнавання іонів Na⁺ для більшості

клітинних систем дуже обмежені. Позаклітинний Na^+ може сприйматися мембранними рецепторами, тоді як внутрішньоклітинний – або мембранними білками, або якимось із численних Na^+ -чутливих цитоплазматичних ензимів [62, 137]. Завдяки постійному інформаційному зв'язку між кореневою системою і надземною частиною, рослина пристосовується до несприятливих умов. Відповідними інформаційними сигналами служать АБК, ІОК, м-РНК, гідравлічні сигнали та АФК. Регуляторні молекули є компонентами шляхів клітинних сигналів для факторів транскрипції і регуляторних генів. Експресія таких генетичних регуляторів під час стресу рослин була вивчена на рівні транскрипції. Зокрема, у роботі Kader, Lindberg [90] описано *Salt-Responsive ERF1* фактор транскрипції рису (*SERF1*), що регулює АФК-залежний, необхідний для адаптації транскрипційний каскад у коренях.

Компартментація іонів. Мінеральне живлення рослин залежить від активності мембранних транспортерів, які забезпечують надходження іонів із ґрунту в рослину та регулюють міжклітинний і внутрішньоклітинний розподіл. Елементний розподіл в рослинах визначають: 1) шляхи, за допомогою яких елементи транспортуються по рослині і 2) здатність до збереження елементів тих клітин, які формують чи межують із транспортним коридором елементів [68, 89]. Стійкість рослин до засолення обумовлюється катіонними та аніонними каналами; Na^+ - і Cl^- -транспортерами; генераторами протонних градієнтів – H^+ -АТФазами і H^+ -пірофосфатазами тонопласта; АТФ-синтазами хлоропластів та мітохондрій. Усі вони є компонентами системи підтримання іонного гомеостазу. Разом із основними мікро- і макроелементами, рослини поглинають і токсичні елементи [68, 74, 101]. Тому компартментація іонів Na^+ і Cl^- , необхідна умова нормальної життєдіяльності рослин, завдяки цьому збільшується концентрація цих іонів в цитозолі, особливо в клітинах мезофілу [62, 99]. Надходження Na^+ в клітину пов'язане з подібністю гідратованих іонів Na^+ і K^+ , що ускладнює їхнє розпізнавання транспортерами. Механізм солестійкості включає здатність рослин мінімізувати кількість іонів Na^+ в цитозолі, особливо в транспіруючих листках.

Оскільки центральна вакуоля займає більшу частину об'єму клітини, вона ідеально підходить для зберігання мінеральних елементів, підтримання оптимальної концентрації K^+ і Ca^{2+} в клітині, а також виключення Na^+ . Власне це і є одним із основних фізіологічних механізмів солестійкості рослин і підтримання оптимального співвідношення Na^+/K^+ у цитозолі. Чим нижчий цей коефіцієнт, тим краще рослина запобігає ушкодженням при засоленні [89, 108, 137]. На відміну від тварин, у рослинних клітинах нема Na^+ -АТФ-аз та Na^+/K^+ -АТФ-аз. Ефективне цитозольне виключення Na^+ відбувається за участі системи Na^+/H^+ антипорту тонопласта, потенційно шкідливі іони з цитозолу транспортуються у вакуолі із кислим рН [20, 37, 38, 68, 89]. Важливим регулятором експресії гена *AtNHX1*, що кодує вакуолярний Na^+/H^+ антипортер арабідопсиса є фітогормон АБК [67, 129].

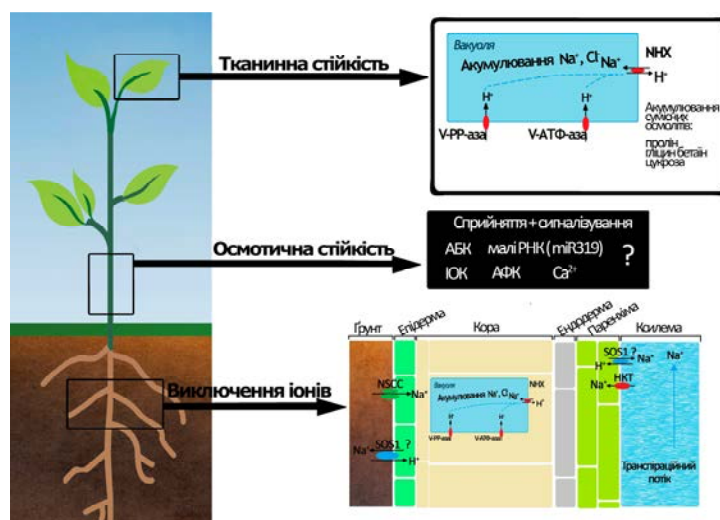


Рис. 2. Механізми стійкості рослин до дії NaCl засолення [за 120, модифіковано].

Тканинна стійкість фотосинтетичних тканин пов'язана із компартментацією токсичних іонів, насамперед у вакуолі (NHX), за участі іонних транспортерів, протонних pomp (V-PP-аза, V-ATФ-аза) та синтезом і накопиченням сумісних осмолітів. Осмотична стійкість, яка мінімізує негативний вплив солі на надземну частину рослин, пов'язана зі сприйняттям сигналу осмотичного стресу певними рецепторами і трансдукцією цього сигналу, можливо, за участі малих РНК, АФК, АБК, ІОК, іонів Ca^{2+} , SOS2, SOS3. Механізм виключення іонів стосується насамперед кореневої системи, запобігає накопиченню токсичних концентрацій Na^+ і Cl^- у надземній асимілюючій частині рослин. Механізми виключення включають вилучення Na^+ із ксилеми (HKT, NAX1 і NAX2) у коренях і тим самим зменшення накопичення Na^+ у пагонах, посилюють білки, які кодуються генами, компартментацію у вакуолях клітин кори кореня, та/або виведення іонів назад до ґрунту (SOS1).

У вакуолях іони солі функціонують як осмотичні агенти, підтримуючи потік води у клітину, що дозволяє рослинам рости на сильнозасолених ґрунтах. Антипорти використовують протонрушійну силу, що створюється завдяки вакуолярним H^+ -АТФ-азі та H^+ -PP-азі. Роль транспортних білків, таких як антипортери, іонні канали, транспортери АВС-типу, Na^+ і K^+ -транспортери, АТФ-ази цитоплазматичної мембрани і тонопласта, має основне значення для забезпечення солестійкості при виключенні Na^+ , іонного гомеостазу та компартментації розчинених речовин і амінокислот в умовах стресу [23, 62, 89, 148].

Na^+ виключення (exclusion). У більшості видів рослин, вирощених в умовах засолення, іони Na^+ швидше досягають токсичної концентрації, ніж іони Cl^- [19]. Накопичення пагонами цього іону є результатом процесів транспортування Na^+ , що відбуваються в різних органах і типах клітин, кожен з цих процесів може впливати на солестійкість рослини [89, 104]. Для досягнення цього типу стійкості, корені рослин повинні уникати поглинання більшої частини іонів солі з ґрунтового розчину, а пагін повинен уникати поступового нагромадження цих іонів до токсичного рівня. Солестійкість зернових, в т. ч. рису, твердих сортів пшениці, ячменю, зумовлена значною мірою виключенням Na^+ . Оскільки рослини випаровують майже в 50 разів більше води, ніж вони зберігають у своїх листках, виключення 98% (1/50) солі в ґрунтовому розчині призводить до стабільної концентрації Na^+ в листках [89].

