

Механизмы адаптации льна-долгунца к повышенной кислотности почвы (обзор)

DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-205-212



УДК 633.521:631.415.1:577.218

Поступление/Received: 14.05.2020

Принято/Accepted: 23.12.2020

Н. В. КИШЛЯН^{1*}, Н. В. МЕЛЬНИКОВА²,
Т. А. РОЖМИНА³

¹ Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова,
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44

* ✉ natalya-kishlyan@yandex.ru

² Институт молекулярной биологии имени
В.А. Энгельгардта Российской академии наук,
119991 Россия, г. Москва, ул. Вавилова, 32

✉ mnv-4529264@yandex.ru

³ Федеральный научный центр лубяных культур,
172002 Россия, г. Торжок, ул. Луначарского, 35

✉ len_rozhmina@mail.ru

The mechanisms of fiber flax adaptation to high soil acidity (a review)

N. V. KISHLYAN^{1*}, N. V. MELNIKOVA²,
T. A. ROZHMINA³

¹ N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia

* ✉ natalya-kishlyan@yandex.ru

² Engelhardt Institute of Molecular Biology,
Russian Academy of Sciences,
32 Vavilova St., Moscow 119991, Russia

✉ mnv-4529264@yandex.ru

³ Federal Research Center for Bast Fiber Crops,
35 Lunacharskogo St., Torzhok 172002, Russia

✉ len_rozhmina@mail.ru

Избыточная кислотность почвы является одним из главных факторов значительных потерь растениеводческой продукции. На примере льна-долгунца показано влияние кислотности почвы на параметры продуктивности и качества волокна различных образцов мирового генофонда этой культуры. Оптимальная кислотность для льна-долгунца находится в узком диапазоне – рН_{KCl} 5,3–5,6. На сильнокислых почвах (рН_{KCl} менее 4,5) при пороговых значениях содержания токсичного алюминия (Al³⁺), 10–11 мг/100 г, снижение урожая льнопродукции составляет свыше 50%. В настоящее время наряду с механизмами детоксикации токсичного алюминия на кислых почвах установлены и генетические аспекты контроля алюмоустойчивости. Показано, что одним из наиболее значимых компонентов общей защитной реакции растений на различные стрессовые факторы являются антиоксидантные системы. Важная роль в системе антиоксидантной защиты принадлежит глутатионтрансферазам. С помощью методов высокопроизводительного секвенирования и количественной ПЦР выявлено изменение экспрессии генов и микроРНК у растений льна в ответ на токсическое действие ионов алюминия. С использованием контрастных по кислотоустойчивости генотипов данной культуры установлено увеличение экспрессии генов, кодирующих UDP-гликозилтрансферазы (UGT) и глутатион-S-трансферазы (GST) при алюмострессе. Увеличение экспрессии оказалось более выраженным у устойчивых к алюминию сортов льна, чем у чувствительных. Также выявлены отличия в изменении экспрессии miR390 и miR393 между устойчивыми и чувствительными генотипами при токсическом действии ионов алюминия. Понимание механизмов устойчивости позволяет ускорить создание адаптивных к эдафическому стрессу сортов льна и других культур, что важно для получения высоких и гарантированных урожаев сельскохозяйственной продукции.

Ключевые слова: фитотоксичность алюминия, глутатионтрансфераза, микроРНК.

Excessive soil acidity is one of the main factors causing significant losses in crop production. Using fiber flax, the effect of soil acidity on the yield and fiber quality of various samples representing the world gene pool of this crop is shown. The optimum acidity for fiber flax is within a narrow range – pH_{KCl} 5.3–5.6. On strongly acid soils (pH_{KCl} less than 4.5) with threshold values of the toxic aluminum (Al³⁺) content, 10–11 mg/100 g, a decrease in the flax yield is over 50%. Currently, along with the mechanisms of detoxification of toxic aluminum in acid soils, genetic aspects of aluminum resistance have also been determined. It is shown that one of the most significant components of the common defense response of plants to various stresses is their antioxidant systems. An important role in the antioxidant defense system belongs to glutathione transferases. Using high-throughput sequencing and quantitative PCR, a change in the expression of genes and microRNAs in flax plants was revealed in response to the toxic effect of aluminum ions. Using flax genotypes contrasting in acid resistance, an increase in the expression of genes encoding UDP-glycosyltransferases (UGT) and glutathione-S-transferases (GST) was established under aluminum stress. The increase in expression was more pronounced in aluminum-resistant flax cultivars than in sensitive ones. Also, the differences in the change of miR390 and miR393 expression between resistant and sensitive genotypes were revealed under the toxic effects of aluminum ions. Understanding the resistance mechanisms makes it possible to accelerate the development of flax and other crop cultivars adaptive to edaphic stress, which is important for obtaining high and guaranteed yields of agricultural products.

Key words: aluminum phytotoxicity, glutathione transferase, microRNA.

Введение

Лен-долгунец – важная прядильная культура Российской Федерации, имеющая стратегическое значение. Продукция из льна является источником сырья для текстильной, оборонной, строительной, лакокрасочной, фармацевтической и других отраслей промышленности. Вместе с тем в настоящее время льноводство находится в стадии кризиса. Ведущая роль в возрождении отрасли, наряду с экономическими факторами, принадлежит селекции, направленной на создание сортов льна с высокой потенциальной продуктивностью и экологической устойчивостью.

