



Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
 Visnik Dnipropetrovs'kogo universitetu. Seriâ Biologiâ, ekologiâ

Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.
 2013. 21(1)

ISSN 2310-0842

www.ecology.dp.ua

УДК 581.632.121

Накопление и локализация ионов натрия и калия в растениях кукурузы в условиях почвенного засоления

С.Н. Кабузенко¹, А.В. Омельченко¹, Л.Н. Михальская², В.В. Швартау²

¹Таврический национальный университет имени В.И. Вернадского, Симферополь, Украина

²Институт физиологии растений и генетики НАН Украины, Киев, Украина

Изучали накопление и локализацию ионов Na^+ и K^+ в растениях гибридов кукурузы нового поколения, отличающихся по степени солеустойчивости, в условиях почвенного засоления. Для солеустойчивого гибрида Веселка МВ характерна способность к локализации ионов Na^+ преимущественно в корне. Значительно повышено по отношению к контролю содержание ионов Na^+ в клеточном соке органов надземной части и в особенности корней, а также содержание ионов K^+ в органах надземной части по сравнению с корнем в контроле и в опытных вариантах, и более выражена транслокация ионов K^+ в вакуоли органов надземной части на солевом фоне. Для солеустойчивого гибрида характерно также более высокое соотношение K^+/Na^+ в органах надземной части по сравнению с солечувствительным гибридом в условиях засоления.

Ключевые слова: кукуруза; гибрид; солеустойчивость; Na^+ ; K^+ ; хлоридное засоление

Accumulation and localization of sodium and potassium ions in maize plants on saline soil

S.N. Kabuzenko¹, A.V. Omel'chenko¹, L.M. Mykhalska², V.V. Schwartau²

¹Taurida V. Vernadsky National University, Simferopol, Ukraine

²Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

The goal of this work is studying the accumulation and distribution of Na^+ and K^+ in maize hybrids of different salt tolerance under conditions of the chloride salinity. The new corn hybrid Veselka MV (salt-tolerant) and Odessa 375 MB (not salt-tolerant) were studied. The plants grown in salt-free chernozem soil are control. In the experiment, sodium chloride was dissolved in the irrigation water to form the salinity of test soils up to concentrations of 0.25, 0.5, 0.75, and 1.0% of oven-dry weight. Soil moisture in the pots was maintained at 60% of the full field water capacity, the air temperature was +25...+27 °C, and the light – 10 klux. Plant samples were dried in the oven under 70 °C. Then, the average sample of 10 specimens was thoroughly levigated in the porcelain pounder and dispersed in distilled water at 100 °C. The ions were extracted, and the extracts were centrifuged for 20 min at 3000 rpm. The ions content in the cell sap was analysed. Plant samples (1 g) were incubated 10 min in chloroform, dried carefully with filter paper, and then the cell sap was squeezed. 1 ml of clear top layer of the cell sap was dissolved in 10 ml of distilled water. Ions content was determined by the atomic absorption spectrophotometer ("Karl Zeiss", Germany). Salt-tolerant maize hybrid Veselka MW (14 days age) is characterized by an increased content of Na^+ in the root tissues in comparison with the above-ground parts. In Odessa 375 MB hybrid this regularity is less pronounced. With the increase of sodium chloride concentration in the soil the content of Na^+ in the aerial parts of plants rises. That may be connected with the reduced role of a root barrier.

¹Таврический национальный университет имени В.И. Вернадского, 95007, Симферополь, пр. Вернадского, 4, Украина. E-mail: omelchenko_tnu@mail.ru, omelav@ukr.net

²Институт физиологии растений и генетики НАН Украины, 03022, Киев-22, ул. Васильковская, 31/17, Украина. E-mail: schwartau@ifrg.kiev.ua

¹Taurida V. Vernadsky National University, Vernadsky av., 4, Simferopol, 95007, Ukraine. E-mail: omelchenko_tnu@mail.ru, omelav@ukr.net

²Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine, 31/17, Vasylkivska St., Kyiv-22, 03022, Ukraine. E-mail: schwartau@ifrg.kiev.ua