Здатність рослини до виключення Na^+ з ксилеми у коренях і тим самим зменшення накопичення Na^+ у пагонах, посилюють білки, які кодуються генами *Nax1* і *Nax2*. Зокрема, продукт гена *Nax1* знижує швидкість транспортування Na^+ з кореня до пагона, і втримує Na^+ в прилистках листка [62]. Продукт іншого гена, *Nax2*, з нижчою швидкістю транспортує Na^+ з кореня до пагона і має вищу швидкість транспортування K^+ , що призводить до підвищення співвідношення K^+/Na^+ у листках. Механізм виключення Na^+ дозволяє рослині уникнути або «відкласти» проблему іонної токсичності. Однак, якщо виключення Na^+ не компенсується поглинанням K^+ , то виникає потреба в органічних осмолітах. Таким чином, рослині потрібно подолати іонну токсичність з одного боку, і втрату тургору з іншого [62, 137].

Виключення Na^+ коренями забезпечує те, що Na^+ не накопичується в токсичних концентраціях у листових пластинках. Збій у виключенні Na^+ проявляється уже через кілька днів або тижнів, залежно від виду, і викликає передчасну смерть старіючого листа [89]. Активність транспортерів, що контролюють надходження Na^+ чи Cl^- із зовнішнього розчину в клітини коренів, компартментація цих іонів у вакуолях та їхнє надходження у ксилему зростає при обробці NaCl . При пасивному надходженні Na^+ в клітини кореня із розчину, має також різко зростати його виведення. У цьому задіяні антипортери типу SOS1 та протонна помпа цитоплазматичної мембрани. Білки SOS родини: SOS3 (Ca^{2+} -зв'язуючий білок), SOS2 кінази і Ca^{2+} -залежні протеїнкінази регулюють іонний гомеостаз і солестійкість. Зокрема, SOS1 кодує Na^+/H^+ -антипортер цитоплазматичної мембрани і відіграє важливу роль в екструзії натрію і в контролі далекого Na^+ -транспортування від кореня до пагона. Цей антипортер є одним із компонентів механізму, що базується на сприйнятті сольового стресу, і включає збільшення цитозольного $[\text{Ca}^{2+}]$, оборотного фосфорилування SOS1, він діє узгоджено з SOS2 і SOS3. SOS2 кодує SNF-кінази, SOS3 кодує Ca^{2+} -зв'язуючий білок [27, 66, 128].

K^+ канали та симпортери типу HKT1 можуть також активуватись для підтримання K^+ гомеостазу. Канали, які ймовірно пропускають Na^+ , такі як неселективні катіонні канали,

можуть пригнічуватись, а катіон/ H^+ антипортери, що контролюють іонний гомеостаз органел можуть активуватись. Na^+ не надходить до ксилеми пасивно за умови істотної деполаризації мембрани, однак може потрапляти через K^+ транспортери, оскільки надходження K^+ до ксилеми здійснюється, в більшій мірі, завдяки пасивному транспорту. Можуть активуватись типи K^+ транспортерів із більшою селективністю для K^+ , щодо Na^+ .

Відкриття рослинних малих РНК, які беруть участь в абіотичних стресових реакціях, дещо допомогло зрозуміти механізми адаптації. Мікро-РНК, поміж інших функцій, є посередниками абіотичних стресових реакцій рослин, внаслідок регулювання генів, що кодуєть фактори транскрипції [84, 128, 146]. Останнім часом активно досліджується роль miR319 у стрес-реакціях рослин. Трансгенна *Agrostis stolonifera* із надекспресією miR319, Osa-miR319a рису проявляла підвищену соле- та посухостійкість [148]. Гормони здатні регулювати miR319 та їхні мішені, рівень експресії мішеней miR319 може залежати від їхнього вивільнення за участі miR319 та гормонального регулювання цих мішеней. На думку Zhou і співавторів [146], продукти генів, експресія яких пригнічується miR319, регулюють синтез жирних кислот та старіння листків арабідопсиса. MiR319 опосередковують реакцію цукрової тростини на АБК, позитивно регулюють ауксиновий сигнал (AUX) в рису та арабідопсиса, і обумовлюють антагоністичні відносини між ауксиновим і гібереліновим шляхами, та між сигналами гіберелової кислоти і АБК [146]. Окрім того, родини генів НКТ, що залучені у механізми солевиключення, як і система регулювання експресії генів у часі, також мають важливе значення для з'ясування функції катіон-транспортерів у солестійкості.

Осмотичне регулювання. Осмотичне регулювання рослин сприяє збереженню тургорного тиску в умовах засолення [89, 137]. Однією із основних стратегій адаптації рослин до засолення є стрес-індукована регуляція якісного складу і кількісного вмісту низькомолекулярних органічних осмолітів, які виконують функції хімічних шаперонів, антиоксидантів і сигнальних молекул. У відповідь на осмотичний стрес рослини накопичують низькомолекулярні органічні сполуки, т. з. «сумісні осмоліти» (манітол, фруктани, пролін, гліцин бетаїн та ін.). Ці сполуки не лише виконують роль осморегуляторів, а й взаємодіють із гідрофільними і гідрофобними доменами макромолекул (білкових комплексів, ензимів), стабілізуючи їхню структуру і активність та підтримуючи цілісність мембран за руйнівного впливу надмірного засолення [13, 62, 74, 78, 138]. Осмоліти можуть бути як кінцевими продуктами метаболічних шляхів, так і їхніми інтермедіатами; їхнє накопичення нетоксичне для клітини, що дозволяє безпечно змінювати осмотичний потенціал цитоплазми і вакуолі. Аліфатичні поліаміни (універсальні органічні полікатіони з високою біологічною активністю) і сумісний осмоліт пролін здійснюють регуляцію метаболізму та залучені у захисні реакції рослини у відповідь на дію ушкоджуючих абіотичних факторів [10, 11, 28, 47, 84]. Пролін відіграє важливу роль і у вільному стані, і як структурний компонент білків. Окрім своєї ролі в якості осмоліта, пролін діє як сигнальна молекула в стресових умовах, сприяє буферизації окисно-відновного потенціалу клітини, стабілізує субклітинні структури, контролює експресію генів стрес-реакцій [74, 137, 138]. В умовах сольового стресу відбувається посилення синтезу проліну і знижується швидкість його деградації [17, 26, 50, 84]. Ще одна група сумісних осмолітів – вуглеводи – прості цукри (глюкоза, фруктоза, цукроза) і крохмаль. Зміна їхнього метаболізму у процесі адаптації рослин-інтродуцентів, напр., за умов водного дефіциту, пов'язана з порушенням відтоку метаболітів, погіршенням біосинтетичних процесів і фотосинтетичної адаптації до засвоєння вуглецю в стресових для рослин умовах [15, 45, 62, 138]. Аналогічна роль відводиться поліолам, які можуть накопичуватися в умовах сольового стресу [100].

Підтримання відповідного водного статусу в умовах засолення також є функцією мембран. Осмос, на якому базується водний обмін рослинних клітин залежить як від локалізованих в ліпідному бішарі водних каналів – аквапоринів, так і безпосередньо від складу ліпідів, що формують бішар [44, 137]. Зміни експресії аквапоринів описано у багатьох роботах [98, 131, 143], це можлива реакція на раптове зморщування клітин і органел після осмотичного шоку. Швидке відновлення таких органел як хлоропласти, через аквапорини, – важлива ознака адаптації до зміни водного статусу. Роль аквапоринів у стрес-реакціях рослин на засолення

описана в оглядовій статті Z. Afzal із співавт. [53] та розділі книги [60] і ми не будемо детально зупинятися на цьому питанні.