Исследования реакции различных культур на стрессовые факторы среды остаются в центре внимания ученых, что обусловлено прежде всего пестротой почв сельскохозяйственных и глобальным изменением климата (Gordeev, 2012). В этой связи чрезвычайно важным является установление механизма ответа растений на стрессовые факторы, что в свою очередь позволит выработать подходы к созданию адаптивных сортов.

По мнению академика А. А. Жученко, действие абиотических и биотических стрессоров – главная причина значительных различий между потенциальной и реализованной урожайностью сельскохозяйственных культур (Zhuchenko, 2001). В мире лишь 10% пашни свободны от действия стрессовых факторов. Даже в странах с наивысшим уровнем культуры земледелия урожайность многих сельскохозяйственных растений на 30–80% зависит от «капризов» погоды (Hasanuzzaman et al., 2012).

Избыточная кислотность почв – один из факторов снижения продуктивности растений

Кислотность почв является одной из основных причин низкой продуктивности многих культур, в том числе и льна. Кислые почвы в мире составляют до 50% от общей площади пашни (Kochian et al., 2015). Подкисление почв происходит из-за кислотных осадков, применения минеральных удобрений и другой хозяйственной деятельности человека (Guo et al., 2010; Lawrence et al., 2013; Goulding, 2016). В Российской Федерации повышенная кислотность почвы объясняется тем, что к 2000 году объем известкования сократился в 15–20 раз, по сравнению с началом 90-х годов XX века (Nebolsin, Sychev, 2000). Интенсивное подкисление почвенной среды отмечено и в последние 10 лет, когда практически полностью были прекращены работы по известкованию (Nekrasov et al., 2019). Неблагоприятные эдафические стрессоры служат причиной двух-трех и более кратных различий между потенциальной и реализованной урожайностью культур. На кислых почвах на 30–40% снижается эффективность использования минеральных удобрений. Из-за повышенной кислотности почв ежегодный недобор урожая только в Нечерноземной зоне в 2000–2004 годах составлял 8–10 млн тонн в пересчете на зерно (Shilnikov et al., 2006). В настоящее время ежегодные потери растениеводческой продукции из-за избыточной кислотности почв в России в пересчете на зерно составляют 16–18 млн тонн (Nekrasov et al., 2019). Наибольшая доля почв, требующих первоочередного известкования, выявлена в Центральном (54,9%) и Северо-Западном (40,6%) регионах России.

Льноводство Российской Федерации также в значительной степени страдает от избыточной кислотности почв. При потенциальной урожайности волокна современных отечественных сортов льна-долгунца от 20 до

25 ц/га, их средняя урожайность по стране составляет 9,2 ц/га, что в значительной мере обусловлено пестротой почв по уровню кислотности. Для льна-долгунца при возделывании его на дерновоподзолистой легко- и среднесуглинистой почве оптимальной кислотностью является слабокислая – $pH_{\text{ккл}} 5,3–5,6$ (Sorokina, Nechushkin, 2005). Однако в Российской Федерации площадь пашни со слабокислой реакцией составляет не более 20–30%.

Снижение урожайности сельскохозяйственных культур на сильнокислых почвах с pH ниже 5,0 вызвано окислением содержащих алюминий минералов почвы с образованием подвижных ионов, оказывающих токсическое действие на растения (Kinraide, 1991; Zeng, 2010). Фитотоксичность ионов алюминия является серьезной проблемой для возделывания сельскохозяйственных культур (Yakovleva, 2018). Токсическое действие ионов алюминия на растения проявляется в ингибировании корневого роста (Sampson et al., 1965; Klimashevsky, 1991), что снижает и замедляет рост всего растения (Avdonin, 1969; Foy, 1984; Chen et al., 2011). Доказано, что алюминий накапливается в ядрах и митохондриях, связывается с нуклеиновыми кислотами, нарушает синтез ДНК и белков (Klimashevsky, 1991). Деление клеток прекращается через 5–6 часов после обработки их солями алюминия (Sampson et al., 1965). В результате снижения митотической активности тормозится рост корневой системы.

Различают два типа механизмов устойчивости растений к ионной токсичности алюминия – экзо- и эндогенные. Экзогенные механизмы предотвращают поступление токсичных ионов в клетки растений, а эндогенные действуют внутри клеток (Klimashevsky et al., 1978; Taylor, 1988). Одним из механизмов защиты растений является связывание органическими кислотами ионов алюминия с образованием хелатов, что препятствует его проникновению в корни растений (Gill et al., 1974; Ma et al., 2001; Pukhal'skaya, 2005; Yang et al., 2013). В результате этого запускаются механизмы алюмотолерантности, которые включают детоксикацию вредных соединений, модификацию клеточной стенки и др. (Kochian et al., 2004; Zheng et al., 2005; Grevenstuk, Romano, 2013; Sade et al., 2016). Ионы алюминия индуцируют синтез и активность белков, изменяют мембранный потенциал и протонный ток, способствующий переносу питательных веществ (Bose et al., 2013; Zhang et al., 2017). Устойчивость к алюминию может рассматриваться как комплексный полигенный признак (Foy, 1996). В работах S. Kikui и L. Kochian с соавторами показано, что при повышенной кислотности почв индуцируются гены алюмоустойчивости, а их экспрессия у устойчивых генотипов выше, чем у чувствительных (Kikui et al., 2005; Kochian et al., 2015).