The salt-tolerant hybrid has a higher content of Na^+ in the roots as compared to the above-ground parts. The content of K^+ was higher in the above-ground parts, which is more pronounced in the salt-tolerant hybrid Veselka MB. The decrease of K^+ in cell sap of the root under saline conditions was most pronounced in the salt-sensitive hybrid Odessa 375 MB. The salt-tolerant hybrid Veselka MB is characterized by accumulation of Na^+ mainly in the roots, but a higher content of K^+ in the aerial part of the plant. For salt-tolerant hybrids are characterized by a higher ratio of K^+ / Na^+ in the above-ground parts of plants as compared to the not salt-tolerant hybrid.

Keywords: maize; hybrid; salt tolerance; Na^+ ; K^+ ; chloride salinity

Введение

Почвенное засоление – один из абиотических факторов, наносящих существенный ущерб сельскому хозяйству. Проблема солеустойчивости растений в будущем станет для человечества ещё более актуальной в связи с аридизацией климата Земли и расширением площадей орошаемого земледелия (Ashraf, 1994; Yeo, 1999; Flowers, 2004). Поэтому изучение механизмов солеустойчивости культурных растений и выявление её физиологических механизмов для различных видов культур на сегодняшний день является важной проблемой. Одним из общих механизмов солеустойчивости считается способность растений в условиях солевого стресса поддерживать ионный гомеостаз, позволяющий им расти и развиваться на фоне засоления. Большое значение для гликофитов имеет механизм поддержания низких концентраций ионов Na^+ в активно метаболизирующих тканях и органах (меристема, генеративные органы) (Zhu, 2002; Tester and Davenport, 2003; Pardo et al., 2006; Veselov et al., 2007; Munns and Tester, 2008; Zaharin and Panichkin, 2009). На уровне целого растения эта стратегия обеспечивается барьерной ролью корней, что предотвращает поступление токсических «засоляющих» катионов в фотосинтезирующие органы (Leonova et al., 2005; Omel'chenko et al., 2009).

По данным литературы, токсический эффект «засоляющих» ионов обусловлен проникновением солей в цитоплазму клеток, что приводит к инактивации ферментов, обеспечивающих метаболические процессы (Flowers et al., 1991; Blumwald et al., 2000). Последнее связывают с конкуренцией между ионами Na^+ и K^+ , который активирует ферменты углеводного обмена, синтеза белка и необходим для ключевых процессов жизнедеятельности растений (Blumwald, 2000; Munns and Tester, 2008). Одним из признаков солеустойчивости культурных растений в сортовом аспекте является более высокое соотношение K^+ / Na^+ в растительных органах в условиях солевого стресса (Gorham et al., 1990; Ladatko and Doseeva, 2010). Высказывается гипотеза, что отношение K^+ / Na^+ в листьях культурных растений на солевом фоне может служить тестом в оценке солеустойчивости сортов (Yamaguchi and Blumwald, 2005; Hauser and Horie, 2010).

Цель данной работы – оценить накопление и распределение ионов Na^+ и K^+ в органах и тканях гибридов кукурузы, отличающихся по степени солеустойчивости, в условиях хлоридного засоления.

Материал и методы исследований

Объект исследований – 14-дневные проростки солеустойчивого гибрида кукурузы Веселка MB и солечувствительного – Одесский 375 MB, выведенных в селекционно-генетическом институте – Национальном центре

семеноводства и сортоизучения НААН Украины (г. Одесса). Степень солеустойчивости гибридов нового поколения предварительно установлена опытным путем по ростовым показателям (Omel'chenko et al., 2009). Растения выращивали в вегетационных сосудах, вмещающих 2 кг лугово-черноземной почвы. Семена гибридов кукурузы по 15 штук высаживали в сосуды с почвой. Засоление в почвенной культуре моделировали путем внесения с поливной водой NaCl в концентрациях 0,25, 0,50, 0,75, 1,00% на абсолютно сухую массу почвы. Контролем служила почва без засоления. Влажность почвы на протяжении опыта поддерживали на уровне 60% от полной полевой влагоемкости. Температура воздуха в лаборатории составляла +25...+27 °С, освещенность – 10 кЛк.

