

УДК 631.453:631.811.943

О. В. Яковлева

Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических
ресурсов растений
имени Н. И. Вавилова,
190000 Россия, г. Санкт-Петербург,
ул. Б. Морская, д. 42, 44
e-mail: oly.yakovleva@mail.ru

Ключевые слова:

токсичность, кислая почва,
алюминий

Поступление:

22.06.2018

Принято:

19.09.2018

ФИТОТОКСИЧНОСТЬ ИОНОВ АЛЮМИНИЯ

В России находятся самые большие в мире площади почв с избыточной кислотностью. По результатам агрохимических обследований пахотных земель, площадь кислых почв (рН меньше 5,5) в настоящее время составляет около 65 млн. га. Потери сельскохозяйственной продукции в пересчете на зерно в год составляют 15–20 млн га. Негативное влияние кислой почвы на растения объясняется низким содержанием обменных оснований и наличием больших количеств подвижных форм алюминия (2–20% к массе почвы). Поглощение и усвоение алюминия растениями зависит от форм, которыми он представлен в кислых почвах. Значение алюминия в жизни растений неоднозначно, более многочисленны сообщения о токсическом действии ионов алюминия. Высокие концентрации алюминия непосредственно или косвенно влияют на процессы жизнедеятельности растений: водный режим, метаболизм азота, минеральное питание, фотосинтез, окислительно-восстановительные реакции. Фитотоксичные ионы металлов также влияют на различные физиологические и биохимические процессы у растений, стимулируют многочисленные анатомические и морфологические изменения. Избыток ионов алюминия в почве нарушает минеральное питание растений. Избыток ионов алюминия в почве нарушает минеральное питание растений. Для снижения вредного токсического действия ионов алюминия на растения используются различные агрохимические методы. Большинство растений чувствительно к высоким концентрациям алюминия. Устойчивость к токсичным концентрациям ионов металлов у растений обусловлена действием нескольких механизмов, которые характерны для каждого вида. У некоторых видов растений существуют защитные механизмы, с помощью которых неблагоприятное действие токсичных ионов уменьшается или полностью исключается. Определено, что рост корня – лучший индикатор устойчивости, чем рост наземной части растения. В основе методов диагностики алюмочувствительности на ранних этапах развития растений лежит изменение длины корней после воздействия стрессового фактора. Знание генетических и физиологических основ устойчивости растений к высоким концентрациям ионов тяжелых металлов и алюминия необходимо для поиска толерантных генотипов культивируемых растений.

O. V. Yakovleva

N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources,
42, 44, Bolshaya Morskaya St.,
St. Petersburg, 190000, Russia,
e-mail: oly.yakovleva@mail.ru

Key words:
toxicity, acid soil, aluminum

Received:
22.06.2018

Accepted:
19.09.2018

PHYTOTOXICITY OF ALUMINUM IONS

Russia contains the largest areas of soil with excessive acidity in the world. According to the results of agrochemical surveys of arable lands, the area of acidic soils (pH less than 5.5) is currently about 65 million hectares. The losses in agricultural products calculated in grain per year amount to 15–20 million tons. The negative effect of acid soil on plants is explained by the low content of exchangeable bases and the presence of large quantities of mobile forms of aluminum (2–20% from the weight of the soil). Absorption and assimilation of aluminum by plants depends on the forms by which it is represented in acidic soils. The importance of aluminum in plant life is ambiguous, as the reports on the toxic effect of aluminum ions are more numerous. High concentrations of aluminum directly or indirectly affect the processes of vital activity of plants: water regime, nitrogen metabolism, mineral nutrition, photosynthesis, oxidation-reduction reactions. Phytotoxic metal ions also affect various physiological and biochemical processes in plants, stimulate numerous anatomical and morphological changes. Excess aluminum ions in soil disrupt the mineral nutrition of plants. Various agrochemical methods are used to reduce the harmful toxic effect of aluminum ions on plants. Most plants are sensitive to high concentrations of aluminum. The resistance to toxic concentrations of metal ions in plants is due to the action of several mechanisms that are characteristic of each species. Some species of plants have protective mechanisms by which the adverse effects of toxic ions are reduced or completely eliminated. It has been established that root growth is the better indicator of resistance than the growth of the above-ground plant parts. The methods of diagnosing sensitivity to aluminum in the early stages of plant development are based on the change in root length after exposure to a stress factor. Knowledge of the genetic and physiological foundations of plant resistance to high concentrations of ions of heavy metals and aluminum is necessary for the search for tolerant genotypes of cultivated plants.

Взаимодействие почвы и растения определяется биологическими особенностями культуры, а также комплексом абиотических факторов. Физико-химические свойства почвы оказывают существенное влияние на формирование величины и качества сельскохозяйственной продукции (Nebolisin et al., 2000). Сельское хозяйство нашей страны функционирует в зоне неустойчивого земледелия, поэтому проблема повышения приспособленности культурных растений к условиям, отличным от оптимальных, имеет важное значение. Согласно литературным сведениям, основное внимание в повышении адаптивности растений к условиям внешней среды должно быть уделено зоне корней. Адаптивность к стрессовым факторам в этой зоне обеспечивает надежность производственного процесса фитоценозов и рационального потребления питательных веществ растениями (Klimashevskiy, 1995).

В России находятся самые большие в мире площади почв с избыточной кислотностью. По результатам агрохимических обследований пахотных земель, площадь кислых почв (рН меньше 5,5) в настоящее время составляет около 65 млн га. В ряде субъектов РФ удельная площадь кислых почв превышает 50–70%. Потери сельскохозяйственной продукции в пересчете на зерно в год составляют 15–20 млн т. При сохранении объемов известкования на нынешнем уровне неизбежно дальнейшее ухудшение плодородия почв, снижение эффективности применения минеральных удобрений и снижение производства сельскохозяйственной продукции.

В литературе можно встретить разные определения токсичности. Способность химических веществ и их соединений оказывать вредное воздействие на организм человека, животных и растений называется токсичностью. Даются и частные определения токсичности, например, это свойство легкорастворимых солей вызывать угнетение развития и отравление растений вследствие повышения осмотического давления в почвенных растворах и нарушение поступления воды и питательных элементов, а также нарушение физиологических функций растения (Samofalova, 2009). Относительная способность вещества наносить вред путем неблагоприятного биологического эффекта также называется токсичностью. Степень токсичности всегда измеряется абсолютным количеством вещества, вызывающим определенный биологический эффект. Под фитотоксичностью понимается способность химических веществ подавлять рост и развитие растений. Существует также определение фитотоксичности почвы: это способность почв оказывать угнетающее действие на растения, приводящее к нарушению физиологических процессов, ухудшению качества растительной продукции и снижению ее выхода (GOST 17.4.3.04-85, 2008). Мы остановимся на токсичности соединений алюминия, существенно снижающих продуктивность растений в условиях кислых почв.

Негативное влияние кислой почвы на растения объясняется низким содержанием обменных оснований (кальция, магния, калия) и наличием больших количеств подвижных форм алюминия (2–20% к массе почвы). По сведениям Nebolisin et al. (2000), «...токсичность катиона водорода (точнее – гидроксония H_2O^+) проявляется наиболее сильно в почвах с $pH < 4,2$; алюминия $< 5,0$; восстановленных (двухвалентных) марганца и железа $< 6,0–6,5$; форм азотного питания $< 4,8–5,0$; недостатка молибдена $< 5,0–5,5$; избытка различных тяжелых металлов $< 5,0–6,0$ ».

Алюминий является третьим элементом по распространенности в литосфере после кислорода и кремния (8,8% массы земной коры). Он входит в состав более двухсот пятидесяти минералов, сорок процентов из которых составляют алюмосиликаты – преобладающий компонент большинства почвообразующих пород (Sokolova et al., 2012; Shugaley et al., 2012). Общее содержание алюминия в почве составляет от 8 до 15% в пересчете на оксид алюминия (Chesnokova et al.,

2004). Обычно он находится в виде труднорастворимых соединений, но в кислых почвах может быть и в обменно-поглощенном состоянии.

В условиях избыточного увлажнения алюминий обладает высокой миграционной и реакционной способностью, участвует в формировании почвенной кислотности. Содержание подвижного алюминия определяется кислотностью почвы, при закислении почв концентрация алюминия увеличивается. В почвенном растворе он находится в виде ионов Al^{3+} , Al(OH)^{2+} , Al(OH)_{2+} , Al(OH)_4^- , которые относятся к фитотоксичным соединениям.

Вредное действие алюминия на растения зависит от концентрации активных форм, находящихся в почвенном растворе. Наиболее высокая токсичность алюминия проявляется при pH ниже 4. Определено, что концентрации алюминия, превышающие 1 мг/л воды, оказывают вредное воздействие на рост и развитие сельскохозяйственных культур. При концентрации подвижного алюминия от 2 до 5 мг/100 г почвы наблюдается угнетение роста, деформация органов растений. Падение урожайности и частичная гибель растений отмечается при концентрации 10 мг/100 г почвы.