Молекулярные механизмы адаптации к стрессовым факторам

В последние десятилетия стремительно развиваются технологии молекулярно-генетических исследований, что важно для более полного понимания механизмов ответа растений на воздействие различных стрессоров (Poland, 2015). В 2012 г. был секвенирован геном льна (Wang et al., 2012). С обнаружением, выделением и секвенированием генов, отвечающих за важнейшие функции растительного организма, в том числе за продуктивность и устойчивость к воздействию неблагоприятных факторов среды, связывают появление новых возможностей для селекционного процесса (Zelepina, 2003). В настоящее время установлено, что в ответ на стресс-факторы в клетках микроорганизмов и эука-

риот начинают работать молекулярные механизмы, которые тесно взаимосвязаны между собой. Изменяется экспрессия определенных генов, синтезируются белки и ферменты с направленным защитно-адаптационным действием. Это свидетельствует о формировании клеточных сигнальных путей, инициирующих экспрессию стресс-регулируемых генов, образование отсутствовавших ранее ферментов, вследствие чего повышается устойчивость организма к стрессовым факторам различной природы.

Показано, что токсическое действие алюминия у растений проявляется в увеличении образования активных форм кислорода (АФК) и окислении липидов (Nahar et al., 2017; Zhao et al., 2017). Одним из существенных компонентов общей защитной реакции растений в ответ на образование АФК являются антиоксидантные системы (Kuznetsov, 2001; Hasanuzzaman et al., 2012). Значительная роль в системе антиоксидантной защиты и окислительно-восстановительной регуляции принадлежит восстановленному глутатиону и глутатион-зависимым ферментам (глутатионтрансфераза и глутаредоксин) (Kaliniņa et al., 2014). Сочетание антиоксидантных свойств и способности активировать транскрипцию генов, в том числе некоторых антиоксидантных ферментов, повышает устойчивость клеток к окислительному стрессу. Помимо детоксикации активных форм кислорода, глутатион действует как ко-фактор в различных биохимических реакциях, взаимодействует с гормонами, сигнальными молекулами, образует фитохелаты с тяжелыми металлами (Foyer, Noctor, 2005; Sharma, Dietz, 2006). Таким образом, он играет жизненно важную роль в детоксикации токсичных металлов (Srivalli, Khanna-Chopra, 2008).

Глутатион является важным антиоксидантом у растений, животных, грибов, некоторых бактерий и археобактерий. Он вырабатывается и в организме человека в ответ на загрязнение среды, различные инфекции, токсины и лекарственные препараты. Дефицит глутатиона отмечается при очень многих заболеваниях. Система глутатиона является основным защитником клеток от окислительного стресса, что может быть использовано в формировании новых подходов к лечению многих болезней человека (Promenasheva et al., 2014). В норме антиоксидантная система организма представлена различными ферментами и низкомолекулярными антиоксидантами. В случае сбоя этих систем развивается окислительный стресс, что приводит к патологическим процессам в организме. Глутатион-S-трансферазу часто используют как маркер окислительного стресса.

У растений глутатион повышает толерантность к различным абиотическим стрессам, включая солевой стресс, засуху, высокую и низкую температуры (Hasanuzzaman et al., 2017). Показано, что глутатионтрансферазы участвуют в ответе на стресс у арабидопсиса (Richard et al., 1998; Ezaki et al., 2004), кукурузы (Cancado et al., 2005; Jones et al., 2006), гороха (Panda, Matsumoto, 2010) и других культур. Глутатионтрансферазы являются ферментами детоксикации, которые катализируют конъюгацию глутатиона с электрофильными соединениями (Labrou et al., 2015).

Установлено, что многие биологические процессы в растениях, в том числе ответ на абиотические и биотические стресс-факторы, контролируют микроРНК (Jones-Rhoades et al., 2006; Panda et al., 2009; Koroban et al., 2016). МикроРНК обнаружены у разных эукариот. Впервые их обнаружили у нематод, позднее – у одноклеточных водорослей. По мере усложнения организмов увеличивается количество и гетерогенность пула микроРНК. Чем выше

организация субъекта, тем больше у него обнаруживается микроРНК. У растений микроРНК были обнаружены впервые у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. в 2002 году (Reinhart et al., 2002). МикроРНК вовлечены в большую часть биологических процессов (Axtell et al., 2011). В различных клетках и тканях имеются различные наборы микроРНК, одна микроРНК может подавлять образование сотен белков. МикроРНК выполняют важнейшие регуляторные функции в жизнедеятельности нормальных клеток. Нарушения в экспрессии и функционировании микроРНК обнаружены при многих заболеваниях человека, включая онкологические (Huang et al., 2013; Kisseljev, 2014). Регуляция экспрессии генов с помощью микроРНК показана в растениях в ответ на засуху, засоленность, дефицит или дисбаланс минеральных питательных веществ (Sunkar, 2010). МикроРНК являются частью сигнальных путей при реакции растений на металлотоксичность (Mendoza-Soto et al., 2015). Они также регулируют экспрессию генов у растений и ответ на алюминотоксический стресс (Lima et al., 2011; He et al., 2014). Для растений показано участие miR319, miR390 и miR393 в ответе на действие алюминия (Lima et al., 2011; Chen et al., 2012; Zeng et al., 2012; Mendoza-Soto et al., 2015).