Содержание ионов Na^+ и K^+ в гомогенате и клеточном соке тканей корня и надземной части определяли с помощью атомно-абсорбционного спектрофотометра («Karl Zeiss», Германия) (Mineev, 2001). Для определения содержания ионов в гомогенате тканей растительный материал предварительно высушивали в сушильном шкафу при 70 °С. Корни проростков перед высушиванием промывали в течение 2 мин в дистиллированной воде. Высушенные образцы (средняя проба из 10 растений) растирали в фарфоровой ступке до порошкообразного состояния. Из полученного порошка ионы извлекали водной экстракцией при 100 °С, экстракт центрифугировали в течение 20 мин при 3000 об./мин.

При определении содержания ионов в клеточном соке навеску тканей весом 1 г предварительно выдерживали в хлороформе 10 мин. После обработки хлороформом растительный материал просушивали между листами фильтровальной бумаги, сок отжимали медицинским шприцем в стеклянный бюкс. Использовали прозрачную верхнюю часть клеточного сока (1 мл сока растворяли в 10 мл дистиллированной воды).

Эксперименты проводили в 3-кратной биологической и 6–7-кратной аналитической повторностях. В таблицах представлены средние арифметические значения и их стандартные ошибки. Статистическую обработку результатов проводили по Г.Ф. Лакину (Lakin, 1990), в таблицах приведено среднее квадратическое отклонение.

Результаты и их обсуждение

Время проявления повреждений, вызванных избытком солей в почве (в частности NaCl), зависит как от количества поглощенного растением Na^+ , так и его компартментации в тканях и клетках (Blumwald, 2000; Munns and Tester, 2008). Для сохранения общих процессов жизнедеятельности растение снижает поглощение и накопление ионов Na^+ в цитоплазме клеток активно функционирующих органов (листьев и генеративных органов).

Экспериментально для многих видов растений-гликофитов показано, что те из них, которые способны эффективно выводить Na^+ из стеблей и из листовых пластинок и, напротив, активно поглощать ионы K^+ , являются более солеустойчивыми (Tester and Davenport,

2003; Flowers et al., 2004; Ladatko and Doseeva, 2010). Содержание ионов Na^+ в гомогенате клеток корня по сравнению с надземной частью было выше у обоих гибридов кукурузы, что более выражено у солеустойчивого гибрида Веселка МВ (табл. 1).

Таблица 1

Содержание ионов Na^+ в тканях 14-дневных проростков кукурузы, выращенных на фоне хлоридного засоления

Объект исследований	Вариант опыта	Корни, мг/г сухого вещества	Надземная часть, мг/г сухого вещества	Соотношение содержания Na^+ в корнях / надземной части
Веселка МВ	контроль	6,8 ± 0,3	0,7 ± 0,1	9,7
	0,25% NaCl	20,6 ± 0,7	3,8 ± 0,1	5,4
	0,50% NaCl	29,4 ± 1,2	6,9 ± 0,3	4,2
	0,75% NaCl	23,2 ± 0,9	7,7 ± 0,3	3,0
	1,00% NaCl	25,1 ± 1,0	8,8 ± 0,4	2,8
Одесский 375 МВ	контроль	6,1 ± 0,3	0,7 ± 0,1	8,7
	0,25% NaCl	15,3 ± 0,5	5,7 ± 0,2	2,7
	0,50% NaCl	22,8 ± 0,8	10,5 ± 0,5	2,2
	0,75% NaCl	30,6 ± 1,4	15,7 ± 0,7	1,9