Антиоксидантні системи. Засолення призводить до посиленого утворення активних форм кисню (АФК) [36, 66]. Для запобігання або відновлення ушкоджень рослинні клітини використовують складну систему антиоксидантного захисту [78, 79, 108]. АФК переважно генеруються в електрон-транспортних ланцюгах хлоропластів і мітохондрій, або ензиматично в інших клітинних компартментах, в т. ч. клітинній оболонці. Токсичні концентрації АФК призводять до серйозного пошкодження білків, інгібування активності ферментів і до окислення макромолекул, в т. ч. ліпідів мембран і ДНК. Усі ці явища порушують цілісність клітин і можуть призвести до їхньої загибелі [22, 78]. Основні неензиматичні антиоксиданти рослинних клітин включають вітамін С, глутатіон, вітамін Е, флавоноїди, алкалоїди та каротиноїди. Ензиматичні механізми видалення АФК у рослин включають супероксиддисмутазу (СОД), каталазу і ензими аскорбат-глутатіонового циклу. Надекспресія СОД позитивно корелює із стрес-стійкістю багатьох трансгенних рослин [25, 65, 138]. Окрім цього, феноли виступають в ролі донорів Гідрогену, відновників і гасників синглетного кисню [102]. Знешкодження АФК для відновлення окисно-відновного статусу, збереження осмотичної рівноваги, захисту та стабілізації білків і клітинних структур входять до численних захисних функцій під час засолення [78]. Багато трансгенних модифікацій в солестійкості рослин орієнтовані на гіперекспресію ензимів антиоксидантного захисту [49, 111, 128].

Отже, адаптивні фізіологічні та біохімічні реакції рослин на засолення включають сприйняття і трансдукцію сигналу; фотосинтетичної активності та продукування енергії; захист від оксидативного стресу; поглинання, виключення, транспортування та компартментацію Na^+ ; модифікування структурних компонентів клітинних оболонок і мембран та ін. Вони контролюються взаємодією сотень генів, які також перехресно реагують з іншими компонентами трансдукції стрес-сигналів. Розуміння цих взаємодій – одна із передумов створення солестійких сортів важливих культурних рослин [40, 49, 62, 89].

1. *Аверина Н. Г.* Роль метаболизма азота в формировании солеустойчивости растений ячменя (*Hordeum vulgare* L.) и пшеницы (*Triticum aestivum*) / Н. Г. Аверина, Р. А. Щербаков, З. Бейзаи // Молекулярные, мембранные и клеточные основы функционирования биосистем : Междунар. науч. конф. Минск. — 2012. — С. 20—23.
2. *Алехин Н. Д.* Физиология растений / Алехин Н. Д., Балнокин Ю. В., Гавриленко В. Ф.: Под ред. И. П. Ермакова. — М.: “Academia”, 2005. — 640 с.
3. *Балюк С. А.* Класифікація зрошуваних ґрунтів України за ступенем засолення, осолонцювання та лужності / С. А. Балюк, О. А. Носоненко // Ґрунтознавство. — 2008. — Т. 9, № 3–4. — С. 27—32.
4. *Балюк С. А.* Ґрунтові ресурси України: стан і заходи їх поліпшення / С. А. Балюк // Вісн. аграрної науки. — 2010. — С. 5—10.
5. *Балюк С. А.* Екологічний стан ґрунтів України / [С. А. Балюк, В. В. Медведєв, М. М. Мірошніченко та ін.] // Укр. географ. журн. — 2012. — № 2. — С. 38—42.
6. *Белозерова А. А.* Влияние хлоридного засоления на изменчивость количественных признаков яровой пшеницы / А. А. Белозерова, М. Г. Лукашенко // Фундаментальные исследования. — 2008. — № 11 — С. 56.
7. *Білик Г. І.* Рослинність засоленних ґрунтів України / Г. І. Білик. — К.: Вид-во АН УРСР, 1963. — 300 с.
8. *Білявська Н. О.* Вплив соляного і осмотичного стресів та метіуру на фотосинтетичний апарат листків кукурудзи / [Н. О. Білявська, Н. Ю. Волошина, Н. М. Топчій та ін.] // Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біол. — 2009. — Вип. 3. — С. 35—42.
9. *Бондарева А. О.* Влияние солевого стресса на злаковые растения [Эл. ресурс] / А. О. Бондарева, Н. А. Молдакімова // Евразийский нац. ун-т им. Л.Н. Гумилева, Астана, Казахстан. — 2012. Режим доступа: <http://www.enu.kz/repository/repository2014/vliyanie-solevogostressa.pdf>.
10. *Вайнер А. А.* Участие пероксида водорода в индуцировании накопления пролина в растениях проса при действии NaCl / А. А. Вайнер, Ю. Е. Колупаев, Т. О. Ястреб // Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біол. — 2013. — Вип. 2. — С. 32—38.
11. *Вайнер А. А.* Экзогенный пролин угнетает повышение активности антиоксидантных ферментов проростков пшеницы, вызываемое закаливающим прогревом / [А. А. Вайнер, Ю. Е. Колупаев, Т. О. Ястреб и др.] // Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біол. — 2014. — Вип. 1. — С. 66—71.