В результате исследований, выполненных сотрудниками Института молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН (Москва), впервые у растений льна обнаружено изменение экспрессии генов, контролирующих синтез трансфераз и микроРНК в ответ на стресс от токсичных концентраций ионов алюминия. В исследованиях использовали методы высокопроизводительного секвенирования и количественной ПЦР (полимеразной цепной реакции). В качестве исходного материала при оценке экспрессии генов использовали контрастные по алюмоустойчивости образцы льна-долгунца (*Linum usitatissimum* L.): устойчивые к алюминиевому стрессу 'Hermes' (Франция), TMP1919 (Китай) и чувствительные 'Лира' и 'Оршанский 2' (Беларусь). При воздействии алюминия на растения льна как по данным высокопроизводительного секвенирования, так и количественной ПЦР наблюдали повышение экспрессии генов UDP-гликозилтрансфераз и глутатион-S-трансфераз. Наиболее значительно экспрессия повышалась после 4 часов воздействия алюминия, при этом у устойчивых к алюминию сортов льна повышение было значительно выше, чем у чувствительных. Сделано предположение о том, что UDP-гликозилтрансферазы и глутатион-S-трансферазы вовлечены в ответ льна на данный стресс, а вероятными механизмами устойчивости льна к алюминию являются детоксикация активных форм кислорода и модификация клеточной стенки вследствие повышения экспрессии генов, кодирующих UGT и GST (Dmitriev et al., 2016). При исследовании сортов и линий льна, устойчивых (TMP1919 и л. Г1071/4-1) и чувствительных ('Лира' и л. Г1071/4-2) к алюминию, выявлены закономерности в изменении экспрессии генов семейств miR319, miR390 и miR393. Экспрессия miR319 изменялась сходным образом у устойчивых и чувствительных генотипов: после 4 часов воздействия алюминия на растения льна экспрессия повышалась, а после 24 часов воздействия значительно снижалась. Для miR390 и miR393 обнаружены различия в изменении экспрессии между устойчивыми и чувствительными к действию алюминия генотипами: после 4 часов воздействия алюминия наблюдали повышение экспрессии у устойчивых и снижение экспрессии у чувствительных генотипов, а после 24 часов воздействия алюминия выявили сохранение уровня miR390 и miR393 у устойчивых и его изменение у чувствительных генотипов. У льна

возможными мишенями для miR319 являются гены, кодирующие транскрипционные факторы TCP, контролирующие рост и развитие растений (Palatnik et al., 2003; Nag et al., 2009; Schommer et al., 2014); для miR390 – гены фактора регуляции роста GRF5 (Omidbakhshfard et al., 2015) и TAS3-транскрипт, также задействованный в регуляции роста (Allen et al., 2005; Adenot et al., 2006; Axtell et al., 2006; Fahlgren et al., 2006; Montgomery et al., 2008); для miR393 – гены, кодирующие белки семейства AFB2, участвующие в сигналинге ауксинов (Navarro et al., 2006; Mockaitis, Estelle, 2008; Wojcik, Gaj, 2016). Сделано предположение, что miR319, miR390 и miR393 играют важную роль в ответе растений льна на стресс от воздействия алюминия посредством регуляции процессов роста и развития растений льна (Melnikova et al., 2016; Dmitriev et al., 2017). Таким образом, микроРНК играют большую роль в реакции растений льна на алюмостресс. Использование регуляторных функций изменения экспрессии микроРНК при стрессе следует рассматривать как важный инструмент для генетического улучшения стрессоустойчивости льна и других культур.

Возможности преодоления отрицательного влияния кислотности почв на урожайность и качество сельхозпродукции

Важным направлением исследований является выявление генотипов льна, обладающих устойчивостью к алюминию. В результате исследований, выполненных во ВНИИ льна (г. Торжок), определена реакция 287 образцов мирового генофонда вида *L. usitatissimum* L. на низкие значения pH почвы на основе оценки совокупности морфологических, анатомических и технологических показателей, определяющих продуктивность и качество льноволокна (Kishlyan et al., 2008; Kishlyan, Rozhmina, 2010). Установлено, что снижение продуктивности растений льна на сильнокислом фоне ($pH_{\text{ккл}} < 4,5$) определяется главным образом содержанием подвижного алюминия в почве. При значениях токсичного алюминия 10–11 мг/100 г снижение параметров продуктивности у образцов прядильного и масличного льна, в сравнении с контролем, составило: по высоте растений – 28 и 25 %, массе волокна – 59 и 54 %, количеству семян с растения – 75 и 70% соответственно. Показано существенное отрицательное влияние низких значений pH почвы на признаки, определяющие качество льноволокна: уменьшение длины элементарных волокон на 19,5%, мыклости стебля (отношения технической длины стебля к его диаметру; с увеличением этого показателя повышаются выход и качество волокна) – на 30%, увеличение одревеснения элементарных волокон до 35 % и снижение номера длинного волокна на 2,5–3,5 сортономера. На основе данных исследований были выявлены источники устойчивости льна к сильнокислой pH почвы. Агрономическую устойчивость, выраженную в процентах, определяли как отношение параметров продуктивности и качества волокна на стрессовом (сильнокислом) фоне к оптимальному (слабокислому), (Udovenko, 1995). Установлена средняя корреляция ($r = 0,63–0,68$) между полевой устойчивостью к сильнокислой pH почвы и лабораторной устойчивостью к токсичным концентрациям ионов алюминия – 78–89 мг/л, или 700–800 мг/л $AlCl_3 \cdot xH_2O$. В качестве источников устойчивости к сильнокислой реакции почвы ($pH_{\text{ккл}} < 4,5$) предложены следующие коллекционные образцы льна-долгунца: к-8288*¹ 'Hermes' (Фран-

ция), 5326**² 'AP-7' (Россия), к-8266* линия Сальдо × Могилевский (Россия), 6871** TMP 1919 (Китай), к-7257* Д-1444-66 (Украина), в том числе кряжевые и староместные формы к-1039* Глазовский кряж, к-6595* Ярославский местный, к-5639* L. Prince (Сев. Ирландия), к-6276* L. Sussex (Сев. Ирландия).