Поглощение и усвоение алюминия растениями зависит от форм, которыми он представлен в кислых почвах. Соединения, в которых алюминий присутствует в почвах, разнообразны, но не все являются токсичными для растений (Ganzha, 1941; Palaveev et al., 1983; Barlett et al., 1972; Tanaka et al., 1987; Nogueirol et al., 2015). В форме алюмоシリкатов, входящих в состав первичных и вторичных минералов почвы, алюминий не усваивается растениями. Окиси и гидроокиси алюминия, а также его комплексы с гуминовыми кислотами, являются труднорастворимыми соединениями, и алюминий из них плохо усваивается растениями. В сильноокислой среде гидроокись алюминия наиболее растворима и может быть токсична для растений. Хелатносвязанный алюминий в виде внутрикомплексных соединений с фульвокислотами наиболее подвижен и доступен для растений, но токсичность его снижена. В результате обменных реакций в почве появляется обменный алюминий, являющийся самой подвижной и токсичной формой для растений. В кислых почвах алюминий также может присутствовать в виде труднорастворимых солей, например, фосфатов алюминия, которые плохо усваиваются растениями. Вообще содержание подвижных ионов металлов зависит от типа почвы, характера почвообразующей породы, механического состава и некоторых других факторов (Nebolisin, Nebolisina, 1985).

Значение алюминия в жизни растений неоднозначно. Одни исследователи считают, что алюминий совершенно бесполезен для растений (Ellenberg, 1958), другие, что он необходим растениям в ничтожных концентрациях (Ganzha, 1941; Palaveev et al., 1983; Nebolisin et al., 2000). Также сообщается, что в низких концентрациях алюминий может быть полезен для некоторых видов растений (Howeler et al., 1976; Clark, 1977; Foy et al., 1978; Matsumoto et al., 1979; Pilon-Smit et al., 2009; Bojórquez-Quintal et al., 2017).

Обнаружено, что алюминий является специфическим активатором сукцинатдегидрогеназы и пектин-полигалактуроназы; предполагается участие алюминия в нуклеиновом обмене (Wacker, Valle, 1959). В последнее время появляются исследования, свидетельствующие о том, что алюминий может индуцировать экспрессию или активность транспортных белков, а также изменять мембранный потенциал и протонный ток, способствующие переносу питательных веществ в растении (Bose et al., 2011, 2013). Накапливаясь в растении, алюминий может изменять окраску цветков у декоративных культур (гортензия, камелия), использоваться для окрашивания тканей (листья и кора растений рода *Symplocos*) (Ito et al., 2009; Schmitt et al., 2016).

Более многочисленны сообщения о токсическом действии высоких концентраций алюминия. При содержании в питательной среде в больших

количествах алюминий быстро поглощается корнями и локализуется в оболочках клеток. В результате этого тормозится рост корневой системы, корни утолщаются, приобретают темную окраску, снижается их длина и масса, уменьшается ветвление и количество корневых волосков (Avdonin, 1969; Klimashevskiy, 1991; Hartwell, Pember, 1918; Clarkson, 1965; Kerridge et al., 1971; Alam, 1981; Foy, 1984; Horst et al., 1986; Bláha et al., 1994; Mesenco, 2001; Kochian et al., 2004; Kopittke et al., 2015). Рост корней затруднен в результате снижения митотической активности клеток (Clarkson, 1965; Jackson, 1967; Bennet et al., 1985a, b). Прекращение деления клеток наблюдается через пять–шесть часов после обработки растений солями алюминия (Sampson et al., 1965; Horst et al., 1983). Алюминий снижает проницаемость протоплазмы для воды и различных солей. Имеются сведения о накоплении алюминия в ядрах и митохондриях клеток (Klimashevskiy et al., 1972; Klimashevskiy, 1974; Sharma et al., 1987; Zhang et al., 2014). Он связывается с нуклеиновыми кислотами, нарушает синтез ДНК и белков (Klimashevskiy et al., 1972; Bernathskaya et al., 1976; Klimashevskiy, 1995; Morimura et al., 1978; Naidoo et al., 1978; Ulmer, 1979; Wallace, Anderson, 1984), меняет ход ферментативных реакций (Xie et al., 1996). Связывание алюминия с ДНК может изменить ее топологию, повысить жесткость ДНК, создать трудности в процессе репликации (Hu et al., 2016).

Неблагоприятное действие низких температур (Clarkson, 1967; Huett et al., 1979; Karmanenko, 2014) и засухи (Foy, 1974) в присутствии алюминия также тормозит развитие корневой системы. Токсические концентрации алюминия нарушают дыхательный газообмен в зоне корней, что приводит к сильному оттоку ассимилятов и, следовательно, может привести к снижению продуктивности растений (Gersh et al., 1981; Sarkunan et al., 1984; Bennet et al., 1985c).

Высокие концентрации алюминия неблагоприятно влияют и на надземную часть растения: вызывают снижение длины стебля и замедление его роста, сокращение длины междуузлий, развитие боковых побегов, уменьшение размеров листа, хлорозные пятна, некрозы (Alam, 1981; Miyazawa et al., 1981; Fagria, 1982; Palival et al., 1994; Yakovleva et al., 2011). Нарушения, вызванные токсичными ионами алюминия, затрагивают также фотосинтетический аппарат растений. Снижается интенсивность фотосинтеза и содержание хлорофилла, происходит разрушение хлоропластов (Sarkunan et al., 1984; Ohki, 1986; Kumar Roy et al., 1988; Amunova, 2016). Все это замедляет отток ассимилятов в репродуктивные органы и приводит к снижению урожая.

Фитотоксичные ионы металлов влияют на различные физиологические и биохимические процессы у растений, стимулируют многочисленные анатомические и морфологические изменения (Alam, 1981; Kovačević et al., 1998; Kumar Roy et al., 1988). Изучалось влияние ионов алюминия на цитогенетические характеристики двух сортов пшеницы (Zanella et al., 1991). Сорта PAT 7392 и CNT 10 выращивались на кислых почвах с pH 4,0 и почвах со щелочной реакцией (изменение pH достигалось внесением извести). Реакцию растений на стресс авторы определяли путем изменения числа дезориентированных бивалентов, унивалентов, определения слипания и правильности расхождения хромосом, наличия микроядер. Линейная связь с кислотностью установлена лишь для некоторых показателей: слипание, разрывы хромосом, преждевременное расхождение бивалентов и формирование унивалентов. Сорт CNT 10 оказался нечувствительным к токсическому действию кислых почв, в то время как в кариотипе сорта PAT 7392 количество aberrаций снижалось с увеличением дозы извести.

В тканях растений алюминий может вызывать образование активных форм кислорода, что приводит к окислительному повреждению биологических мембран, изменению активности антиоксидантных ферментов и дисбалансу метаболитов,

участвующих в окислительных реакциях (Yamamoto et al., 2002; Cartes et al., 2010, 2012; Shen et al., 2014).

В литературе особое внимание уделяется изучению взаимодействия алюминия с другими минеральными веществами почвы. Выяснено, что избыток ионов алюминия в почве приводит к нарушению минерального питания. Так, поглощение и передвижение кальция в надземные органы у ячменя ингибируется алюминием в концентрациях выше 25мМ (Clarkson et al., 1971). Подавление алюминием поглощения ионов Ca^{2+} отмечено и другими исследователями почти у всех выращиваемых зерновых культур (Camargo, 1985), включая рис (Alam, 1983), ячмень, рожь (Horst et al., 1986), кукурузу (Gerzabek et al., 1986), сорго (Guerrier, 1982). Однако эти процессы возможны только тогда, когда кальций находится в значительно более высоких концентрациях, чем алюминий (Wagatsuma, 1983).

Под действием алюминия количество доступного растениям фосфора уменьшается в результате осаждения фосфатов в почве (Clarkson, 1966) и на поверхности корня, сокращая его перемещение в надземную часть и включение его в основные органические соединения (Bernathskaya, 1974; Helyar, 1978; Mathan, 1980; Mugiwara et al., 1981). Алюминий ингибирует процесс фосфорилирования сахаров с образованием высокоустойчивых комплексов алюминия с АТФ (Trapp, 1980; Foy, 1984), увеличивает количество свободных нуклеотидов, нарушает их фракции в синтетических процессах, что затрагивает важнейшие стороны метаболизма, включая ферментативные процессы, синтез нукleinовых кислот и транспорт фосфора в надземные органы.

В опытах со злаками наблюдали подавление алюминием усвоения и обмена азота в растении. Алюминий подавляет активность фермента нитратредуктаза (Foy, Fleming, 1982; Keltjens, 1988) и, следовательно, сокращает ассимиляцию азота; увеличивается количество аммиачного и свободного аминного азота, снижается доля белкового азота (Berezovskiy, Klimashevskiy, 1974; Klimashevskiy, 1982).

Отрицательное действие ионов алюминия сказывается на процессах поглощения и усвоения растениями воды, калия, магния, марганца, железа, меди (Alam, 1983; Cambraia et al., 1983; Canal et al., 1983). Показано, что у сорго и риса при низких концентрациях железа в питательной среде алюминий снижает его доступность для растений и вызывает хлорозы (Furlani et al., 1981). Повышенное содержание алюминия в кислой почве может снижать поглощение калия и меди растениями кукурузы, а также меди растениями сорго (Cambreia et al., 1983; Gerzabek et al., 1986).

Многие исследования подтверждают, что уменьшение поглощения элементов минерального питания связано с ингибированием алюминием активного мембранных транспорта (Foy, Fleming, 1982; Taylor et al., 1985; Černohorská et al., 1997).

Для снижения вредного токсического действия ионов алюминия на растения используются различные агрохимические методы: известкование, внесение органических, минеральных удобрений, хелатообразователей.