12. Василик Ю. В. Вплив високих концентрацій хлориду натрію на вміст пігментів та вільнорадикальні процеси у листках проростків кукурудзи / Ю. В. Василик, В. І. Лушак // Укр. біохім. журн. — 2011. — Т. 83, № 4. — С. 94—103.
13. Гринин А. Л. Устойчивость растений горчицы к засолению и возможная роль пролина: автореф. дис. на соиск. уч. степени канд. биол. Наук : специальность 03.01.05 “Физиология и биохимия растений” / А. Л. Гринин. — М., 2010. — 130 с.
14. Деркач І. В. Вплив NaCl засолення на ріст та пігментну систему *Fagopyrum esculentum* Moench. та *Vicia faba* L. / І. В. Деркач, Н. Д. Романюк // Вісн. Харків. нац. ун-ту ім. В.Н.Каразіна. — 2015. — Вип. 25. — С. 308—319.
15. Долгова Л. Г. Осмотично активні речовини у формуванні стійкості рослин-інтродуцентів роду *Chaenomeles* Lindl. / Л. Г. Долгова // Питання біоіндикації та екології. — 2010. — Вип. 15, № 2. — С. 127—134.
16. Еремченко О. З. Содержание пигментов в растениях *Lepidium sativum* в условиях хлоридно-натриевого засоления и ощелачивания / Е. В. Лузина М. Г. Кусакина, О. З. Еремченко // Вест. Перм. ун-та. — 2014. — № 1. — С. 30—35.
17. Ибрагимова С. С. Частичная супрессия гена пролиндегидрогеназы увеличивает устойчивость растений к различным видам абиотических стрессов / [С. С. Ибрагимова, Я. С. Колодяжная, С. В. Герасимова и др.] // Физиол. раст. — 2012. — Т. 59, № 1. — С. 99—107.
18. Иванов А. А. Совместное действие водного и солевого стрессов на фотосинтетическую активность листьев пшеницы разного возраста / А. А. Иванов // Физиол. и биохим. культ. раст. — 2013. — № 2. — С. 155—163.
19. Ісаєнков С. В. Фізіологічні та молекулярні аспекти солевого стресу рослин / С. В. Ісаєнков // Цитол. и генетика. — 2012. — № 5. — С. 50—71.
20. Ісаєнков С. В. Транспортні системи тонопласта рослинних вакуоль та їх потенційне застосування у біотехнології / С. В. Ісаєнков // Biotechnol. Acta. — 2013. — Vol. 6, № 3. — С. 9—22.
21. Кабузенко С. Н. Влияние засоления и экзогенных фитогормонов на рост и некоторые физиолого-биохимические функции растений на ранних этапах онтогенеза: автореф. дис. на соиск. уч. степени д-ра. биол. наук: 03.00.12 “Физиол. растений” / С. Н. Кабузенко. — К. ун-т им. Т. Шевченко, 1997. — 47 с.
22. Карпец Ю. В. Фунгицид седаксан предотвращает окислительные повреждения проростков пшеницы и повышает их устойчивость к осмотическому и высокотемпературному стрессам / [Ю. В. Карпец, Ю. Е. Колупаев, Т. О. Ястреб и др.] // Вісн. Харків. нац. агр. ун-ту. Сер. Біологія. — 2016. — Вип. 1. — С. 103—110.
23. Коваленко Н. О. Экспрессия генов H^+ -АТФаза плазматических мембран клеток корней кукурузы за умов солевого стресу та дії біоактивних препаратів / Н. О. Коваленко, Т. О. Палладіна // Доп. НАН України. — 2013. — № 7. — С. 151—155.
24. Колупаев Ю. Е. Активные формы кислорода при адаптации растений к стрессовым температурам / Ю. Е. Колупаев, Ю. В. Карпец // Физиол. и биохим. культ. раст. — 2009. — Т. 41, № 2. — С. 95—108.
25. Колупаев Ю. Е. Активные формы кислорода и стрессовый сигналинг у растений / Ю. Е. Колупаев, Ю. В. Карпец // Укр. Biochem. J. — 2014. — Vol. 86, № 4. — Р. 18—35.
26. Колупаев Ю. Е. Проллин: физиологические функции и регуляция содержания в растениях в стрессовых условиях / Ю. Е. Колупаев, А. А. Вайнер, Т. О. Ястреб // Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біол. — 2014. — Вип. 2. — С. 6—22.
27. Колупаев Ю. Е. Сигнальные посредники в реализации физиологических эффектов стрессовых фитогормонов / [Ю. Е. Колупаев, Ю. В. Карпец, Т. О. Ястреб и др.] // Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біол. — 2016. — Вип. 1. — С. 42—62.
28. Колупаев Ю. Е. Роль сигнальных систем і фитогормонів у реалізації стресових реакцій рослин / Ю. Е. Колупаев, І. В. Косаківська // Укр. ботан. журн. — 2008. — Т. 65, № 3. — С. 418—430.
29. Ктиторова И. Н. Информативность биофизических параметров при выяснении причин торможения роста корней в стрессовых условиях / И. Н. Ктиторова, О. В. Скобелева, К. Г. Агальцов // Физиол. раст. — 2011. — Т. 59, № 1. — С. 134—142.
30. Кузнецова С. А. Влияние засоления на показатели фотосинтетической активности растений / [С. А. Кузнецова, Д. А. Климачев, С. Н. Карташов и др.] // Вестник МГОУ. Сер. «Естественные науки». — 2014. — № 1. — С. 63—68.
31. Молдакімова Н. А. Солевой стресс и устойчивость растений / Н. А. Молдакімова, Р. Т. Омаров // Вестн. ПГУ им. С. Торайгырова. — 2012. — Вип. 4. — С. 47—54.
32. Новикова А. В. Исследования засоленных и солонцовых почв. Генезис, мелиорация, экология / А. В. Новикова. — Х.: КП «Друкарня № 13», 2009. — 740 с.

33. Палладіна Т. О. Залежність адаптогенної дії препарату метіур на рослини за умов сольового стресу від його молекулярної структури / Т. О. Палладіна, Ж. І. Рибченко, О. О. Контурська // Біотехнологія. — 2012. — Т. 5, № 1. — С. 115—120.
34. Панкова Е. И. Методические рекомендации по использованию материалов аэрофотосъемки для оценки засоления почв и проведения солевых съемок орошаемых территорий хлопкосеющей зоны в крупных и средних масштабах / Панкова Е. И., Мазиков В. М. — М. : Почв. ин-т им. В. В. Докучаева, 1985. — 73 с.
35. Пюрко О. Є. Основи солестійкості рослин та методи її вивчення / [О. Є. Пюрко, М. М. Мусієнко, Є. О. Казаков та ін.] // Вісн. Запорізьк. держ. ун-ту. — 2001. — № 1.
36. Радюкіна Н. Л. Участие низкомолекулярных антиоксидантов в кросс-адаптации лекарственных растений к последовательному действию UV-B облучения и засоления / Н. Л. Радюкіна, В. Тоайма, Зарипова Н. Р. // Физиол. раст. — 2012. — Т. 59, № 1. — С. 80—88.
37. Рибченко Ж. І. Вплив синтетичних адаптогенних препаратів на функціонування вакуолярної H^+ -АТФази в клітинах коренів кукурудзи за умов засолення / Ж. І. Рибченко, Т. О. Палладіна // Доп. НАН України. — 2011. — № 5. — С. 177—179.
38. Рибченко Ж. І. Функціонування Na^+ - H^+ -антипортерів плазматичних і вакуолярних мембран у рослинних клітинах за умов засоленого середовища та вплив на них біологічно активних препаратів / Ж. І. Рибченко, Т. О. Палладіна // Доп. НАН України. — 2013. — № 2. — С. 158—162.
39. Роменський В. Ю. Вплив зрошення і мінерального удобрення на рівень родючості ґрунту при вирощуванні польових культур в умовах південного Степу України / В. Ю. Роменський // Бюл. Ін-ту сільськ. госп-ва степової зони. — 2011. — № 1. — С. 140—144.
40. Січняк О. Л. Солестійкість та особливості спектрів пероксидази та естерази у пшенично-чужорідних гібридів за умов сольового стресу / [О. Л. Січняк, В. А. Топтіков, А. А. Поліненко та ін.] // Вісн. Сумськ. нац. аграр. ун-ту. — 2012. — Вип. 2, № 23. — С. 191—197.
41. Соловых Н. В. Диагностика солеустойчивости растений рода *Rubus* биотехнологическим методом / Н. В. Соловых // Вестн. МичГАУ. — 2010. — № 1. — С. 68—72.
42. Тищенко Е. Н. Генетическая инженерия с использованием генов метаболизма L-пролина для повышения осмотолерантности растений / Е. Н. Тищенко // Физиол. раст. и генетика. — 2013. — Т. 5, № 46. — С. 488—500.
43. Токарева И. В. Роль гидрологических условий в мобилизации органического вещества почв криолитозоны Средней Сибири / И. В. Токарева, А. С. Прокушкин, С. Г. Прокушкин // Лесоведение. — 2008. — № 3. — С. 39—46.
44. Цыдендамбаев В. Д. Жирнокислотный состав липидов вегетативных органов галофита *Suaeda altissima* при разном уровне засоления среды / [В. Д. Цыдендамбаев, Т. В. Иванова, Л. А. Халилова и др.] // Физиол. раст. — 2013. — Т. 60, № 5. — С. 700—711.
45. Чижикова О. А. Роль амінокислот і цукрів у підтриманні осмотичного гомеостазу у проростках кукурудзи за умов сольового стресу та оброблення зернівок синтетичними регуляторами росту / О. А. Чижикова, Т. О. Палладіна // Укр. біохім. журн. — 2006. — Т. 78, № 1. — С. 124—129.
46. Шабетя О. М. Экспрес-методи оцінки вихідного селекційного матеріалу овочевих культур / О. М. Шабетя // Селекція і насінництво. — 2008. — Вип. 96. — С. 223—227.
47. Шевякова Н. И. Влияние АБК на содержание пролина, полиаминов и цитокининов в растениях хрустальной травки при солевом стрессе / [Н. И. Шевякова, Л. И. Мусатенко, Л. А. Стеценко и др.] // Физиол. раст. — 2013. — Т. 60, № 6. — С. 784—792.
48. Шевякова Н. И. Регуляция абсцизовой кислотой содержания полиаминов и пролина в растениях фасоли при солевом стрессе / [Н. И. Шевякова, Л. И. Мусатенко, Л. А. Стеценко и др.] // Физиол. раст. — 2013. — Т. 60, № 2. — С. 192—204.
49. Шихмуратов А. З. Генетические аспекты солеустойчивости культурных растений / А. З. Шихмуратов // Известия ДГПУ. — 2011. — № 1. — С. 46—49.
50. Юркевич Л. Н. Оцінка зразків жита різної плоідності на стійкість до засолення субстрату [Електронний ресурс] / Л. Н. Юркевич, Б. О. Задорожній // Режим доступу до журн.: www.potopalsky.kiev.ua/docs/materiali20forumu/ozdorovlennia/26a.doc
51. Abdullah Z. Causes of Sterility in Seed Set of Rice under Salinity Stress / Z. Abdullah, M. A. Khan, T. J. Flowers // J. of Agron. and Crop Sci. — 2001. — Vol. 187, Issue 1. — P. 25—32.
52. Abrol P. Saline Soils And Their Management [Електронний ресурс] / P. Abrol, J. S. P. Yadav, F. I. Massoud // Soils Bull. FAO. — 1988. — Vol. 39, Ch. 3. Режим доступу до журн. : <http://www.fao.org/docrep/x5871e/x5871e04.htm>.
53. Afzal Z. The Roles of Aquaporins in Plant Stress Responses / Z. Afzal, T. C. Howton, Y. Sun et al. // J. Dev. Biol. — 2016. — Vol. 4, № 9. — P. 1—22.