Экологическая устойчивость растений к повышенной кислотности позволяет не только обеспечить сохранение урожая и качество продукции, но сократить расходы на мелиорацию. Таким образом, для решения обозначенной проблемы необходимо шире использовать в селекционных программах мировое разнообразие зародышевой плазмы различных сельскохозяйственных культур. Наряду с использованием сортов с повышенной алюмоустойчивостью, в мире разработаны различные агроприемы, позволяющие снизить токсичное действие на растения ионов алюминия. Установлено, что, несмотря на то, что на кислых почвах значительно снижена деятельность полезной микрофлоры, в ней содержатся штаммы алюмотолерантных микроорганизмов, которые выделяют в прикорневую зону метаболиты, способные образовывать малорастворимые комплексные соединения с алюминием (Amosova et al., 2007). Усиление микробиологической активности таких почв за счет бактериализации посевных семян алюмотолерантными микроорганизмами – один из приемов повышения урожая (Ponomareva et al., 2010).

Из представленного обзора следует, что в процессе эволюции выработались определенные способы адаптации в ответ на стрессовые факторы со сходными механизмами их действия у человека, животных и растений. Использование традиционных научных подходов и современных методов молекулярной биологии позволяет понять механизм устойчивости льна и других культур к эдафическому стрессу и тем самым обеспечить эффективность селекционной работы, направленной на решение важнейшей задачи – создания высокопродуктивных сортов, адаптивных к неблагоприятным абиотическим факторам среды.

Обобщение данных выполнено в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0662-2019-0001 «Коллекция масличных и прядильных культур ВИР: поддержание, изучение, расширение генетического разнообразия»; полевые эксперименты выполнены при финансовой поддержке Минобрнауки ГЗ № 075-00853-19-00 (Госзадание ФГБНУ ФНЦ ЛК); анализ изменений экспрессии мРНК и миРНК льна при воздействии алюминия выполнен при финансовой поддержке Российского научного фонда (грант 16-16-00114).

Data synthesis was performed within the framework of the State Task according to the theme plan of VIR, Project No. 0662-2019-0001 "The collection of oil and fiber crops at VIR: maintenance, study, and genetic diversity expansion"; the field experiments were performed under the financial support of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation under State Task No. 075-00853-19-00 (a state assignment for the Federal Research Center for Bast Fiber Crops); analysis of expression alterations of mRNA and miRNA under aluminum exposure was financially supported by the Russian Science Foundation (Grant 16-16-00114).