У растений контрольного варианта обоих гибридов соотношение содержания Na^+ корень / надземная часть было значительно выше, чем в опытных вариантах. С повышением концентрации NaCl в субстрате содержание ионов Na^+ в надземной части гибридов кукурузы заметно увеличивалось, то есть барьерная роль корня в отношении «избыточного» Na^+ ослабевала. У солеустойчивого гибрида механизм контроля поступления ионов Na^+ в надземную часть оказался более надежным, что можно считать проявлением адаптации к солевому стрессу на организменном уровне. По мере увеличения концентрации NaCl в почве соотношение содержания ионов Na^+ корни / надземная часть уменьшалось, но разница между гибридами сохранялась. Таким образом, одним из механизмов адаптации к засолению на организменном уровне у солеустойчивого гибрида кукурузы по сравнению с солечувствительным является более высокое содержание ионов Na^+ в тканях корня и соотношение этого показателя корень / надземная часть, что, видимо, способствует поддержанию продукционного процесса в этих условиях на определенном уровне.

Интересными также являются результаты по содержанию ионов K^+ в гомогенате тканей корня и надземной части гибридов кукурузы (табл. 2). На засолении слабой и сильной степени у обоих гибридов содержание ионов K^+ в органах надземной части, как и в контроле, в несколько раз выше, чем в корне, и особенно это выражено у солеустойчивого гибрида Веселка МВ. На экстремальном засолении (1,0% для гибрида Веселка МВ и 0,75% NaCl для гибрида Одесский 375 МВ) соотношение содержания ионов K^+ надземная часть / корень минимально.

Поскольку гликофитные растения кукурузы не способны выдерживать высокое содержание ионов Na^+ в цитоплазме клеток листа, увеличение концентрации клеточного сока на солевом фоне, по-видимому, достигается за счет более активной транслокации ионов K^+ в вакуоль для снижения водного потенциала, что способствует поступлению воды в органы надземной части.

В целом содержание ионов K^+ в органах опытных растений ниже, чем в контроле, в особенности у солечувствительного гибрида Одесский 375 МВ. Увеличение содержания ионов K^+ в корнях и органах надземной части у обоих гибридов по мере повышения концентрации

соли в среде можно объяснить включением в транспортные функции высокоселективных калиевых каналов (Ershov et al., 2005; 2007; Veselov et al., 2007). На основании полученных данных можно высказать предположение, что у солеустойчивого гибрида кукурузы на солевом фоне в большей степени активируются K^+ -селективные каналы, расположенные в клетках обкладки сосудов ксилемы и способствующие поступлению ионов K^+ в органы надземной части.

Представление о роли распределения ионов Na^+ и K^+ по компартментам в механизмах солеустойчивости было бы неполным без анализа его содержания в клеточном соке корней и надземной части растений на солевом фоне (табл. 3). По мере возрастания концентрации NaCl в почвенной культуре увеличивается содержание ионов Na^+ в клеточном соке и корней, и органов надземной части против контрольного варианта, что более выражено у солеустойчивого гибрида Веселка МВ. Соотношение содержания ионов Na^+ в клеточном соке тканей корней по сравнению с органами надземной части также выше у солеустойчивого гибрида.

Ключевую роль в освобождении цитоплазмы от «засоляющих» ионов играет в растительных клетках вакуоль (Veselov et al., 2007). На тонопласте клеток локализуется транспортный механизм, который осуществляет перенос ионов Na^+ в вакуоль против градиента электрохимического потенциала за счет энергии H^+ -АТФазы тонопласта (Blumwald, 2000). Таким образом, одним из механизмов, обеспечивающих солеустойчивость гибридов кукурузы, является активация транспортной системы тонопласта, способствующая выведению «засоляющих» ионов Na^+ в вакуоль клеток надземной части и корневой системы растений. Этот механизм связан с водообменом в системе «почва – растение» и имеет большое значение в формировании солеустойчивости.

В наши исследования входило также определение соотношения содержания ионов K^+ в клеточном соке «корень / надземная часть» в условиях засоления в связи с солеустойчивостью гибрида. Засоление способствует уменьшению содержания ионов K^+ в клеточном соке и корня, и органов надземной части, причем этот эффект находится в прямой зависимости от концентрации соли в брете (табл. 4).