Известкование почв является одним из основных методов улучшения химических свойств почвы с кислой реакцией. В результате снижается обменная и гидролитическая кислотность, содержание фитотоксичных элементов (алюминия, марганца, железа). Внесение известковых материалов улучшает физические свойства почвы, усиливает деятельность полезных микроорганизмов, обогащает почву подвижным кальцием, улучшает минеральное питание растений. Под действием известкования урожайность зерновых культур увеличивается на 0,4–0,6 т/га, сахарной свеклы – на 5–6, кукурузы (зеленая масса) – на 5–9 и сена злаково-бобовых многолетних трав – на 5–6 т/га. При известковании почв, содержащих токсичные количества алюминия и марганца, происходит блокирование легкоподвижных форм этих элементов. Известкование

положительно влияет на использование растениями азота и фосфора из почвы и удобрений.

Степень кислотности почв, ее природа, содержание подвижных форм фитотоксичных элементов, физико-химический состав почвы, а также биологические и сортовые особенности возделываемых культур – факторы, от которых зависит эффективность известкования. При известковании сильнокислых почв отмечается наиболее высокая эффективность, по мере снижения кислотности эффективность известкования снижается закономерно и нелинейно (Nebolisin et al., 2000).

Детоксикационное действие органических удобрений объясняется наличием органических кислот, щелочной реакцией, высокой буферностью. На сильнокислых почвах с высоким содержанием фитотоксичных элементов внесение органических удобрений целесообразно сочетать с известкованием.

При хелатировании алюминий связывается в хелатные комплексные соединения с органическими кислотами, которые наименее токсичны для растений (Poukhalskaya, 2005). Органические кислоты разделяют на три группы по снижению токсичности: сильная детоксикация – лимонная, щавелевая, винная; средняя – яблочная, малоновая, салициловая; слабая детоксикация – янтарная, молочная, яблочная. Кислоты и их производные специфичны для каждого вида растений, динамика выделения кислот также видоспецифична.

Внесение минеральных удобрений, в частности, фосфорных снижает негативное действие алюминиевой токсичности. При определенном уровне pH происходит связывание алюминия фосфат-ионом и фитотоксичность алюминия снижается. Среда обогащается элементами-антагонистами: кальцием, магнием, кремнием, содержащимися в фосфорных удобрениях. Считается, что по сравнению с известкованием использование фосфорных удобрений более эффективно при детоксикации кислых почв.

В современных производственных условиях описанные методы устранения токсического воздействия ионов алюминия на сельскохозяйственные растения могут считаться дорогими, трудоемкими и трудозатратными. Поэтому важное значение имеет устойчивость растений к высоким концентрациям стрессовых факторов среды.

Установлено, что растения могут облегчать или устранять вредные эффекты от действия алюминия, но эта способность у разных генотипов неодинакова. Различия по толерантности к избыточным концентрациям токсичных ионов металлов известны и частично изучены у некоторых дикорастущих и культурных видов растений (Ernst, 1982; Woolhouse, 1983; Clark et al., 1997).

Знание генетических и физиологических основ устойчивости растений к высоким концентрациям ионов тяжелых металлов и алюминия необходимо для поиска толерантных генотипов культивируемых растений. Большинство растений чувствительно к высоким концентрациям алюминия. У некоторых видов растений существуют защитные механизмы, с помощью которых неблагоприятное действие токсичных ионов облегчается или полностью исключается. Растения могут быть устойчивы к действию ионов одного металла или к нескольким (Baker et al., 1989). Например, *Agrostis tenuis*, *Festuca ovina* проявляют толерантность к Zn, Cu, Cd и Ni, а также к As, Al, Fe и NaCl (Larcher, 1995).

Устойчивость к токсичным концентрациям ионов металлов у растений является действием нескольких механизмов, которые характерны для каждого вида. Разные механизмы толерантности могут действовать отдельно или в комплексе. Толерантность определенного генотипа к алюминию основана на существовании механизмов сопротивления, расположенных в нескольких различных подсистемах. Определено, что рост корня – лучший индикатор устойчивости по сравнению с ростом надземной части (McLean, Gilbert, 1927). В основе методов диагностики

алюмочувствительности на ранних этапах развития растений лежит изменение длины корней после воздействия стрессового фактора (Klimashevskiy, 1988; Yakovleva, 2012). Отмечается также, что после обработки алюминием у устойчивых сортов продолжается непрерывный рост корня.

Механизмы толерантности к тяжелым металлам и алюминию в зависимости от места воздействия могут классифицироваться как экзогенные (апопластические) и эндогенные (симпластические) (Teylor, 1988a; Haug, Shi, 1991; Amosova et al., 2007; Sade et al., 2016). Экзогенные механизмы толерантности предотвращают поступление ионов токсичных элементов в клетки растения. В их основе лежит адсорбция и хелатирование токсичных ионов на поверхности клеточных стенок корня и в ризосфере (Klimashevskiy et al., 1978; Clarkson, 1967). Эндогенные механизмы детоксикации ионов действуют внутри клеток, в протоплазме.

Сложная структура и химический состав клеток обеспечивают растениям некоторую защиту от транспортировки токсичных ионов из окружающей среды в протопласт. Исследования механизма взаимодействия ионов алюминия и клеточной оболочки показали, что у устойчивых сортов происходит связывание ионов алюминия с полисахаридами. Устойчивые генотипы синтезируют большие количества полисахаридов в условиях алюминиевого стресса (Schaeffer et al., 1990). В основе полисахаридного синтеза лежит деятельность аппарата Гольджи в периферийных клетках корневого чехлика.

Важным барьером для проникновения вредных концентраций алюминия является мембранные образования на границе цитоплазмы и клеточной оболочки – плазмалемма толерантных растений. Некоторые алюмотолерантные генотипы обладают способностью уменьшать число отрицательных участков для закрепления Al^{3+} на поверхности плазмалеммы. Алюминий в контакте с плазмалеммой действует как обменный ион. Поэтому катионообменная способность исключительно важна как механизм проникновения алюминия в клетку; наблюдаются большие различия между разными видами и сортами по этому признаку. Алюмоустойчивые генотипы обладают значительно меньшей катионообменной способностью, чем алюмочувствительные. Накопление алюминия у чувствительных сортов пшеницы и ячменя выше по сравнению с устойчивыми. У устойчивых сортов более высокое накопление алюминия было отмечено только в апикальной зоне корня (Foy et al., 1967). Также отмечается положительная корреляция между катионообменной способностью и содержанием алюминия в конкретном генотипе растения (Wagatsuma, 1983). У некоторых сортов мембранные белки играют важную роль в обеспечении алюмоустойчивости (Aniol, 1984, 1996); наибольшее количество синтезированного мембранных белка было обнаружено в зоне корня длиной 5 мм у устойчивого сорта пшеницы (Basu et al., 1994).

Неподвижность алюминия в плазмалемме основана на отталкивании его электрически заряженными белками. Определенные белки, которые в больших количествах синтезируются в устойчивом генотипе, играют существенную роль в обеспечении устойчивости (Aniol, 1984; Tamas et al., 2001). В алюмочувствительном генотипе избыток ионов алюминия приводит к разрушению липидных белков клеточных мембран, что нарушает метаболические и транспортные процессы клетки (Haug et al., 1991).

Выделение в зоне корней хелатных соединений, которые связывают ионы металлов, считается одним из экзогенных механизмов толерантности растений к тяжелым металлам и алюминию. Результаты многих исследований указывают на роль так называемых фитохелатов в устойчивости растений к токсичным ионам металлов (Steffens, 1990). Их присутствие отмечено более чем у 200 видов растений. Наиболее высокое содержание фитохелатов найдено у генотипов, произрастающих на почвах с высокими концентрациями тяжелых металлов.

Хелатирование алюминия уменьшает его проникновение в клетку из-за более низкой подвижности таких комплексов по сравнению с ионами. В основном алюминий хелатируется органическими кислотами, что позволяет замедлить или полностью прекратить поступление токсичных ионов в растение (Horst et al., 1982; Ohman, 1988; Koyama et al., 1995; Singh et al., 1997). Устойчивые генотипы в присутствии низкого pH и высокой концентрации ионов алюминия в окружающей среде увеличивают выделение хелатирующих веществ для связывания алюминия. Устойчивые сорта имеют более низкие концентрации алюминия в клетках корневых волосков, чем алюмочувствительные сорта (Delhaize et al., 1993). Определено, что приблизительно 25-35% от общего количества алюминия в ризосфере может быть связано с хелатными соединениями (Archambault et al., 1996). Хелатирующие вещества главным образом выделяются через верхушку корня и апикальную зону корня, что сопровождается повышенной деятельностью аппарата Гольджи (Bennet et al., 1985c). Связывание алюминия с органическими кислотами уменьшает его фитотоксичность в ризосфере. Тип выделяемой органической кислоты зависит от вида растения: у пшеницы выделяется яблочная кислота (Basu et al., 1994; Pellet et al., 1996), у гречихи – щавелевая (Zheng et al., 2000), у кукурузы и сои – лимонная кислота (Pellet et al., 1995; Yang et al., 2000). Эффективность хелатирования может снижаться из-за деятельности некоторых видов микроорганизмов, способных разлагать хелаты. Поэтому растениям необходимо постоянно восстанавливать уровень хелатов в окружающей среде. Связывание алюминия в зоне корневых волосков является главным механизмом алюмотолерантности.

Уровень pH почвы влияет на растворимость многочисленных металлов и алюминия (Mugwira et al., 1977; Foy et al., 1982). Растения, способные поддерживать высокий уровень pH в ризосфере, различаются по устойчивости к высоким концентрациям токсичных ионов. Отмечается положительная корреляция между алюмоустойчивостью и увеличением pH в зоне корней (Wagatsuma et al., 1985; Teylor, 1987; 1988).