54. *Ahmad P.* Salt-induced changes in photosynthetic activity and oxidative defense system of three cultivars of mustard (*Brassica juncea* L.) / P. Ahmad, K. ul R. Hakeem, A. Kumaret al. // *Afr. J. of Biotechnol.* — 2012. — Vol. 11. — P. 26944—27003.
55. *Akbarimoghaddam H.* Salinity effects on seed germination and seedling growth of bread wheat cultivars / H. Akbarimoghaddam, M. Galavi, A. Ghanbari // *Trakia J. of Sci.* — 2011. — Vol. 9. — P. 43—50.
56. *Amtmann A.* Learning from Evolution: *Thellungiella* Generates New Knowledge on Essential and Critical Components of Abiotic Stress Tolerance in Plants / A. Amtmann // *Mol. Plant.* — 2009. — Vol. 2. — P. 3—12.
57. *Amtmann A.* Abiotic Stress and Plant Genome Evolution. Search for New Models / A. Amtmann, H. J. Bohnert, R. A. Bressan // *Plant Physiol.* — 2005. — Vol. 138. — P. 127—130.
58. *Ashraf M.* Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants / M. Ashraf, J. C. Harris // *Plant Sci.* — 2004. — Vol. 166. — P. 3—16.
59. *Bayat H.* Impact of exogenous salicylic acid on growth and ornamental characteristics of calendula (*Calendula officinalis* L.) under salinity stress / H. Bayat, M. Alirezaie, H. Neamati // *J. of Stress Physiol. & Biochem.* — 2012. — Vol. 8, № 1. — P. 258—267.
60. *Bhardwaj R.* Aquaporins: Role Under Salt Stress in: Plants / R. Bhardwaj, I. Sharma, M. Kanwar et al. // *Ecophysiology and Responses of Plants under Salt Stress.* — 2013. — Ch. 8. — P. 213—248.
61. *Bressan R.* Learning from the *Arabidopsis* Experience. The Next Gene Search Paradigm / R. A. Bressan, C. Zhang, H. Zhanget al. // *Plant Physiol.* — 2001. — Vol. 127. — P. 1354—60.
62. *Carillo P.* Salinity Stress and Salt Tolerance / [P. Carillo, M. G. Annunziata, G. Pontecorvo et al.] // *Abiotic Stress in Plants — Mechanisms and Adaptations.* — 2011. — Ch. 2. — P. 21—38.
63. *Carpici E. B.* The effects of salt stress on the growth, biochemical parameter and mineral element content of some maize (*Zea mays* L.) cultivars / E. B. Carpici, N. Celik, G. Bayram // *Afr. J. of Biotechnol.* — 2010. — Vol. 9, № 41. — P. 6937—6942.
64. *Cavins T. J.* pH and EC Meters – Tools for Substrate Analysis / [T. J. Cavins, J. L. Gibson, B. E. Whipker et al.] // *NCSU Floriculture Research Report.* — 2000. — 4 pp.
65. *Chen Z.* Heterologous Expression of a Halophilic Archaeon Manganese Superoxide Dismutase Enhances Salt Tolerance in Transgenic Rice / [Z. Chen, Y. H. Pan, L.Y. An et al.] // *Russ. J. of Plant Physiol.* — 2013. — Vol. 60, № 3. — P. 369—376.
66. *Ciarmiello L. F.* Plant Genes for Abiotic Stress / [L. F. Ciarmiello, P. Woodrow, A. Fuggi et al.]: ed. Prof. Arun Shanker // *Abiotic Stress in Plants – Mechanisms and Adaptations.* — 2011. — P. 283—308.
67. *Conde A.* Membrane Transport, Sensing and Signaling in Plant Adaptation to Environmental Stress / A. Conde, M. M. Chaves, H. Gerós // *Plant Cell Physiol.* — 2011. — Vol. 52. — P. 1583—1602.
68. *Conn S.* Comparative physiology of elemental distributions in plants / S. Conn, M. Gilliam // *Ann. of Bot.* — 2010. — Vol. 105. — P. 1081—1102.
69. *Cramer G. R.* Ion activities in solution in relation to Na^+ – Ca^{2+} interactions at the plasmalemma / G. R. Cramer, A. Läuchli // *J. of Exp. Bot.* — 1986. — Vol. 37. — P. 321—330.
70. *Cramer G. R.* Sodium—calcium interactions under salinity stress / G. R. Cramer // *Salinity: Environment-Plants-Molecules.* — 2002. — Ch. 10. — P. 205—227.
71. *Dasgan H.* Determination of screening techniques to salinity tolerance in tomatoes and investigation of genotype responses / H. Y. Dasgana, H. Aktasa, K. Abak // *Plant Sci.* — 2002. — Vol. 163. — P. 695—703.
72. *Ding D.* Differential expression of miRNAs in response to salt stress in maize roots / [D. Ding, L. Zhang, H. Wang et al.] // *Annals of Bot.* — 2009. — Vol. 103. — P. 29—38.
73. *Dinnyen J. R.* Traversing organizational scales in plant salt-stress responses / J. R. Dinnyen // *Curr/ Opin. in Plant Biol.* — 2015. — № 23. — P. 70—75.
74. *Elkahoui S.* Physiological and ultrastructural responses of *Catharanthus roseus* cell suspension to salt Stress / [S. Elkahoui, Z. Barhoumi, N. Djéba et al.] // *Russ. J. of Plant Physiol.* — 2013. — Vol. 60, № 2. — P. 240—245.
75. *FAO & IFAD.* Status of the World's Soil Resources (SWSR) // Food and Agriculture Organization of the United Nations and Intergovernmental Technical Panel on Soils (Rome, Italy). — 2015. — 648 pp.
76. *FAO.* The state of food and agriculture // Food and Agriculture Organization of the United Nations (Rome, Italy). — 2011. — 147 pp.
77. *Fita A.* Breeding and Domesticating Crops Adapted to Drought and Salinity: A New Paradigm for Increasing Food Production / A. Fita, A. Rodríguez-Burruezo, M. Boscaiu et al. // *Front. Plant Sci.* — 2015. — Vol. 6 — P. 1—14.
78. *Fraire-Velázquez S.* Abiotic Stress in Plants and Metabolic Responses / S. Fraire-Velázquez, V. E. Balderas-Hernández // *Abiotic Stress – Plant Responses and Applications in Agriculture.* — 2013. — Ch. 2. — P. 25—48.