Таблица 2

**Содержание ионов K^+ в тканях 14-дневных проростков кукурузы,
выращенных на фоне хлоридного засоления**

Объект исследований	Вариант	Корни, мг/г сухого вещества	Надземная часть, мг/г сухого вещества	Соотношение содержания K^+ в корнях / надземной части
Веселка МВ	контроль	1,68 ± 0,06	5,85 ± 0,15	0,28
	0,25% NaCl	0,25 ± 0,01	2,73 ± 0,08	0,09
	0,50% NaCl	0,32 ± 0,01	4,52 ± 0,12	0,07
	0,75% NaCl	0,44 ± 0,02	6,59 ± 0,17	0,06
	1,00% NaCl	3,94 ± 0,18	9,10 ± 0,24	0,24
Одесский 375 МВ	контроль	1,50 ± 0,05	2,94 ± 0,09	0,51
	0,25% NaCl	0,43 ± 0,02	1,37 ± 0,05	0,31
	0,50% NaCl	0,74 ± 0,03	1,54 ± 0,07	0,48
	0,75% NaCl	0,81 ± 0,04	1,68 ± 0,08	0,48

Таблица 3

**Содержание ионов Na^+ в клеточном соке тканей 14-дневных проростков кукурузы,
выращенных на фоне хлоридного засоления**

Объект исследований	Вариант опыта	Корни, мкг/мл	Надземная часть, мкг/мл	Соотношение содержания Na^+ в корнях / надземной части
Веселка МВ	контроль	62 ± 3	9 ± 1	6,8
	0,25% NaCl	267 ± 8	68 ± 3	3,9
	0,50% NaCl	468 ± 12	153 ± 5	3,0
	0,75% NaCl	570 ± 15	288 ± 9	1,9
	1,00% NaCl	290 ± 10	523 ± 14	0,5
Одесский 375 МВ	контроль	73 ± 4	22 ± 1	3,3
	0,25% NaCl	178 ± 6	103 ± 4	1,7
	0,50% NaCl	196 ± 9	138 ± 6	1,4
	0,75% NaCl	181 ± 8	247 ± 8	0,7

Таблица 4

**Содержание ионов K^+ в клеточном соке тканей 14-дневных проростков кукурузы,
выращенных на фоне хлоридного засоления**

Объект исследований	Вариант опыта	Корни, мкг/мл	Надземная часть, мкг/мл	Соотношение содержания K^+ в корнях / надземной части
Веселка МВ	контроль	183 ± 7	520 ± 19	0,35
	0,25% NaCl	128 ± 4	438 ± 12	0,29
	0,50% NaCl	143 ± 5	500 ± 15	0,28
	0,75% NaCl	126 ± 4	475 ± 17	0,26
	1,00% NaCl	119 ± 3	488 ± 18	0,24
Одесский 375 МВ	контроль	200 ± 8	428 ± 10	0,46
	0,25% NaCl	82 ± 4	375 ± 9	0,21
	0,50% NaCl	67 ± 3	363 ± 7	0,18
	0,75% NaCl	49 ± 2	300 ± 6	0,16

В клеточном соке корня обоих гибридов контрольных и опытных вариантов ионов K^+ содержится меньше, чем в надземной части. На фоне засоления величина соотношения «корень / надземная часть» выше во всех опытных вариантах у солеустойчивого гибрида Веселка МВ по сравнению с солечувствительным Одесский 375 МВ. Это говорит о более высокой устойчивости транспортных механизмов, расположенных на тонопласте корня. Представленные данные подтверждают также наше предположение о том, что растения кукурузы транспортируют K^+ в вакуоли листа для создания отрицательного градиента водного потенциала.

П.В. Ершов с соавторами показали, что в условиях солевого стресса у растений ячменя наблюдается сорто-специфическая экспрессия разных изоформ Na^+ , K^+/H^+ -антипортера, которая регулируется на посттранскрип-

ционном уровне (Ershov et al., 2007). В растениях кукурузы на солевом фоне идентифицировано 6 изоформ вакуолярного Na^+/H^+ -антипортера (Zorb et al., 2005).