Среди экзогенных механизмов устойчивости растений к токсичным ионам металлов важную роль играют некоторые почвенные микроорганизмы. Грибы *Ectotrophic mycorrhizae* увеличивают устойчивость растения-хозяина и связывают металлы в оболочках клеток, сокращая их концентрацию в слое почвы, окружающем корень растения-хозяина (Kottke, 1992). В результате, проницаемость металлических ионов и их транспорт в надземные органы растения уменьшается. Важная роль этих грибов была частично установлена у некоторых видов, произрастающих на кислых тропических почвах, обедненных фосфором (Howeler et al., 1987; Sieverding, 1991).

Эндогенные механизмы устойчивости растений к высоким концентрациям ионов тяжелых металлов и алюминия начинают действовать при поступлении их в клетки. В их основе лежит формирование комплексов металлов и белков, пептидов и органических кислот, накопление их в вакуолях.

Комплексы органических кислот с алюминием накапливаются в органеллах клетки и представляют важный эндогенный механизм устойчивости к высоким концентрациям алюминия. Они прежде всего образуются с лимонной и яблочной кислотами и накапливаются в вакуолях. Перемещение алюминия и его комплексов в вакуоли выполняется ферментом тонопласт-трансфераза. У толерантных растений алюминий связывается с полисахаридами, и они накапливаются в вакуолях (Bennet et al., 1985a).

В детоксикации тяжелых металлов и алюминия участвуют специфические белки цитоплазмы клеток растения, называемые металлотионеинами. Металлотионеины – цитоплазматические белки, синтез которых вызван присутствием тяжелых металлов Zn, Cd, Cu, Hg и Ag. Они состоят из цепочки аминокислот, содержащих

цистеин, серин, лизин и аргинин. Металлотионеины расположены в эукариотических клетках и в меньшей степени их содержат клетки прокариотов. Металлотионеины – первичные продукты гена (Maroni, 1989). Их уровни в клетках уменьшаются только при очень высоких концентрациях ионов металлов. Фермент тонопласт-трансфераза также участвует в транспорте металлических комплексов с металлотионеинами к вакуолям (Aniol, 1984). Помимо металлотионеинов, клетки содержат и другие подобные белки, которые в литературе названы «металлотионеинподобные белки», различающиеся по аминокислотному составу (Robinson et al., 1986).

Детоксикация алюминия в цитоплазме клеток растений состоит в образовании комплексных соединений со специфическим белком низкой молекулярной массы, содержащим ион кальция – калмодулином (Cheung, 1982; Zhang et al., 2016). У алюмотолерантных генотипов калмодулин содержится в больших количествах, чем у чувствительных. Экспрессия калмодулина повышает устойчивость к стрессу, включая устойчивость к соли, жаре, холоду, засухе и патогенам (Zhang et al., 2016).

При высоких концентрациях алюминия толерантные растения способны использовать различные изоформы ферментов типа НАД-киназы (Ślaski, 1989). При уменьшении вредного действия ионов алюминия снижается и активность ферментов у толерантного генотипа. Изучение роли фитогормонов в устойчивости растений к токсическому действию ионов алюминия показало, что в чувствительном генотипе синтез и активность абсцизовой кислоты увеличивается по сравнению с толерантным (Foy, 1988).

У различных видов растений устойчивость к токсичным концентрациям ионов алюминия связана с накоплением их в корнях (Rauser et al., 1995). Большинство сортов пшеницы, особенно устойчивых к Al-стрессу, накапливают значительное количество алюминия в корне, чем в ростке (Jelić, 1996). Виды растений, устойчивые к избыточному количеству алюминия, имеют среднюю или низкую усвояемость этого элемента. Кальций играет важную роль в предотвращении накопления алюминия. В основе механизма лежит антагонизм между кальцием и алюминием. Ионы Ca^{2+} образуют комплексы на поверхности мембран и закрывают каналы для поступления катионов алюминия (Bennet et al., 1985b; Huang et al., 1996). Образование алюмофосфатов на поверхности корня и во внутренних структурах клетки связано с толерантностью растений к алюминию (Jelić, 1996). Толерантность растений пшеницы увеличивается с применением фосфорных удобрений.

Устойчивость растений к алюминию зависит также от типа почвы, на которой они произрастают. Сравнительное изучение канадских и бразильских сортов пшеницы показало высокий уровень устойчивости к токсичным ионам алюминия бразильских пшениц, что связано с физико-химическими особенностями почв этих районов. Наиболее устойчивыми были сорта, созданные на основе бразильских и мексиканских сортов (Zale et al., 1988).

Стрессовое воздействие на растение выявляет неспецифическую реакцию организма: снижение метаболической активности и понижение его чувствительности к другим неблагоприятным факторам среды (Udovenko, 1995). В связи с этим отмечено явление сопряженной устойчивости (Genkel, 1967). Оно выражается в том, что если организм прошел закалку к одному виду стресса, то он будет более устойчив и к другим видам экстремальных факторов.

Генетический контроль алюмотолерантности изучен для ограниченного числа видов – в основном представляющих агрономический интерес. Исследования указывают на различное число генов, контролирующих собственно устойчивость растений к ионам алюминия, от одного до нескольких доминантных генов, либо единичными доминантными генами, имеющими множественные аллели. Возможно, устойчивость к алюминию является комплексным признаком, который

контролируется несколькими доминантными генами, генами-модификаторами и, возможно, генами-супрессорами, подавляющими гены устойчивости к алюминию (Aniol, 1990; Foy, 1996).

Физиологические механизмы толерантности к алюминию также контролируются генетически. Изучение генов, контролирующих мембранный транспорт токсических веществ в растении, является одним из современных направлений исследования.

С использованием молекулярно-генетических методов у различных видов злаков были выделены гены, ответственные за транспорт цитратов и малатов в растении: рожь – *ScALMT1-M39.1* и *ScALMT1-M39.2* (Collins et al., 2008), рис – *OsCSI* (Han et al., 2009), *OsFRDL1* (Yokosho et al., 2009), кукуруза – *ZmALMT2* и *ZmASL* (Krill et al., 2010), сорго – *SbMATE* (Maron et al., 2010), пшеница – *ALMT1* (Famoso et al., 2010), ячмень – *HvMATE* (Wang et al., 2007). Высказывается мнение, что в устойчивости к токсичным ионам алюминия участвуют гены других семейств, например, *ALMT*, *ASR* и *ABC* (Sade et al., 2016).

Результаты исследований указывают на сложность физиологических процессов устойчивости растений к ионной токсичности. Существуют и другие эффективные механизмы толерантности. Установлено, что каждый механизм обусловлен экспрессией определенных генов или является результатом работы системы генов или их взаимодействием. Дальнейшее, более глубокое изучение этих механизмов и познание их генетического контроля позволит создать сорта, высоко адаптированные к токсичным концентрациям ионов металлов.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по теме № 0662-2018-0005 «Идентификация и картирование генофонда важнейших сельскохозяйственных культур, формирование генетических коллекций с ценными для селекции аллелями генов и локусами количественных признаков», номер государственной регистрации ЕГИСУ НИОКР АААА-А16-116040710366-3.

References/Литература

- Alam S. M. Influence of aluminum on plant growth and mineral nutrition of barley // Commun. Soil Sci. Pl. Anal., 1981, vol. 12, pp. 121–138.
- Alam S. M. Effect of aluminum on the dry matter and mineral content of rice // J. Sci. Tech., 1983, vol. 7, no. 1/2, pp. 1–3.
- Amosova N. V., Nikolaeva O. N., Synzynys B. I. Mekhanizmy alyumotolerantnosti u kuliturnykh rasteniy // Sel'skokhozyaistvennaya biologiya, 2007, vol. 1, pp. 36–42 [in Russian] (Амосова Р. В., Николаева О. Н., Сынзыныс Б. И. Механизмы алюмотолерантности у культурных растений // Сельскохозяйственная биология. 2007. Т. 1. С 36–42).
- Amunova O. S. Fotosinteticheskij apparat yarovoy myagkoy pschenitsy v usloniyakh stressa, obuslovlennogo ionami alyuminiya // Metody i tekhnologii v selektsii rasteniy i rastenievodstve. Kirov : NIISKh Severo-Vostoka, 2016, pp. 9–12 [in Russian] (Амунова О. С. Фотосинтетический аппарат яровой мягкой пшеницы в условиях стресса, обусловленного ионами алюминия // Методы и технологии в селекции растений и растениеводстве. Киров : НИИСХ Северо-Востока, 2016. С. 9–12).
- Aniol A. Induction of aluminum tolerance in wheat seedlings by low doses of aluminum in nutrient solution // Plant Physiol., 1984, vol. 75, pp. 551–555.
- Aniol A. Aluminium uptake by roots of rye seedlings of differing tolerance to aluminium toxicity // Euphytica, 1996, vol. 92, no. 1/2, pp. 155–162.
- Archambault D. J., Zhang G., Taylor G. J. Accumulation of Al in rootmucilage of an Al-resistant cultivar of wheat // Plant Physiol., 1996, vol. 112, pp. 1471–1478.
- Avdonin N. S. Povyshenie plodorodiya pochv. Moscow : Kolos, 1969. 303 p. [in Russian] (Авдонин Н. С. Повышение плодородия кислых почв. М. : Колос, 1969. 303 с.).
- Baker A. J. M., Walker P. L. Physiological responses of plants to heavymetals and the quantification of tolerance and toxicity // Chem. Speciation Bioavail., 1989, vol. 1, pp. 7–17.
- Barlett R., Riego D. C. Toxicity of hydroxy aluminium in relation to pH and phosphorus // Soil Sci., 1972, vol. 114, no. 3, pp. 194–200.