1 * – номера каталогов ВИР

2 ** – номера каталогов ВНИИЛ

References/Литература

- Adenot X., Elmayan T., Lauressergues D., Boutet S., Bouché N., Gasciolli V. et al. DRB4-dependent TAS3 trans-acting siRNAs control leaf morphology through AGO7. *Current Biology*. 2006;16(9):927-932. DOI: 10.1016/j.cub.2006.03.035
- Allen E., Xie Z., Gustafson A.M., Carrington J.C. microRNA-directed phasing during trans-acting siRNA biogenesis in plants. *Cell*. 2005;121(2):207-221. DOI: 10.1016/j.cell.2005.04.004
- Amosova N.V., Nikolaeva O.N., Synzynyns B.I. Mechanisms of aluminum tolerance in cultivated plants (review). *Agricultural Biology*. 2007;42(1):36-42. [in Russian] (Амосова Н.В., Николаева О.Н., Сынзыныс Б.И. Механизмы толерантности у культурных растений. *Сельскохозяйственная биология*. 2007;42(1):36-42).
- Avdonin N.S. Increasing fertility of acidic soils (Povysheniye plodorodiya kisllykh pochv). Moscow: Kolos; 1969. [in Russian] (Авдонин Н.С. Повышение плодородия кислых почв. Москва: Колос; 1969).
- Axtell M.J., Jan C., Rajagopalan R., Bartel D.P. A two-hit trigger for siRNA biogenesis in plants. *Cell*. 2006;127(3):565-577. DOI: 10.1016/j.cell.2006.09.032
- Axtell M.J., Westholm J.O., Lai E.C. Vive la différence: Biogenesis and evolution of microRNAs in plants and animals. *Genome Biology*. 2011;12(4):221. DOI: 10.1186/gb-2011-12-4-221
- 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 and Cell Physiology*. 2013;54(7):1093-1104. DOI: 10.1093/pcp/pct064
- Cançado G.M.A., De Rosa Jr. V.E., Fernandez J.H., Maron L.G., Jorge R.A., Menossi M. Glutathione S-transferase and aluminum toxicity in maize. *Functional Plant Biology*. 2005;32(11):1045-1055. DOI: 10.1071/fp05158
- Chen L., Wang T., Zhao M., Tian Q., Zhang W.H. Identification of aluminum-responsive microRNAs in *Medicago truncatula* by genome-wide high-throughput sequencing. *Planta*. 2012;235(2):375-386. DOI: 10.1007/s00425-011-1514-9
- Chen Q., Zhang X.D., Wang S.S., Wang Q.F., Wang G.Q., Nian H.J. et al. Transcriptional and physiological changes of alfalfa in response to aluminium stress. *The Journal of Agricultural Science*. 2011;149(6):737-751. DOI: 10.1017/S0021859611000256
- Dmitriev A.A., Krasnov G.S., Rozhmina T.A., Kishlyan N.V., Zyablitsin A.V., Sadritdinova A.F. et al. Glutathione S-transferases and UDP-glycosyltransferases are involved in response to aluminum stress in flax. *Frontiers in Plant Science*. 2016; 7:1920. DOI: 10.3389/fpls.2016.01920
- Dmitriev A.A., Kudryavtseva A.V., Bolsheva N.L., Zyablitsin A.V., Rozhmina T.A., Kishlyan N.V. et al. MiR319, miR390, and miR393 are involved in aluminum response in flax (*Linum usitatissimum* L.). *BioMed Research International*. 2017;2017:4975146. DOI: 10.1155/2017/4975146
- Ezaki B., Gardner R.C., Ezaki Y., Matsumoto H. Expression of aluminum-induced genes in transgenic *Arabidopsis* plants can ameliorate aluminum stress and/or oxidative stress. *Plant Physiology* 2000;122(3):657-665. DOI: 10.1104/pp.122.3.657
- Fahlgren N., Montgomery T.A., Howell M.D., Allen E., Dvorak S.K., Alexander A.L. et al. Regulation of *AUXIN RESPONSE FACTOR 3* by TAS3 ta-siRNA affects developmental timing and patterning in *Arabidopsis*. *Current Biology*. 2006;16(9):939-944. DOI: 10.1016/j.cub.2006.03.065
- Foy C.D. Physiological effects of hydrogen, aluminum, and manganese toxicities in acid soil. In: F. Adams (ed.). *Soil acidity and liming*. Madison, Wisconsin: American Society of Agronomy; 1984. p.57-97.
- Foy C.D. Tolerance of barley cultivars to an acid, aluminum-toxic subsoil related to mineral element concentration in their shoots. *Journal of Plant Nutrition*. 1996;19(10-11):1361-1380. DOI: 10.1080/01904169609365205
- Foyer C.H., Noctor G. Redox homeostasis and antioxidant signaling: A metabolic interface between stress perception and physiological responses. *The Plant Cell*. 2005;17(7):1866-1875. DOI: 10.1105/tpc.105.033589
- Gill G.W., Frost J.K., Miller K.A. A new formula for a half-oxidized hematoxylin solution that neither overstains nor requires differentiation. *Acta Cytologica*. 1974;18(4):300-311.
- Gordeev A.V. (ed.) Bioclimatic potential of Russia: productivity and rational placement of agricultural crops in the conditions of climate change (Bioklimaticheskiy potentsial Rossii: produktivnost i rationallye razmeshcheniye selskokhozyaystvennykh kultur v usloviyakh izmeneniya klimata). Moscow: Ministry of Agriculture of the Russian Federation; 2012. [in Russian] (Биоклиматический потенциал России: продуктивность и рациональное размещение сельскохозяйственных культур в условиях изменения климата / под ред. А.В. Гордеева. Москва: МСХ РФ; 2012).
- Goulding K.W.T. Soil acidification and the importance of liming agricultural soils with particular reference to the United Kingdom. *Soil Use and Management*. 2016;32(3):390-399. DOI: 10.1111/sum.12270
- Grevenstuck T., Romano A. Aluminium speciation and internal detoxification mechanisms in plants: where do we stand? *Metallomics*. 2013;5(12):1584-1594. DOI: 10.1039/c3mt00232b
- Guo J.H., Liu X.J., Zhang Y., Shen J.L., Han W.X., Zhang W.F. et al. Significant acidification in major Chinese croplands. *Science*. 2010;327(5968):1008-1010. DOI: 10.1126/science.1182570
- Hasanuzzaman M., Hossain M.A., da Silva J.A.T., Fujita M. Plant response and tolerance to abiotic oxidative stress: Antioxidant defense is a key factor. In: B. Venkateswarlu., A.K. Shanker, C. Shanker, M. Maheswari (eds). *Crop Stress and Its Management: Perspectives and Strategies*. Dordrecht: Springer; 2012. pp.261-315.
- Hasanuzzaman M., Nahar K., Anee T.I., Fujita M. Glutathione in plants: biosynthesis and physiological role in environmental stress tolerance. *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 2017;23(2):249-268. DOI: 10.1007/s12298-017-0422-2
- He H., He L., Gu M. Role of microRNAs in aluminum stress in plants. *Plant Cell Reports*. 2014;33(6):831-836. DOI: 10.1007/s00299-014-1565-z
- Huang Y., Wang J.P., Yu X.L., Wang Z.V., Xu T.S., Cheng X.C. Non-coding RNAs and diseases. *Molecular Biology*. 2013;47(4):531-544. [in Russian] (Huang Y., Wang J.P., Yu X.L., Wang Z.V., Xu T.S., Cheng X.C. Некодирующие РНК и болезни. *Молекулярная биология*. 2013;47(4):531-544). DOI: 10.7868/S0026898413040174
- Jones D.L., Blancaflor E.B., Kochian L.V., Gilroy S. Spatial coordination of aluminium uptake, production of reactive oxygen species, callose production and wall rigidification in maize roots. *Plant, Cell and Environment*. 2006;29(7):1309-1318. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2006.01509.x