79. *Genga A.* Plant Metabolomics: A Characterisation of Plant Responses to Abiotic Stresses / [A. Genga, M. Mattana, I. Coraggio et al.]: ed. Prof. Arun Shanker // Abiotic Stress in Plants – Mechanisms and Adaptations. — 2011. — Ch. 14. — P. 309—350.
80. *Ghanem M.* Impact of salinity on early reproductive physiology of tomato (*Solanum lycopersicum*) in relation to a heterogeneous distribution of toxic ions in flower organs / [M. E. Ghanem, J. van Elteren, A. Albacete et al.]: Ed. Prof. Arun Shanker // Funct. Plant Biol. — 2009. — Vol. 36. — P. 125—136.
81. *Gomes-Filho E.* Cowpea ribonuclease: properties and effect of NaCl-salinity on its activation during seed germination and seedling establishment / [E. Gomes-Filho, C. R. F. M. Lima, J. H. Costa et al.] // Plant Cell Reports. — 2008. — Vol. 27. — P. 147—157.
82. *Gupta B.* Plant Abiotic Stress: “Omics” Approach / [B. Gupta, J. Saha, A. Sengupta et al.] // J. of Plant Biochem. & Physiol. — 2013. — Vol. 1. — P. 1—2.
83. *Gupta B.* Mechanism of Salinity Tolerance in Plants: Physiological, Biochemical, and Molecular Characterization / B. Gupta, B. Huang // Intern. J. of Genomics. — 2014. — Vol. 2014. — P. 1—18.
84. *Hamdia M. A.* Salt tolerance of crop plants / M. A. Hamdia, M. A. Shaddad // J. of Stress Physiol. & Biochem. — 2010. — Vol. 6, № 3. — P. 64—90.
85. *Hasanuzzaman M.* Plant Response to Salt Stress and Role of Exogenous Protectants to Mitigate Salt-Induced Damages / M. Hasanuzzaman, K. Nahar, M. Fujita: Eds. P. Ahmad // Ecophysiology and Responses of Plants under Salt Stress. — 2013. — Ch. 2. — P. 25—87.
86. *Ibrahim E.* Seed priming to alleviate salinity stress in germinating seeds / E. A. Ibrahim // J. Plant Physiol. — 2016. — Vol. 192. — P. 38—46.
87. *Inan G.* Salt Cress. A Halophyte and Cryophyte *Arabidopsis* Relative Model System and Its Applicability to Molecular Genetic Analyses of Growth and Development of Extremophiles / [G. Inan, Q. Zhang, P. Li et al.] // Plant Physiol. — 2004. — Vol. 171. — P. 1718—1737.
88. *Jafar M. Z.* Improving the Performance of Wheat by Seed Priming Under Saline Conditions / [M. Z. Jafar, M. Farooq, M. A. Cheema et al.] // J. of Agron. and Crop Sci. — 2012. — Vol. 198. — P. 38—45.
89. *Javid M.* Current Knowledge in Physiological and Genetic Mechanisms Underpinning Tolerances to Alkaline and Saline Subsoil Constraints of Broad Acre Cropping in Dryland Regions / M. Javid, M. Nicolas, R. Ford : ed. Prof. Arun Shanker // Abiotic Stress in Plants — Mechanisms and Adaptations. — 2011. — Ch. 9. — P. 195—214.
90. *Kader M. A.* Cytosolic calcium and pH signaling in plants under salinity stress / M. A. Kader, S. Lindberg // Plant Signaling & Behavior. — 2010. — Vol. 5, № 3. — P. 233—238.
91. *Kahn H. A.* Vegetative and reproductive growth of salt-stressed chickpea are carbon-limited: sucrose infusion at the reproductive stage improves salt tolerance / H. A. Kahn, K. H. M. Siddique, T. D. Colmer // J. Exp. Bot. — 2016. — P. 1—11.
92. *Kawa D.* Phosphate-dependent root system architecture responses to salt stress / [D. Kawa, M. M. Julkowska, H. M. Sommerfeld et al.] // Plant Physiol. — 2016. — Vol. 171, № 3. — 16 p.
93. *Khan H. A.* Salt sensitivity in chickpea: Growth, photosynthesis, seed yield components and tissue ion regulation in contrasting genotypes / H. A. Khan, K. H. Siddique, R. Munir // J. Plant Physiol. — 2015. — Vol. 182. — P. 1—12.
94. *Khan H. A.* Alterations in root lipid peroxidation and antioxidative responses in two rice cultivars under NaCl-salinity stress / M. H. Khan, S. K. Panda // Acta Physiologiae Plantarum. — 2008. — Vol. 30. — P. 81—89.
95. *Khatun S.* Effect of salinity on seed set in rice / S. Khatun, T. J. Flowers // Plant, Cell Environ. — 1995. — Vol. 18. — P. 61—87.
96. *Khodarahmpour Z.* Morphological Classification of Maize (*Zea mays* L.) Genotypes in Heat Stress Condition / Z. Khodarahmpour // J. of Agricult. Sci. — 2012. — Vol. 4. — P. 31—40.
97. *Kim S.* Integrating omics analysis of salt stress-responsive genes in rice / S. Kim, H. Jeong, K. Jung // Genes & Genomics. — 2015. — Vol. 37, № 8. — P. 645—655.
98. *Liu C.* Aquaporin OsPIP1;1 promotes rice salt resistance and seed germination / [C. Liu, T. Fukumoto, T. Matsumoto et al.] // Plant Physiol. and Biochem. — 2013. — Vol. 63. — P. 151—158.
99. *Lokhande V. H.* Prospects of Halophytes in Understanding and Managing Abiotic Stress Tolerance / V. H. Lokhande, P. Suprasanna // Environmental Adaptations and Stress Tolerance of Plants in the Era of Climate Change. — 2012. — Ch. 2. — P. 29—56.
100. *Maggio A.* Saline agriculture in Mediterranean environments / [A. Maggio, S. De Pascale, M. Fagnano et al.] // Ital. J. of Agronomy. — 2011. — Vol. 6. — P. 36—43.
101. *Maksimovic I.* Effects of Salinity on Vegetable Growth and Nutrients Uptake / I. Maksimovic, Ž. Ilin : ed. Dr. Teang Shui Lee // Irrigation Systems and Practices in Challenging Environments. — 2012. — Ch. 9 — P. 169—190.
102. *Miljuš-Djukić J.* Differential response of three contrasting pea (*Pisum arvense*, *P. sativum* and *P. fulvum*) species to salt stress: assessment of variation in antioxidative defence and miRNA expression / [J. Miljuš-