- Basu A., Basu U., Taylor G. J.* Induction of microsomal membrane proteins in roots of an aluminium-resistant cultivar of *Triticum aestivum* L. under conditions of aluminium stress // Plant Physiol., 1994, vol. 104, pp. 1007–1013.
- Bennet R. J., Breen C. M., Fey M. V.* The primary site of aluminum injury in the root of *Zea mays* L. // South Afr. J. Plant Soil., 1985a, vol. 2, pp. 8–17.
- Bennet R. J., Breen C. M., Fey M. V.* Aluminium uptake sites in the primary roots of *Zea mays* L. // South Afr. J. Plant Soil., 1985b, vol. 2, pp. 1–7.
- Bennet R. J., Breen C. M., Bandy V.* Aluminium toxicity and regeneration of the root cap. Preliminary evidence for a Golgi apparatus-derived morphogen in the primary root of *Zea mays* // South. Afr. J. Bot., 1985c, vol. 51, pp. 363–370.
- Berezovsiy K. K., Klimashevskiy E. L.* О влиянии подвижного алюминия на ассимиляцию неорганического азота корнями гороха // In : Сорт и удобрение. Иркутск, 1974, pp. 225–235 [in Russian] (Березовский К. К., Климашевский Э. Л. О влиянии подвижного алюминия на ассимиляцию неорганического азота корнями гороха // В кн. : Сорт и удобрение. Иркутск, 1974. С. 225–235).
- Bernathskaya M. L.* Genotipicheskaya spetsifika fosfornogo obmena rasteniy gorokha v svyazi s toksichnostyu aluminiya : avtoref. diss. ... kand. boil. nauk. Moscow : MGU, 1974, 21 p. [in Russian] (Бернацкая М. Л. Генотипическая специфика фосфорного обмена растений гороха в связи с токсичностью алюминия : автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М. : МГУ, 1974. 21 с.).
- Bernathskaya M. L., Klimashevskiy E. L., Shmulevskaya T. A.* Vliyanie Al na dykhanie I aktivnost poverkhnostnykh fosfataz rasteniy rastushchey chasti korney gorokha // Fiziol. i biokhim. kult. rast., 1976, vol. 8, no. 1, p. 25. [in Russian] (Бернацкая М. Л., Климашевский Э. Л., Шмулевская Т. А. Влияние Al на дыхание и активность поверхностных фосфатаз растений растущей части корней гороха // Физiol. и биохим. культив. раст. 1976. Т. 8. № 1. С. 25).
- Bláha L., Janáček J., Opatrná J.* Evaluation of wheat cultivars root traits at standard pH (6,5) and low pH (4,5) and higher concentration of aluminium ions // Biol. plant., 1994, vol. 36, p. 186.
- Bojórquez-Quintal J. E. A., Escalante-Magaña C., Echevarria-Machado I., Martinez-Estevez M.* Aluminum, a friend or of higher plants in acid soils // Front Plant Sci., 2017, vol. 8. DOI: 10/3389/fpls/2017.01767.
- Bose J., Babourina O., Rengel Z.* Role of magnesium in alleviation of aluminium toxicity in plants // J. Exp. Bot., 2011, vol. 62, pp. 2251–2264. DOI: 10.1093/jxb/erq456.
- Bose J., Babourina O., Shabala S., Rengel, Z.* Low-pH and aluminum resistance in *Arabidopsis* correlates with high cytosolic magnesium content and increased magnesium uptake by plant roots // Plant Cell Physiol., 2013, vol. 54, pp. 1093–1104. DOI: 10.1093/pcp/pct064.
- Camargo C. E. O.* Influence of calcium levels combined with salt concentrations on the tolerance of wheat to aluminium toxicity in nutrient solution // Bragantia, 1985, vol. 44, no. 2, pp. 659–668.
- Cambraia J., Pires D. L. F. J., Estevaõ M. D. M., Oliva M. A.* Effects of aluminum on the levels of magnesium, iron, manganese and cooper in sorghum // Rev. Ceres., 1983, vol. 39, no. 167, pp. 45–54.
- Canal I. N., Mielińczuk J.* Potassium absorption parameters in corn plants (*Zea mays* L.) as affected by aluminum-calcium interaction // Ciens. Cult. (São Paulo), 1983, vol. 35, no. 3, pp. 336–340.
- Cartes P., Jara A. A., Pinilla L., Rosas A., Mora M. L.* Selenium improves the antioxidant ability against aluminium-induced oxidative stress in ryegrass roots // Ann. Appl. Biol., 2010, vol. 156, pp. 297–307. DOI: 10.1111/j.1744-7348.2010.00387.x.
- Cartes P., McManus M., Wulff-Zottele C., Leung S., Gutiérrez-Moraga A., de la Luz Mora M.* Differential superoxide dismutase expression in ryegrass cultivars in response to short term aluminum stress // Plant and Soil., 2012, vol. 350, pp. 353–363.
- Černohorská J., Votrubaová O., Dvořák M.* The effect of aluminum on the electrometric characteristics of root tissue in three wheat cultivars // J. Appl. Genet., 1997, vol. 38B, pp. 283–288.
- Chesnokova S. M., Grishina E. P.* Praktikum po ekologicheskому monitoring // Vladimir, Izd-vo Vladim. Gos. Universiteta, 2004, 144 p. [in Russian] (Чеснокова С. М., Гришин Е. П. Практикум по экологическому мониторингу. Владимир : Изд-во Владим. Гос. Университета, 2004. 144 с.).
- Cheung W. Y.* Calmodulin: An overview // Fed. Proc., 1982, vol. 41, pp. 2253–2257.
- Clark J. M., Leisle D., De Pauw R. M., Thiessen L. L.* Registration of five pairs of durum wheat genetic stocks near-isogenic for cadmium concentration // Crop Sci., 1997, vol. 37, p. 297.
- Clark R. B.* Effect of aluminum on growth and mineral elements of Al-tolerant and Al-intolerant corn // Plant Soil., 1977, vol. 47, pp. 653–662.
- Clarkson D. T.* The effect of aluminium and other trivalent metal cations on cell division in apices of *Allium cepa* // II Ann. bot., 1965, vol. 29, no. 5, pp. 309–315.
- Clarkson D. T.* Effect of aluminium on the uptake and metabolism of phosphorus by barley seedlings // Plant Physiol., 1966, vol. 41, no. 1, pp. 165–172.
- Clarkson D. T.* Interaction between Al and phosphorus on root surface and cell wall material // Plant and Soil., 1967, vol. 22, no. 3, pp. 347–356.