- Jones-Rhoades M.W., Bartel D.P., Bartel B. MicroRNAs and their regulatory roles in plants. *Annual Review of Plant Biology*. 2006;57:19-53. DOI: 10.1146/annurev.arplant.57.032905.105218
- Kalinina E.V., Chernov N.N., Novichkova M.D. The role of glutathione, glutathionetransferase and glutaredoxin in the regulation of redox-dependent processes. (Rol glutationa, glutationtransferazy i glutaredoksina v regulyatsii redoks-zavisimykh protsessov). *Uspekhi biologicheskoy khimii = Advances in Biological Chemistry*. 2014;54:299-348. [in Russian] (Калинина Е.В., Чернов Н.Н., Новичкова М.Д. Роль глутатиона, глутатионтрансферазы и глутаредоксина в регуляции редокс-зависимых процессов. *Успехи биологической химии*. 2014;54:299-348).
- Kikui S., Sasaki T., Maekawa M., Miya A., Hirochika H., Matsumoto H. et al. Physiological and genetic analyses of aluminum tolerance in rice, focusing on root growth during germination. *Journal of Inorganic Biochemistry*. 2005;99(9):1837-1844. DOI: org/10.1016/j.jinorgbio.2005.06.031
- Kinraide T.B. Identity of the rhizotoxic aluminium species. *Plant and Soil*. 1991;134(1):167-178. DOI: 10.1007/bf00010729
- Kishlyan N.V., Rozhmina T.A. Investigation of flax (*Linum usitatissimum* L.) gene pool on resistance to soil acidity. *Agricultural Biology*. 2010;1:96-103. [in Russian]. (Кишлян Н.В., Рожмина Т.А. Оценка генофонда льна культурного (*Linum usitatissimum* L.) по кислотоустойчивости. *Сельскохозяйственная биология*. 2010;1:96-103).
- Kishlyan N.V., Rozhmina T.A., Nikitinskaya T.V., Titok V.V. Influence of soil acidity on productivity and fiber quality of fiber flax accessions (Vliyaniye kislotnosti pochvy na produktivnost i kachestvo volokna obraztsov lna-dolguntsa). In: I.A. Golub (ed.). *Flax Growing: Realities and Prospects (Lnovodstvo: realii i perspektivy)*. *Proceedings of the International Scientific and Practical Conference (Ustye Village, Orsha District, Vitebsk Province, June 25-28, 2008)*. Moglev, Belarus; 2008. p.131-140. [in Russian] (Кишлян Н.В., Рожмина Т.А., Никитинская Т.В., Титок В.В. Влияние кислотности почвы на продуктивность и качество волокна образцов льна-долгунца. В кн.: *Льноводство: реалии и перспективы. Материалы международной научно-практической конференции (д. Устье Оршанского района Витебской области, 26 – 28 июня 2008 г.)* / под ред. И.А. Голуба. Р. Беларусь, Могилев; 2008. С.131-140).
- Kissel'ov F.L. MicroRNAs and cancer. *Molecular Biology*. 2014;48(2):232-242. [in Russian] (Киселев Ф.Л. МикроРНК и рак. *Молекулярная биология*. 2014;48(2):232-242). DOI: 10.7868/S0026898414020086
- Klimashevsky E.L. Genetic aspect of mineral nutrition of plants. (Geneticheskiy aspekt mineralnogo pitaniya rasteniy). Moscow: Agropromizdat; 1991. [in Russian] (Климашевский Э.Л. Генетический аспект минерального питания растений. Москва: Агропромиздат; 1991).
- Klimashevsky E.L., Markova Yu.A., Sabirova R.N. About the nature of the genotypic specificity of plant resistance to aluminum (O prirode genotipicheskoy spetsifiki ustoychivosti rasteniy k alyuminiyu). *Doklady VASKhNIL = Reports of VASKhNIL*. 1978;8:2-5. [in Russian] (Климашевский Э.Л., Маркова Ю.А., Сабирова Р.Н. О природе генотипической специфики устойчивости растений к алюминию. *Доклады ВАСХНИЛ*. 1978;8:2-5).
- Kochian L.V., Hoekenga O.A., Piñeros M.A. How do crop plants tolerate acid soils? Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorous efficiency. *Annual Review of Plant Biology* 2004;55(1):459-493. DOI: 10.1146/annurev.arplant.55.031903.141655
- Kochian L.V., Piñeros M.A., Liu J., Magalhaes J.V. Plant adaptation to acid soils: the molecular basis for crop aluminum resistance. *Annual Review of Plant Biology* 2015; 66(1):571-598. DOI: 10.1146/annurev-arplant-043014-114822
- Koroban N.V., Kudryavtseva A.V., Krasnov G.S., Sadritdinova A.F., Fedorova M.S., Snezhkina A.V. et al. The role of microRNA in abiotic stress response in plants. *Molecular Biology*. 2016;50(3):387-394. [in Russian] (Коробан Н.В., Кудрявцева А.В., Краснов Г.С., Садритдинова А.Ф., Федорова М.С., Снежкина А.В., и др. Роль микроРНК в ответе на абиотический стресс у растений. *Молекулярная биология*. 2016;50(3):387-394). DOI: 10.7868/S0026898416020105
- Kuznetsov V.V. General resistance systems and transduction of a stressor signal during plant adaptation to abiotic factors (Obshchiye sistemy ustoychivosti i transduktsiya stressornogo signala pri adaptatsii rasteniy k abioticheskim faktoram. *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta = Bulletin of Nizhny Novgorod University*. 2001;16:65-69. [in Russian] (Кузнецов В.В. Общие системы устойчивости и трансдукция стрессорного сигнала при адаптации растений к абиотическим факторам. *Вестник Нижегородского университета*. 2001;16:65-69).
- Labrou N.E., Papageorgiou A.C., Pavli O., Flemetakis E. Plant GSTome: structure and functional role in xenome network and plant stress response. *Current Opinion in Biotechnology*. 2015;32:186-194. DOI: 10.1016/j.copbio.2014.12.024
- Lawrence G.B., Fernandez I.J., Richter D.D., Ross D.S., Hazlett P.W., Bailey S.W. et al. Measuring environmental change in forest ecosystems by repeated soil sampling: a North American perspective. *Journal of Environmental Quality*. 2013;42(3):623-639. DOI: 10.2134/jeq2012.0378
- Lima J.C., Arenhart R.A., Margis-Pinheiro M., Margis R. Aluminum triggers broad changes in microRNA expression in rice roots. *Genetics and Molecular Research*. 2011;10(4):2817-2832. DOI: 10.4238/2011.November.10.4
- Ma J.F., Ryan P.R., Delhaize E. Aluminum tolerance in plants and the complexing role of organic acids. *Trends in Plant Science*. 2001;6(6):273-278. DOI: org/10.1016/S1360-1385(01)01961-6
- Melnikova N.V., Kudryavtseva A.V., Bolsheva N.L., Speranskaya A.S., Krinitsina A.A., Rozhmina T.A. et al. High-throughput sequencing methods for molecular evaluation of response of flax genotypes to stressful environmental factors. *Agrarian Reporter of South-East*. 2016;1-2:63-64. [in Russian]. (Мельникова Н.В., Кудрявцева А.В., Большева Н.Л., Сперанская А.С., Криницина А.А., Рожмина Т.А. и др. Высокопроизводительные методы секвенирования для молекулярной оценки реакции генотипов льна на стрессовые факторы среды. *Аграрный вестник Юго-Востока*. 2016;1-2:63-64).
- Mendoza-Soto A.B, Naya L., Leija A., Hernández G. Responses of symbiotic nitrogen-fixing common bean to aluminum toxicity and delineation of nodule responsive microRNAs. *Frontiers in Plant Science*. 2015;6:587. DOI: org/10.3389/fpls.2015.00587
- Mockaitis K., Estelle M. Auxin receptors and plant development: a new signaling paradigm. *Annual Review*