- Djukić, N. Stanisavljević, S. Radović et al.] // Austral. J. of Crop Sci. — 2013. — Vol. 7, № 13. — P. 2145-2153.
103. Miransari M. Plant hormones and seed germination / M. Miransari, D. L. Smith // Environ. and Experimental Botany. — 2014. — Vol. 99. — P. 110—121.
104. Møller I. S. Shoot Na⁺ Exclusion and Increased Salinity Tolerance Engineered by Cell Type-Specific Alteration of Na⁺ Transport in *Arabidopsis* / I. S. Møller, M. Gilliham, D. Jha [et al.] // The Plant Cell. — 2009. — Vol. 21, № 7. — P. 2163—2178.
105. Munns R. 1999. Effect of salinity on salt accumulation and reproductive development in the apical meristem of wheat and barley / R. Munns, H. M. Rawson // Austr. J. Plant Physiol. — 1999. — Vol. 26. — P. 459—464.
106. Munns R. Genes and salt tolerance: bringing them together / R. Munns // New Phytologist. — 2005. — Vol. 167. — P. 645—663.
107. Munns R. Mechanisms of salinity tolerance / R. Munns, M. Tester // Annu. Rev. Plant Biol. — 2008. — Vol. 59. — P. 651—681.
108. Munns R. Salinity tolerance of crops — what is the cost? / R. Munns, M. Gilliham // New Phytologist. — 2015. — Vol. 208. — P. 668-673.
109. Murumkar C. V. Influence of salt stress on biochemical processes in chickpea, *Cicer arietinum* L. / C. V. Murumkar, P. D. Chavan // Plant and Soil. — 1986. — Vol. 96. — P. 439—443.
110. Nasri N. Effect of Salinity on Germination, Seedling Growth and Acid Phosphatase Activity in Lettuce / [N. Nasri, I. Saïdi, R. Kaddour et al.] // Amer. J. of Plant Sci. — 2015. — Vol. 6. — P. 57—63.
111. Ondrasek G. Soil Salinisation and Salt Stress in Crop Production / G. Ondrasek, Z. Rengel, S. Veres : ed. Prof. Arun Shanker // Abiotic Stress in Plants – Mechanisms and Adaptations. — 2011. — Ch. 8. — P. 171—190.
112. Pang Q. Comparative proteomics of salt tolerance in *Arabidopsis thaliana* and *Thellungiella halophila* / [Q. Pang, S. Chen, S. Dai et al.] // J. Proteome Res. — 2010. — Vol. 9. — P. 2584—2599.
113. Panuccio M. R. Effect of saline water on seed germination and early seedling growth of the halophyte quinoa / [M. R. Panuccio, S. E. Jacobsen, S. S. Akhtar et al.] // AoB Plants. — 2014. — Vol. 6. — 18 pp.
114. Porcel R. Arbuscular mycorrhizal symbiosis ameliorates the optimum quantum yield of photosystem II and reduces non-photochemical quenching in rice plants subjected to salt stress / [R. Porcel, S. Redondo-Gómez, E. Mateos-Naranjo et al.] // J. of Plant Physiol. — 2015. — Vol. 185. — P. 75—83.
115. Protocols for Pre-Field Screening of Mutants for Salt Tolerance in Rice, Wheat and Barley / [S. Bado, B. P. Forster, A.V.A. Ghanim et al.] // IAEA. Springer-open, 2016. — 37 p.
116. Qados Abdul A.M.S. Effect of salt stress on plant growth and metabolism of bean plant *Vicia faba* (L.) / A.M.S. Abdul Qados // J. of the Saudi Soc. of Agricult. Sci. — 2011. — Vol. 10. — P. 7—15.
117. Rahdari P. Salinity Stress: A Review / P. Rahdari, S. M. Hoseini // Tech. J. Engin. & App. Sci. — 2011. — Vol. 1, № 3. — P. 63—66.
118. Rahnama A. A screening method to identify genetic variation in root growth response to a salinity gradient / [A. Rahnama, R. Munns, K. Poustini et al.] // J. of Exper. Bot. — 2011. — Vol. 62, № 1. — P. 69—77.
119. Rajendran K. Quantifying the three main components of salinity tolerance in cereals / K. Rajendran, M. Tester, S. J. Roy // Plant Cell Environ. — 2009. — Vol. 32. — P. 237—249.
120. Roy S. J. Salt resistant crop plants / S. J. Roy, S. Negrao, M. Tester // Curr. Opin. in Biotechnol. — 2014. — Vol. 26. — P. 115—124.
121. Ruan Y.-L. Molecular regulation of seed and fruit set / Y.-L. Ruan, J. W. Patrick, M. Bouzayen et al. // Trends in Plant Sci. — 2012. — Vol. 17. — P. 656—665.
122. Saglam A. Leaf rolling reduces photosynthetic loss in maize under severe drought / [A. Saglam, A. Kdioglu, M. Demiralay et al.] // Acta Bot. Croat. — 2014. — Vol. 2. — P. 315—332.
123. Salt Stress in Plants: Signalling, Omics and Adaptations / Editors: Ahmad P., Azooz M. M., Prasad M. V. — Springer-Verlag New York, 2013. — XV, 509 p.
124. Sánchez-Calderón L. Root Development and Abiotic Stress Adaptation / L. Sánchez-Calderón, M. E. Ibarra-Cortés, I. Zepeda-Jazo // Abiotic Stress – Plant Responses and Applications in Agriculture. — 2013. — Ch. 5. — P. 135—168.
125. Samineni S. Salt sensitivity of the vegetative and reproductive stages in chickpea (*Cicer arietinum* L.): Podding is a particularly sensitive stage / [S. Samineni, K. H. M. Siddique, P. M. Gaur et al.] // Environ. and Exper. Bot. — 2011. — Vol. 71. — P. 260—268.
126. Schmidt R. The contribution of SERF1 to root-to-shoot signaling during salinity stress in rice / [R. Schmidt, C. Caldana, B. Mueller-Roeber et al.] // Plant Signaling & Behavior. — 2014. — Vol. 9. — 9 p.
127. Selected Methods in Applied Plant Stress Research [Электронный ресурс] // Methods. — Режим доступа до журн. : www.plantstress.com/methods/.
128. Shavrukov Y. Salt stress or salt shock: which genes are we studying? / Y. Shavrukov // J. of Exper. Bot. — 2013. — Vol. 64, № 1. — P. 119—127.
- 104 ISSN 2078-2357. Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол., 2016, № 3-4 (67)