- Clarkson D. T., Sanderson J. Inhibition of the uptake and long distance transport of Ca by Al and other polyvalent cations // J. Exp. Bot., 1971, vol. 22, no. 75, pp. 837–851.
- Collins N. C., Shirley N. J., Saeed M., Pallotta M., Gustafson J. P. An ALMT1 gene cluster controlling aluminum tolerance at Alt4 locus of rye (*Secale cereale* L.) // Genetics, 2008, vol. 179, no. 1, pp. 669–682. DOI: 10.1534/genetics.107.083451.
- Delhaize E., Ryan P. R., Rendall P. J. Aluminum tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) II. Aluminum-stimulated excretion of malic acid from root apices // Plant Physiol., 1993, vol. 103, no. 2, pp. 695–702.
- Ekologo-ekonomicheskie osnovy i rekomendatsii po izvestkovaniyu, adaptirovannye k konkretnym pochvennym usloviyam // Pod. red. A. N. Nebolsina, V. G. Sycheva. Moscow : Izd-vo TsINAO, 2000, 80 p. [in Russian] (Эколого-экономические основы и рекомендации по известкованию, адаптированные к конкретным почвенным условиям // Под ред. А. Н. Небольсина, В. Г. Сычева. М. : Изд-во ЦИНАО, 2000. 80 с.).
- Ellenberg H. I. Mineralstoffe fur die planzliche Besiedlung des Bodens. A. Bodenreaktion (einschlislich Kalkfrage) // Hdb. Pfl. Physiol., 1958, no. 4, pp. 638–709.
- Ernst W. H. O. Schwermetallpflanzen // In : Kinzel, H. (Ed) Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel. Ulmer, Stuttgart., 1982, pp. 472–506.
- Fagria N. R. Differential tolerance of rice cultivars to aluminum in nutrient solution // Pesq. Agropecu. Bras., 1982, vol. 17, no. 1, pp. 1–9.
- Famoso A., Clark R. T., Shaff J. E., Craft E., McCouch S. R., Kochian L. V. Development of a novel aluminum tolerance phenotyping platform used for comparisons of cereal aluminum tolerance and investigations into rice aluminum tolerance mechanisms // Plant. Physiol., 2010, vol. 153, no. 4, pp. 1678–1691. DOI: 10.1104/pp.110.156794.
- Fiziologicheskie osnovy selektsii rasteniy // Ed. G. V. Udovenko, V. S. Shevelukhi. St. Petersburg : VIR, 1995, vol. II, ch. I, 293 p. [in Russian] (Физиологические основы селекции растений / Под ред. Г. В. Удовенко, В. С. Шевелухи. СПб. : ВИР, 1995. Т. II, ч. I. 293 с.).
- Foy C. D. Response of cotton varieties to stress factors on acid soil // Abstr. Cotton Improvement Conf. Dallas, Texas. 1974, p. 23.
- Foy C. D. Physiological effects of hydrogen, aluminum and manganese toxicities in acid soils // Agronomy Monogr., 1984, vol. 12, pp. 57–97.
- Foy C. D. Plant adaptation to acid, aluminum-toxic soils // Comm. Soil Sci. Plant Anal., 1988, vol. 19, pp. 959–987.
- Foy C. D. Tolerance of barley cultivars to an acid, aluminotoxic subsoil related to mineral element concentration in their shoots // J. Plant Nutr., 1996, vol. 19, pp. 1361–1380.
- Foy C. D., Armiger W. H., Fleming A. L., Zaumayer W. J. Differential tolerance of dry bean, snapbean and lima bean varieties to an acid soil high in exchangeable aluminium // Agr. J., 1967, vol. 59, pp. 561–563.
- Foy C. D., Fleming A. L. The physiology of plant tolerance of excess available aluminum and manganese in acid soils // In : G.A. Jung (Ed) Crop tolerance to suboptimal land conditions, 1978, pp. 301–328.
- Foy C. D., Fleming A. L. Aluminum tolerances of two wheat genotypes related to nitrate reductase activities // J. Plant Nutr., 1982, vol. 5, pp. 1313–1333.
- Furlani P. R., Clark R. B. Screening sorghum for aluminum tolerance in nutrient solutions // Agron. J., 1981, vol. 73, pp. 587–594.
- Ganzha B. A. K voprosu o deystvii Al-ionov i H-ionov na rasteniya na podzolistoy pochve // Pochvovedenie, 1941, no. 1, pp. 22–39 [in Russian] (Ганжа Б. А. К вопросу о действии Al-ионов и H-ионов на растения на подзолистой почве // Почвоведение. 1941. № 1. С. 22–39).
- Genkel P. A. Fiziologiya ustoychivosti rastitelnykh organizmov // Fiziol. s-kh. rast., 1976, vol. 3, pp. 87–265 [in Russian] (Генкель П. А. Физиология устойчивости растительных организмов // Физиол. с.-х. раст. 1967. Т. 3. С. 87–265).
- Gersh A. N., Kreyer K. G., Bittutskiy L. I. et all. Dykhatelynyy gazoobmen yachmenya pri povyshennoy kislotonosti korneobitaemoy sredy // Tez. Dokl. Vses. Konf. "Problemy i puti povysheniya ustoychivosti rasteniy k boleznyam i ekstremalnym usloviyam svyazi s zadachami selektsii". Leningrad, 1981, ch. I, pp. 122–123 [in Russian] (Герш А. Н., Крейер К. Г., Биттуцкий Л. И. и др. Дыхательный газообмен ячменя при повышенной кислотности корнеобитаемой среды // Тез. докл. Всес. конф. «Проблемы и пути повышения устойчивости растений к болезням и экстремальным условиям среды в связи с задачами селекции». Л., 1981. Ч. I. С. 122–123).
- Gerzabek M. H., Edelbauer A. Aluminum toxicity in corn (*Zea mays* L.). Influence of aluminum on the yields and the nutrient contents // Bodenkultur., 1986, vol. 37, no. 4, pp. 309–319.
- GOST 17.4.3.04-85 Okhrana prirody. Pochvy. Obshchie trbovaniya k kontrolu i okhrane ot zagryazneniya // Moscow : Standartinform, 2008, 4p. [in Russian] (ГОСТ 17.4.3.04-85 Охрана природы. Почвы. Общие требования к контролю и охране от загрязнения // М. : Стандартинформ, 2008. 4 с.).
- Guerrier G. Relation between sorghum root system and aluminum toxicity // J. Pl. Nutr., 1982, vol. 5, no. 2, pp. 123–136.

- Han Y., Zhang W., Zhang B., Wang W., Ming F. One novel mitochondrial citrate syntase from *Oryza sativa* L. can enhance aluminum tolerance in transgenic tobacco // Mol. Biotechnol., 2009, vol. 42, no. 3, pp. 299–305. DOI: 10.1007/s12033-009-9162-z.
- Hartwell B. L., Pember F. R. The presence of aluminum as a reason for the difference in the effect of so-called acid soil on barley and rye // Soil Sci., 1918, vol. 6, pp. 259–281.
- Haug A., Shi B. Biochemical basis of aluminum tolerance in plant cells // In : R. J. Wright, V. C. Baligar, R. P. Murrmann (Eds). Plant-soil interactions allow pH. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 1991, pp. 839–850.
- Helyar K. R. Effects of aluminum and manganese toxicity on legume growth // In : C. S. Andrew et E. J. Kamprath (Eds.) Mineral nutrition of legumes in tropical and subtropical soils. CSIRO, Melbourne, Australia, 1978, pp. 207–231.
- Horst W. J., Wagner A., Marschner H. Mucilage protects root meristems from aluminium injury // Z. Pflanzenphysiol., 1982, vol. 105, pp. 435–444.
- Horst W. J., Wagner A., Marschner H. Effect of aluminum on growth, cell-division rate and mineral element contents in roots of *Vigna unguiculata* genotypes // Z. Pflanzenphysiol., 1983, vol. 109, pp. 95–103.
- Horst W. J., Göppel H. Aluminium – Toleranz von Ackerbohne (*Vicia faba*), Lupine (*Lupinus luteus*), Gerste (*Hordeum vulgare*) und Roggen (*Secale cereale*) // Z. Pflanzenernaehr., 1986, vol. 149, pp. 94–109.
- Howeler R. H., Cadavid L. F. Screening of rice cultivars for tolerance to Al toxicity in nutrient solutions as compared with a field screening method // Agron. J., 1976, vol. 68, pp. 551–555.
- Howeler R. H., Sieverding E., Saif S. Practical aspects of micorrhizal technology in some tropical crops and pastures // Plant Soil., 1987, vol. 100, pp. 249–283.
- Hu Z., Cools T., De Veylder L. Mechanisms used by plants to cope with DNA damage // Annu. Rev. Plant Biol., 2016, vol. 67, pp. 439–462. DOI: 10.1146/annurev-arplant-043015-111902.
- Huang J. W., Pellet D. M., Papernik L. A., Kochian L. V. Aluminium interactions with voltage-dependent calcium transport in plasma membrane vesicles isolated from roots of aluminium-sensitive and tolerant wheat cultivars // Plant Physiol., 1996, vol. 110, pp. 561–569.
- Huet D. O., Menary R. C. Aluminum uptake by excised roots of cabbage, lettuce and kikuyu grass // Austral. J. Pl. Physiol., 1979, vol. 6, pp. 643–653.
- Ito D., Shinkai Y., Kato Y., Kondo T., Yoshida K. Chemical studies on different color development in blue- and red-colored sepal cells of *Hydrangea macrophylla* // Biosci. Biotechnol. Biochem., 2009, vol. 73, pp. 1054–1059. DOI: 10.1271/bbb.80831.
- Jackson W. A. Physiological effects of soil acidity // Agronomy, 1967, vol. 12, pp. 43–124.
- Jelić M. The investigation of mineral nutrition of winter wheat growing in monzonitza in degradation // PhD thesis. Agricultural faculty Zernun., 1996, pp. 1–121.
- Karmanenko N. M. Response to low temperature, soil acidification and aluminium in the varieties of cereal crops // Sel'skokhozyaistvennaya biologiya, 2014, no. 5, pp. 66–77. DOI: 10.15389/agrobiology.2014.5.66rus [in Russian] (Карманенко Н. М. Сортовая реакция зерновых культур на низкие температуры, условия закисления и ионы алюминия // Сельскохозяйственная биология. 2014. № 5. С. 66–77. DOI: 10.15389/agrobiology.2014.5.66rus.).
- Keltjens W. G. Short-term effects of Al on nutrient uptake, H⁺ efflux, root respiration and nitrate reductase activity of two sorghum genotypes differing in Al-susceptibility // Commun. Soil Sci. and Plant Anal., 1988, vol. 19, no. 7-12, pp. 1155–1163.
- Kerridge P. C., Dawson D. M., Moore D. P. Separation of degrees of aluminum tolerance in wheat // Agron. J., 1971, vol. 63, pp. 586–591.
- Klimashevskiy E. L. Problema genotipicheskoy spetsifikasi kornevogo pitaniya rasteniy // In : Sort i udobrenie. Irkutsk, 1974, pp. 11–53 [in Russian] (Климашевский Э. Л. Проблема генотипической специфики корневого питания растений // В кн.: Сорт и удобрение. Иркутск, 1974. С. 11–53).
- Klimashevskiy E. L. Ustoichivost rasteniy k kislotnosti sredy I khimicheskaya melioratsiya pochv // Dokl. VASChNIL, 1982, no. 10, pp. 28–34 [in Russian] (Климашевский Э. Л. Устойчивость растений к кислотности среды и химическая мелиорация почв // Докл. ВАСХНИЛ. 1982. № 10. С. 28–34).
- Klimashevskiy E. L. Otsenka kislotoustoichivosti rasteniy // Diagnostika ustoychivosti rasteniy k stressovym vozdeystviyam. Metodicheskoe rukovodstvo // Leningrad : VIR, 1988, pp. 97–100 [in Russian] (Климашевский Э. Л. Оценка кислотоустойчивости растений // Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям. Методическое руководство. Л. : ВИР, 1988. С. 97–100).
- Klimashevskiy E. L. Geneticheskiy aspect mineralinogo pitaniya rasteniy // Moscow : Agropromizdat, 1991, 415 p. [in Russian] (Климашевский Э. Л. Генетический аспект минерального питания растений // М. : Агропромиздат, 1991. 415 с.).
- Klimashevskiy E. L. Fiziologo-geneticheskie osnovy agrokhimicheskoy effektivnosti rasteniy // In : Fiziologicheskie osnovy agrokhimicheskoy effektivnosti rasteniy. SPb : VIR, 1995, vol. 2, ch. 1, pp. 97–157 [in Russian] (Климашевский Э. Л. Физиолого-генетические основы агрохимической