Полученные в последние годы данные свидетельствуют о том, что солеустойчивость злаковых культур (ячменя) зависит как от его способности сдерживать поступление ионов Na^+ из корней в надземную часть, так и от регуляции функции белка-антипортера HVNHX1-3, который локализуется на тонопласте клеток корня. В ответ на солевой стресс возрастает уровень экспрессии генов вакуолярных Na^+/H^+ -антипортеров, что находится в прямой коррелятивной зависимости от солеустойчивости сорта ячменя (Leonova et al., 2005; Vasekina et al., 2006; Rosljakova et al., 2011). Полученные нами результаты по кукурузе также согласуются с приведенными выше данными литературы.

Выводы

Солеустойчивый гибрид Веселка МВ характеризуется на солевом фоне более выраженным накоплением ионов Na^+ преимущественно в корне растения, повышенным содержанием ионов Na^+ в клеточном соке органов надземной части и в особенности корней, а также более высоким содержанием ионов K^+ в органах надземной части по сравнению с корнем и более выраженной транслокацией K^+ в вакуоли органов надземной части. Для солеустойчивого гибрида характерно более высокое соотношение K^+/Na^+ в органах надземной части по сравнению с сочувствительным гибридом в условиях засоления.

Библиографические ссылки

- Ashraf, M., 1994. Breeding for salinity tolerance in plants. *Crit. Rev. Plant Sci.* 13, 17–42.
- Blumwald, E., 2000. Sodium transport and salt tolerance in plants. *Curr. Opin. Cell Biol.* 12, 431–434.
- Blumwald, E., Agaron, G.S., Apse, M.P., 2000. Sodium transport in plant cells. *Biochim. Biophys. Acta* 1465, 140–151.
- Ershov, P.V., Reshetova, O.S., Trofimova, M.S., Babakov, A.V., 2005. Activity of ion transporters and salt tolerance of barley [Aktivnost' ionnyh transporterov i soleustojchivost' jachmenja]. *Fiziologija Rastenij* 52(6), 867–875 (in Russian).
- Ershov, P.V., Vasekina, A.V., Voblikova, V.D., Taranov, V.V., Rosljakova, T.V., Babakov, A.V., 2007. Identification of homologous K^+/H^+ antiporter in barley: Expression in varieties that differ in their resistance to $NaCl$ [Identifikacija gomologa K^+/H^+ -antiportera v jachmene: Jekspressija v sortah, otlichajushhijhsja po ustojchivosti k $NaCl$]. *Fiziologija Rastenij* 54(1), 22–30 (in Russian).
- Flowers, T.J., 2004. Improving crop salt tolerance. *J. Exp. Bot.* 55, 307–319.
- Flowers, T.J., Hajibagher, M.A., Yeo, A.R., 1991. Ion accumulation in the cell walls of rice plants growing under saline conditions – evidence for the Oertii hypothesis. *Plant Cell Environ.* 14, 319–325.
- Gorham, J., Hardy, C., Wyn Jones, R.G., Joppa, L.R., Law, C.N., 1987. Chromosomal location of a K^+/Na^+ discriminating character in the D genome of wheat. *Theor. Appl. Genet.* 74, 584–588.
- Gorham, J., Wyn Jones, R.G., Bristol, A., 1990. Partial characterization of the trait for enhanced K^+/Na^+ discrimination in the D genome of wheat. *Planta* 180, 590–597.
- Hauser, F., Horie, T., 2010. A conserved primary salt tolerance mechanism mediated by HKT transporters: A mechanism for sodium exclusion and maintenance of high K^+/Na^+ ratio in leaves during salinity stress. *Plant Cell Environ.* 33, 552–565.