129. Shi H. Regulation of expression of the vacuolar Na⁺/H⁺ antiporter gene AtNHX1 by salt stress and ABA / H. Shi, J.-K. Zhu // Plant. Mol. Biol. — 2002. — Vol. 50 — P. 543—550.
130. Shiri M. Moderate salinity reduced phenanthrene-induced stress in the halophyte plant model *Thellungiella salsuginea* compared to its glycophyte relative *Arabidopsis thaliana*: Cross talk and metabolite profiling / M. Shiria, M. Rabhib, C. Abdelly [et al.] // Chemosphere. — 2016. — Vol. 155. — P. 453—462.
131. Suga S. Aquaporin Isoforms Responsive to Salt and Water Stresses and Phytohormones in Radish Seedlings / S. Suga, S. Komatsu, M. Maeshima // Plant Cell Physiol. — 2002. — Vol. 43, № 10. — P. 1229—1237.
132. Tavakkoli E. High concentrations of Na⁺ and Cl⁻ ions in soil solution have simultaneous detrimental effects on growth of faba bean under salinity stress / E. Tavakkoli, P. Rengasamy, G. K. McDonald // Exp. Bot. — 2016. — Vol. 67. — P. 4449—59.
133. Tester M. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants / M. Tester, R. Davenport // Ann. Bot. — 2003. — V. 91, № 5. — P. 503—527.
134. Testerink C. Root morphology changes upon salt stress / C. Testerink // Plant Physiol. — 2014. — 33 p.
135. The impact of Irrigation on Agricultural Productivity: Evidence from India: Triennial Conference, Foz do Iguaçu (Brazil, 18—24 August, 2012) / [S. Jin, W. Yu, Hans G. P. Jansen et al.] // 2012. — 38 p.
136. Turner N. C. Salinity tolerance and ion accumulation in chickpea (*Cicer arietinum* L.) subjected to salt stress / [N. C. Turner, T. D. Colmer, J. Quealy et al.] // Plant and Soil. — 2013. — Vol. 365. — P. 347—361.
137. Tuteja N. Improving Crop Resistance to Abiotic Stress / [Editors: Tuteja N., Gill S. S. et al.] // Wiley-Blackwell. — 2012. — Vol. 1, № 4. — P. 71—87.
138. Vahdati K. Abiotic Stress Tolerance in Plants with Emphasizing on Drought and Salinity Stresses in Walnut / K. Vahdati, N. Lotfi // Abiotic Stress — Plant Responses and Applications in Agriculture. — 2013. — Ch.10. — P. 307—365.
139. Vibhuti. Seed germination and seedling growth parameters of rice (*Oryza sativa*) varieties as affected by salt and water stress / [Vibhuti, C. Shahi, K. Bargali et al.] // Ind. J. of Agricult. Sci. — 2015. — Vol. 85, № 1. — P. 102—108.
140. Volkov V. Salinity tolerance in plants. Quantitative approach to ion transport starting from halophytes and stepping to genetic and protein engineering for manipulating ion fluxes / V. Volkov // Front. in Plant Sci. — 2015. — Vol. 6. — P. 1—25.
141. Vujčić V. Physiological and biochemical responses of *Fibigia triquetra* (DC.) Boiss. to osmotic stress / V. Vujčić, S. Brkanac // Acta Bot. Croat. — 2014. — № 2. — P. 347—358.
142. Xu G.-Y. A novel rice calmodulin-like gene, OsMSR2, enhances drought and salt tolerance and increases ABA sensitivity in *Arabidopsis* / [G.-Y. Xu, P. S. C. F. Rocha, M.-L. Wang et al.] // Planta. — 2011. — Vol. 234. — P. 47—59.
143. Yang S. The action of aquaporins in cell elongation, salt stress and photosynthesis / S. Yang, L. Cui // Sheng Wu Gong Cheng Xue Bao. — 2009. — Vol. 25, № 3. — P. 321—327.
144. Yastreb T. O. Content of Osmolytes and Flavonoids under Salt Stress in *Arabidopsis thaliana* Plants Defective in Jasmonate Signaling / T. O. Yastreb, Yu. E. Kolupaev, A. A. // Appl. Biochem. and Microbiol. — 2016. — Vol. 52. — P. 210—215.
145. Zhao Y. SOS3 mediates lateral root development under low salt stress through regulation of auxin redistribution and maxima in *Arabidopsis* / [Y. Zhao, T. Wang, W. Zhang et al.] // New Phytologist. — 2010. — Vol. 189. — P. 1122—1134.
146. Zhou M. Constitutive Expression of a miR319 Gene Alters Plant Development and Enhances Salt and Drought Tolerance in Transgenic Creeping Bentgrass / [M. Zhou, D. Li, Z. Li et al.] // Plant Physiol. — 2013. — Vol. 161. — P. 1375—1391.
147. Zhu J.-K. Plant salt tolerance / J.-K. Zhu // Trends in Plant Sci. — 2001. — Vol. 6, №. 2. — P. 66—71.
148. Zhu J.-K. Regulation of ion homeostasis under salt stress / J.-K. Zhu // Curr. Opp. in Plant Biol. — 2003. — Vol.6. — P. 441—445.
149. Zolla G. Mild salinity stimulates a stress-induced morphogenic response in *Arabidopsis thaliana* roots / G. Zolla, Y. M. Heimer, S. Barak // J. of Exp. Bot. — 2010. — Vol. 61, №. 1. — P. 211—224.

И. В. Деркач, Н. Д. Романюк

Львовский национальный университет имени Ивана Франко

ВЛИЯНИЕ ЗАСОЛЕНИЯ ПОЧВЫ НА РАСТИТЕЛЬНЫЕ ОРГАНИЗМЫ

В обзоре проанализированы и обобщены данные относительно механизмов адаптации растений к условиям NaCl засоления почвы с целью повышения их устойчивости к данному фактору. Проанализированы изменения в растительном организме, вызванные засолением почвы и приведены основные известные механизмы адаптации растений, в частности

компартиментализация, ионное исключение, устойчивость к осмотическому стрессу и роль антиоксидантных систем.

Ключевые слова: засоление, адаптационные механизмы, устойчивость, NaCl

I. V. Derkach, N. D. Romaniuk

Ivan Franko National University of Lviv, Ukraine

THE IMPACT OF SOIL SALINITY ON PLANTS

This article intends to examine the mechanisms of plant adaptation to soil salinity and describe avenues to increase salt tolerance of plants. The ways in which salt affects plants, through osmotic stress in particular, salt ions toxicity and levels of oxidative stress are analyzed. In Ukraine, according to the State Land Reports, saline soils occupy 1.71 mln hectares (arable land – 848.2,000 ha), including low salinized 1336.6,000 ha, medium salinized – 224.3,000 ha, severely salinized – 116.3,000 ha. The predominant salt is sodium chloride. Most of the negative effects of salinity are caused by an increase in the content of Na⁺ and Cl⁻ ions, the latter being the most harmful. Direct and indirect methods of assessment of the plant salt tolerance are described, which include analysis of plant growth and productivity under salt environment in situ, as well as physiological, biochemical and biophysical methods that demonstrate changes of individual metabolic processes and their correlation with the direct methods. There is a direct dependence between the content of the NaCl in the environment and the growth and development of crops at the stage of vegetation. Salinity may also adversely affect the reproductive phase of plant growth because of the growing number of sterile flowers, reduced pollen viability, decreasing number of spikelets and seeds. Influence of different concentrations of salinity on the photosynthetic activity is described; low salt concentrations can enhance the photosynthetic activity, whereas high concentrations may impede it. The important role for the ions compartmentalization is played by membrane transporters regulating inter-cellular and intracellular distribution of ions. The function of vacuoles maintaining the optimum ratio of Na⁺/K⁺ in the cytosol is described. Ion exclusion, including Na⁺ exclusion, is another mechanism of plant adaptation. Na⁺ ions can reach toxic concentrations faster than ions of Cl⁻, because roots of tolerant plants are able to avoid absorption of these ions, and shoots are likely to avoid their accumulation too. The ability of plants to exclude the Na⁺ from the roots and thus to reduce the accumulation of Na⁺ is enhanced by the proteins encoded by Nax1 and Nax2 genes. The Na⁺ efflux from the root cells involves antiporters SOS1 and proton pump of plasma membrane. This antiporter is part of the mechanism, based on the level of salt stress, which entails an increase in cytosolic [Ca²⁺] reversible phosphorylation SOS1, together with SOS2 and SOS3, SOS2 coding SNF-kinases, SOS3 – Ca²⁺-binding protein. The role of micro-RNAs, particularly miR319 as a regulator of genes encoding transcription factors in stress tolerance is determined. Plants Resistant to osmotic stress plants are able to maintain turgor pressure under the influence of salinity. The important role in the osmotic tolerance is played by compatible osmolytes, low molecular organic compounds. Antioxidant systems are necessary to prevent damage from ROS, which are formed at high salt concentrations.

Physiological and biochemical plant responses to salinity include the level of salt stress and salt signal transduction; responses implying changes in photosynthetic activity; production of phytohormones, antioxidant activities; acquisition, exclusion, transport and cellular compartmentalization of Na⁺ ions; modifying structural components of cell walls and membranes, etc. They are controlled by the interaction of hundreds of genes that also cross-react with other components of the stress signals transduction. Understanding these interactions is one of the prerequisites for creating salt-tolerant varieties of most important crops.

Key words: salinity, adaptation mechanisms, tolerance, NaCl

Рекомендує до друку

Надійшла 19.09.2016

В. В. Грубінко