- эффективности растений // В кн. : Физиологические основы селекции растений. СПб. : ВИР, 1995. Т. 2, ч. 1. С. 97–157).
- Klimashevskiy E. L., Markova Yu. A., Malyshева A. S. Genotipicheskaya spetsifika pogloshcheniya I lokalizatsii Al-ionov rasteniyami gorokha // Dokl. AN SSSR, 1972, vol. 203, pp. 711–713 [in Russian] (Климашевский Э. Л., Маркова Ю. А., Мальшиева А. С. Генотипическая специфика поглощения и локализации А1-ионов растениями гороха // Докл. АН СССР. 1972. Т. 203. С. 711–713).
- Klimashevskiy E. L., Markova Yu. A., Lebedeva I. S. Vzaimodeystvie Al I P na poverkhnosti korney I v kletochnykh stenkakh // Dokl. VASKHNIL, 1978, no. 8, pp. 6–10 [in Russian] (Климашевский Э. Л., Макарова Ю. А., Лебедева И. С. Взаимодействие А1 и Р на поверхности корней и в клеточных стенках // Докл. ВАСХНИЛ. 1978, № 8. С. 6–10).
- Kochian L. V., Hoekenga O. A., Pineros M. A. How do crop plants tolerate acid soils?—mechanisms of aluminum tolerance and phosphorous efficiency // Annu. Rev. Plant Biol., 2004, vol. 55, pp. 459–493. DOI: 10.1146/annurev.arplant.55.031903.141655.
- Kopittke P. M., Moor K. L., Lombi E., Gianoncelli A., Ferguson B. J., Blamey F. P. C. et all. Identification of the primary lesion of toxic aluminum in plant roots // Plant Physiol., 2015, vol. 167, pp. 1402–1411. DOI: 10.1104/pp.114.253229.
- Kottke I. Ectomycorrhizas – organs for uptake and filtering of cations // In : D. J. Read, D. H. Lewis, A. H. Fitter, I. J. Alexander (Eds) Mycorrhizas in Ecosystems. CAB International, Wallingford, UK, 1992, pp. 316–322.
- Kovacevic G., Kastiri R., Merkulov Lj. Effect of excess heavy metal concentrations on leaf anatomy of wheat plants // The 11th Congress of FESPP, Varna, Bulgaria. 1998, pp. 271.
- Koyama H., Toda T., Yokota S. et all. Effects of aluminium and pH on root growth and cell viability in *Arabidopsis thaliana* strain landsberg in hydroponic culture // Plant Cell. Physiol., 1995, vol. 36, pp. 201–205.
- Krill A., Kirst M., Kochian L. V., Bukler E. S., Hoekenga O. A. Association and linkage analysis of aluminum tolerance genes in maize // PLoS One, 2010, vol. 5, no. 4. p. 9958. DOI: 10.1371/journal.pone.0009958.
- Kumar Roy A., Sharma A., Talukder G. Some aspects of aluminum toxicity in plants // The Bot. Rev., 1988, vol. 54, pp. 145–178.
- Larcher W. Physiological Plant Ecology // Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg. 1995, pp. 136–138.
- Maron L. G., Pineros M. A., Gumaraes C. T., Magalhaes J. V., Pleiman J., Mao C., Shaff J., Belicias S. N., Kochian L. V. Two functionally distinct members of the MATE (multi-drug and toxic compound extrusion) family of transporters potentially underlie two major aluminum tolerance QTLs in maize // Plant. J., 2010, vol. 61, no. 5, pp. 728–740. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2009.04103.x.
- Maroni G. Animal metallothionein // In : A. J. Shaw (Ed) Heavy metal tolerance in plants. CRS Press Boca Raton, FL., 1989, pp. 216–229.
- Mathan K. K. Effect of various levels of aluminum on the dry matter yield, content and uptake of phosphorus, aluminum, manganese, magnesium and iron in maize // Madras Agric. J., 1980, vol. 67, no. 11, pp. 751–757.
- Matsumoto H., Moromura S., Hirasawa E. Localization of absorbed aluminum in plant tissues and its toxicity studies the inhibition of pea root elongation // In : K. Kudrev et al. (eds) Mineral nutrition of plant, 1979, vol. 1, pp. 171–94.
- McLean F. T., Gilbert B. E. The relative aluminum tolerance of cropplants // Soil Sci., 1927, vol. 24, pp. 163–175.
- Mesencio M. M. The specific «acid growth» in roots and reaction on soil stress factor // Symp. Plant under Environmental Stress. Internat. Symp. Moskov K. A. Timiryazev Institut. of Plant Physiol., 2001, p. 173.
- Miyazawa A. N., Maeda N., Kitazawa A. Aluminium toxicity on the growth of rice plants // Miyagi-Ken Nogyo Senta Kenkyu Hokoku., 1981, vol. 48, pp. 43–58.
- Morimura S., Tarahashi E., Matsumoto H. Association of aluminium with nuclei and inhibition of cell division in onion (*Allium cepa*) roots // Z. Planzenphysiol., 1978, vol. 88, pp. 395–401.
- Mugiwara L., Floyd M., Patel S. V. Tolerances of triticale lines to manganese in soil and nutrient solution // Agron. J., 1981, vol. 73, pp. 319–322.
- Mugwira L. M., Patel S. U. Root zone pH changes and ion uptake imbalances by triticale, wheat and rye // Agron. J., 1977, vol. 69, pp. 719–722.
- Naidoo G., McD Stewart J., Lewi R. J. Accumulation sites of Al in snapbean and cotton roots // Agron. J., 1978, vol. 70, pp. 489–492.
- Nebolisin A. N., Nebolisina Z. P. Dinamika kislotnosti dernovo-podzolistoy pochvy za 20-letniy period // Byul. VIUA, 1985, no. 72, pp. 36–39 [in Russian] (Небольсин А. Н., Небольсина З. П. Динамика кислотности дерново-подзолистой почвы за 20-летний период // Бюл. ВИУА. 1985. № 72. С. 36–39).
- Nogueiro R. C., Monteiro F. A., Azevedo R. A. Tropical soils cultivated with tomato: fractionation and speciation of Al // Environ. Monit. Assess., 2015, vol. 187, p. 160. DOI: 10.1007/s10661-015-4366-0.
- Ohki S. Interaction forces underlying membrane-fusion // Biophys. J., 1986, vol. 49, no. 2, pp. 16–18.