- Ladatko, N.A., Doseeva, O.A., 2010. Accumulation and transport of K^+ and Na^+ in rice plants in soil salinity [Nakoplenie i transport K^+ i Na^+ v rastenijah sortov risa v uslovijah pochvennogo zasolenija]. *Agrarnyj Vestnik Jugo-Vostoka* 3–4, 26–28 (in Russian).
- Lakin, G.F., 1990. *Biometrics*. Moscow, High School (in Russian).
- Leonova, T.G., Goncharova, J.A., Hodorenko, A.V., Babakov, A.V., 2005. Salt tolerant and solechuvstvitelnye barley varieties and their characteristics [Soleustojchivye i solechuvstvitel'nye sorta jachmenja i ih harakteristika]. *Fiziologija Rastenij* 52(6), 876–881 (in Russian).
- Mineev, V.G., 2001. Workshop on Agricultural Chemistry. Moscow, Moscow State University.
- Munns, R., Tester, M., 2008. Mechanisms of salinity tolerance. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59, 651–681.
- Omel'chenko, A.V., Kabuzenko, S.N., Belousov, A.A., Serikov, V.A., 2009. Localization of sodium in tissue compartments of roots and aerial parts of the new generation of corn hybrids due to their salt tolerance [Lokalizacija natrija v kompartmentah tkanej kornej i nadzemnoj chasti gibridov kukuruzy novogo pokolenija v svjazi s ih soleustojchivost'ju]. *Uchen. Zap. Tavrich. Nac. Univ. im. V.I. Vernadskogo* 22(4), 112–121 (in Russian).
- Pardo, J.M., Cubero, B., Leidi, E.O., Quintero, F.J., 2006. Alkali cation exchangers: Roles in cellular homeostasis and stress tolerance. *J. Exp. Bot.* 57, 1181–1199.
- Rosljakova, T.V., Molchan, O.V., Vasekina, A.V., Lazareva, E.M., Sokolik, A.I., Jurin, V.M., de Bur, A.H., Babakov, A.V., 2011. Salt tolerance of barley: The relationship isoform expression vacuolar Na^+/H^+ -antiporter with accumulation of $^{22}Na^+$ [Soleustojchivost' jachmenja: Vzaimosvjaz' jekspressii izoform vakuoljarnogo Na^+/H^+ -antiportera s nakopleniem $^{22}Na^+$]. *Fiziologija Rastenij* 58(1), 28–39 (in Russian).
- Tester, M., Davenport, R., 2003. Na^+ tolerance and Na^+ transport in higher plants. *Annu. Botany* 91, 503–527.
- Vasekina, A.V., Ershov, P.V., Reshetova, O.S., Tihonova, T.V., Lunini, V.G., Trofimova, M.S., Babakov, A.V., 2006. Vacuolar Na^+/H^+ antiporter of barley: Identification and response to salt stress [Vakuoljarnyj Na^+/H^+ -antiporter jachmenja: Identifikacija i reakcija na solevoj stress]. *Biohimija* 1, 123–132 (in Russian).
- Veselov, D.S., Markova, I.V., Kudojarova, G.R., 2007. Plant response to salinity and the formation of salt tolerance [Reakcija rastenij na zasolenie i formirovanie soleustojchivosti]. *Uspehi Sovremennoj Biologii* 127(5), 482–493 (in Russian).
- Yamaguchi, T., Blumwald, E., 2005. Developing salt-tolerant crop plants: Challenges and opportunities. *Trends Plant Sci.* 10, 615–620.
- Yeo, A.R., 1999. Predicting the interaction between the effects of salinity and climate change on crop plants. *Sci. Hortic.* 78, 159–174.
- Zaharin, A.A., Panichkin, L.A., 2009. Phenomenon solerezistentnosti glykophytes [Fenomen solerezistentnosti glikofitov]. *Fiziologija Rastenij* 56(1), 107–116 (in Russian).
- Zhu, J.K., 2002. Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol.* 53, 247–273.
- Zorb, C., Noll, A., Karl, S., Leib, K., Yan, F., Schubert, S., 2005. Molecular characterization of Na^+/H^+ -antiporters (ZmNHX) of maize (*Zea mays* L.) and their expression under salt stress. *J. Plant Physiol.* 162, 55–56.

Надійшла до редколегії 21.02.2013