- Ohman L. O. Equilibrium and structural studies of silicon (IV) and aluminum (III) in aqueous solutions // Plant Cell Environ., 1988, vol. II, pp. 711–714.
- Palaveev T., Totov T. Kislotnosti pochv I metody ee ustraneniya // Moscow : Kolos, 1983, 165 p. [in Russian] (Палавеев Т., Тотев Т. Кислотность почв и методы ее устранения // М. : Колос, 1983. 165 с.).
- Palival K., Sivaguru M. Indirect effects of aluminum on the reflectance properties of rice cultivars differing in aluminum tolerance // J. Plant Nutr., 1994, vol. 17, no. 6, pp. 883–897.
- Pellet D. M., Grunes D. L., Kochian L. V. Organic acid exudation as an aluminium-tolerance mechanism in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Planta, 1995, vol. 196, pp. 788–795.
- Pellet D. M., Papernik L. A., Kochian L. V. Multiple aluminium-resistance mechanism in wheat // Plant Physiol., 1996, vol. 112, pp. 591–597.
- Pilon-Smits E. A. H., Quinn C. F., Tapken W., Malagoli M., Schiavon M. Physiological functions of beneficial elements // Curr. Opin. Plant Biol., 2009, vol. 12, pp. 267–274. DOI: 10.1016/j.pbi.2009.04.009.
- Poukhalskaya N. V. Problem questions of aluminium toxicity // Agrochemistry. 2005, № 8, p. 70-82 [in Russian] (Пухальская Н. В. Проблемные вопросы алюминиевой токсичности // Агрочимия. 2005. № 8. С. 70–82).
- Rauser W. E., Meuwly P. Retention of cadmium in roots of maize seedlings // Plant Physiol., 1995, vol. 109, pp. 195–202.
- Robinson N. J., Jackson P. J. "Metallothionein-like" metal complexes in angiosperms; their structure and function // Physiol. Plant., 1986, vol. 67, pp. 499–506.
- Sade H., Meriga B., Surapu V., Gadi J., Sunita M. S., Suravajhala P., Kavi Kishor P. B. Toxicity and tolerance of aluminum in plants: tailoring plants to suit to acid soils <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/26796895> // Biometals., 2016, vol. 29, no. 2, pp. 187–210. DOI: 10.1007/s10534-016-9910-z.
- Samofalova I. A. Khimicheskiy sostav pochv I pochvoobrazuyushchikh porod // Permy : Izd-vo FGOU VPO "Permskaya GSKhA", 2009, 132 p. [in Russian] (Самофалова И. А. Химический состав почв и почвообразующих пород // Пермь: Изд-во ФГОУ ВПО «Пермская ГСХА», 2009. 132 с.).
- Sampson M., Clarkson D. T., Davies D. DNA synthesis in aluminium treated roots of barley // Science, 1965, vol. 148, pp. 1476–1477.
- Sarkunan V., Biddappa C. C., Nayak S. K. Physiology of Al toxicity in rice // Curr. Sci., 1984, vol. 53, no. 15, pp. 822–824.
- Schaeffer H. J., Walton J. D. Aluminium ions induce oat protoplasts to produce an extracellular (1-3) β -D glucon // Plant Physiol., 1990, vol. 94, pp. 13–19.
- Schmitt M., Boras S., Tjoa A., Watanabe T., Jansen S. Aluminium accumulation and intra-tree distribution patterns in three arbor aluminosa (*Symplocos*) species from Central Sulawesi. // PLOS ONE, 2016, 11:e0149078. DOI: 10.1371/journal.pone.0149078.
- Sharma A., Talukder G. Effects of metals on chromosomes of higher organisms // Environ. Mutagenesis, 1987, vol. 9, no. 2, pp. 191–226.
- Shen X., Xiao X., Dong Z., Chen Y. Silicon effects on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of peanut under aluminum stress // Acta Physiol. Plant., 2014, vol. 36, pp. 3063–3069. DOI: 10.1007/s11738-014-1676-8.
- Shugalei I. V., Garabadgiu A. V., Ilyushin M. A., Sudarikov A. M. Nekotorye aspekty vliyaniya alyuminiiya I ego soedinenii na zhivye organizmy // Ekologicheskaya khimiya, 2012, vol. 21, no. 3, pp 172–186 [in Russian] (Шугалей И. В., Гарабаджиу А. В., Илюшин М. А., Судариков А. М. Некоторые аспекты влияния алюминия и его соединений на живые организмы // Экологическая химия, 2012. Т. 21, № 3. С. 172–186).
- Sieverding E. Vesicular-arbuscular mycorrhizae management in tropical agrosystems // Deutsche Gesellschaft fur Technische Zusammenarbeit (GTZ), Germany, 1991, 371 p.
- Singh K., Yoshimura E., Bughio N. et all. Complexing ability of organic acids with aluminium in acidic soils // Pros. of the XIII Intern. Plant Nutr. Colloq. 13-19 September. Tokyo. Japan., 1997, pp. 447–448.
- Ślaski J. J. Effect of aluminium on calmodulin-dependent and calmodulin-independent NAD kinase activity in wheat root tips // J. Plant Physiol., 1989, vol. 133, pp. 696–701.
- Sokolova T. A., Tolpeshta I. I., Trofimov S. Ya. Pochvennaya kislotnost. Kislotno-osnovnaya bufernosc pochv. Soedineniya alyuminiiya v tverdoy faze pochvy I v pochvennom rastvore // Tula, 2012, 124 p. [in Russian] (Соколова Т. А., Толпешта И. И., Трофимов С. Я. Почвенная кислотность. Кислотно-основная буферность почв. Соединения алюминия в твердой фазе почвы и в почвенном растворе // Тула, 2012. 124 с.).
- Steffens J. C. Heavy metal stress and the phytochelatin response // In: Stress Responses in Plants: Adaptation and Acclimation Mechanisms, Wiley-Liss., 1990, pp. 377–394.
- Tamas L., Huttova J., Hajasova L., Mistrik I. The effect of polypeptide pattern of cell wall proteins isolated from the roots of Al-sensitive and Al-resistant barley cultivars // Acta Physiol. Plantarum, 2001, vol. 23, no. 2, pp. 161–168.

- Tanaka A., Tanado T., Yamamoto K., Kanamura N. Comparsion of toxicity to plants among Al³⁺, AlSO⁴⁺, Al-F complex ions // Soil Sci. and Plant Nutr., 1987, vol. 33, no. 1, pp. 43–55.
- Taylor G. J. The physiology of aluminum tolerance // In : H. Singel (Ed) Metal ions in biological systems. Aluminum and its role in biology. Marcel-Dekker. New York, 1987, vol. 24, pp. 165–198.
- Taylor G. J. The physiology of aluminum tolerance in higher plants // Comm. Soil Sci. Plant Anal., 1988, vol. 19, pp. 1179–1194.
- Taylor G. J., Foy C. D. Mechanisms of aluminum tolerance in *Triticum aestivum* L. (wheat). 1. Differential pH induced by winter cultivars in nutrientsolutions // Am. J. Bot., 1985, vol. 72, pp. 695–701.
- Trapp G. Studies of aluminum interaction with enzymes and proteins – The inhibition of hexokinase // Neurotoxicology., 1980, vol. 1, pp. 89–100.
- Ulmer S. E. Aluminum toxicity and root DNA synthesis in wheat // Iowa State University, Ames., 1979, 128 p.
- Wacker W. E., Valle B. H. Resistance to aluminium and manganese toxicities in plants related to variety and cation-exchange capacity // Nature, 1959, vol. 196, no. 48/49, pp. 97–98.
- Wagatsuma T. Characterization of absorption sites for aluminium in theroots // Soil Sci. Plant Nutr., 1983, vol. 29, pp. 499–515.
- Wagatsuma T., Yamasaku K. Relationship between differential aluminum tolerance and plant induced pH change of medium among barley cultivars // Soil Sci. Plant Nutr., 1985, vol. 31, pp. 521–535.
- Wallace S H., Anderson I. C. Aluminium toxicity and DNA sintesis in wheat roots // Agron. J., 1984, vol. 76, pp. 5–8.
- Wang J. P., Raman H., Zhou M. X., Ryan P. R., Delhaize E., Hebb D. M., Coombes N., Mendham N. High-resolution mapping of the Alp locus and identification of a candidate gene HvMATE controlling aluminium tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.) // Theor. Appl. Genet., 2007, vol. 115, no. 2, pp. 265–276. DOI: 10.1007/s00122-007-0562-9.
- Woolhouse H. W. Toxicity and tolerance in response of plants to metals // In: Lange, O. L. et all. (Ed), Encyclopaedia of Plant Physiology. New Series. Springer-Verlag, Berlin, 1983, vol. 12C, pp. 245–300.
- Xie C. X., Yokel R. A. Aluminium facilitation of iron-mediated lipid-peroxidation is dependent on substrate, pH and aluminium and iron concentrations // Arch. Biochem. Biophys., 1996, vol. 327, no. 2, pp. 222–226.
- Yakovleva O. V., Kapeshinskiy A. M. Tolerance of barley to toxic ions of aluminium in the conditions of soil culture // Bulletin applied botani, geneticsand plant breeding, 2011, vol. 168, pp. 54–64 [in Russian] (Яковлева О. В., Капешинский А. М. Толерантность ячменя к токсичным ионам алюминия в условиях почвенной культуры // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции, 2011. Т. 168. С. 54–64).
- Yakovleva O. V. Methods of study on genetic diversity of barley aluminum tolerance // Bulletin applied botany, genetics and plant breeding, 2012, vol. 171, pp. 117–122 [in Russian] (Яковлева О. В. Методы изучения генетического разнообразия ячменя на алюмоустойчивость // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. Т. 171. СПб., 2013. С. 117-122).
- Yamamoto Y., Kobayashi Y., Devi S. R., Rikiishi S., Matsumoto H. Aluminum toxicity is associated with mitochondrial dysfunction and the production of reactive oxygen species in plant cells // Plant Physiol., 2002, vol. 128, pp. 63–72. DOI:10.1104/pp.010417.
- Yang Z. M., Sivaguru M., Horst W. J., Matsumoto H. Aluminium tolerance is achieved by exudation of citric acid from roots of soybean (*Glicine max*) // Physiol. Plant., 2000, vol. 110, pp. 72–77.
- Yokosho K., Yamaji N., Ueno D., Mitani N., Ma J. F. OsFRDL1 a citrate transporter required for efficient translocation of iron in rice // Plant. Physiol., 2009, vol. 149, no. 1, pp. 297–305. DOI: 10.1104/pp.108.128132.
- Zale J. M., Briggs K. G. Aluminum tolerance in canadian spring wheats // Commun. Soil. Sci. and Plant Anal., 1988, vol. 19, no. 7, pp. 1259–1272.
- Zanella C. C., Zanettini M. H. B., Fernandes M. I. B., Zinn D. M. Differential effect of soil acidity and lime treatment on the chromosomes of two wheat cultivars // Rev. Bras. Genet., 1991, vol. 14, no. 4, pp. 1021–1032.
- Zhang H., Jiang Z., Qin R., Zhang H., Zou J., Jiang W. et all. Accumulation and cellular toxicity of aluminum in seedling of *Pinus massoniana* // BMC Plant Biol., 2014, vol. 14, pp. 264. DOI: 10.1186/s12870-014-0264-9.
- Zhang J., Liu S., Zhang L., Chen L. Effect of aluminum stress on the expression of calmodulin and role of calmodulin in aluminum tolerance // Biosci. Bioeng., 2016, vol. 122, no. 5, pp. 558–562. DOI:10.1016/j.bios.2016.04.001.
- Zheng H. L., Zhao Z. Q., Zhang C. G., Feng J. Z., Ke Z. L., Su M. J. Changes in lipid peroxidation, the redox system and ATPase activities in plasma membranes of rice seedling roots caused by lanthaum chloride // Biometals., 2000, vol. 13, pp. 157–163.