- of Cell and Developmental Biology* 2008;24(1):55-80. DOI: org/10.1146/annurev.cellbio.23.090506.123214
- Montgomery T.A., Howell M.D., Cuperus J.T., Li D., Hansen J.E., Alexander A.L. et al. Specificity of ARGONAUTE7-miR390 interaction and dual functionality in TAS3 trans-acting siRNA formation. *Cell*. 2008;133(1):128-141. DOI: 10.1016/j.cell.2008.02.033
- Nag A., King S., Jack T. miR319a targeting of *TCP4* is critical for petal growth and development in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2009;106(52):22534-22539. DOI: org/10.1073/pnas.0908718106
- Nahar K., Hasanuzzaman M., Suzuki T., Fujita M. Polyamines-induced aluminum tolerance in mung bean: A study on antioxidant defense and methylglyoxal detoxification systems. *Ecotoxicology*. 2017;26(1):58-73. DOI: 10.1007/s10646-016-1740-9
- Navarro L., Dunoyer P., Jay F., Arnold B., Dharmasiri N., Estelle M. et al. A plant miRNA contributes to antibacterial resistance by repressing auxin signaling. *Science*. 2006;312(5772):436-439. DOI: 10.1126/science.1126088
- Nebolsin A.N., Sychev V.G. Ecological and economic bases and recommendations for liming adapted to specific soil conditions. (Ekologo-ekonomicheskkiye osnovy i rekomendatsii po izvestkovaniyu, adaptirovannyye k konkretnym pochvennym usloviyam). Moscow; St. Petersburg: TsINAO; 2000. [in Russian]. (Небольсин А.Н., Сычев В.Г. Эколого-экономические основы и рекомендации по известкованию, адаптированные к конкретным почвенным условиям. Москва; Санкт-Петербург: ЦИНАО; 2000).
- Nekrasov R.V., Ovcharenko M.M., Akanova N.I. Agroecological foundation of chemical amelioration of soils. Amelioration of Soils. *Zemledelie*. 2019;4:3-7. [in Russian]. (Некрасов Р.В., Овчаренко М.М., Аканова Н.И. Агроэкологические основы химической мелиорации почв. *Земледелие*. 2019;4:3-7). DOI: 10.24411/0044-3913-201910401
- Omidbakhshfarid M.A., Proost S., Fujikura U., Mueller-Roeber B. Growth-regulating factors (GRFs): A small transcription factor family with important functions in plant biology. *Molecular Plant*. 2015;8(7):998-1010. DOI: 10.1016/j.molp.2015.01.013
- Palatnik J.F., Allen E., Wu X., Schommer C., Schwab R., Carrington J.C. et al. Control of leaf morphogenesis by microRNAs. *Nature*. 2003;425(6955):257-263. DOI: 10.1038/nature01958
- Panda S.K., Baluška F., Matsumoto H. Aluminum stress signaling in plants. *Plant Signaling and Behavior*. 2009;4(7):592-597. DOI: org/10.4161/psb.4.7.8903
- Panda S.K., Matsumoto H. Changes in antioxidant gene expression and induction of oxidative stress in pea (*Pisum sativum* L.) under Al stress. *BioMetals*. 2010;23(4):753-762. DOI: 10.1007/s10534-010-9342-0
- Poland J. Breeding-assisted genomics. *Current Opinion in Plant Biology*. 2015;24:119-124. DOI: 10.1016/j.pbi.2015.02.009
- Ponomareva L.V., Drichko V.F., Tsvetkova N.P., Kudryavtsev D.V. Content of mobile aluminum and soil acidity on the background of cultivation of aluminum-tolerant bacteria for the purpose of rising of plants resistance. *Agricultural Biology*. 2010;45(1):104-109. [in Russian]. (Пономарева Л.В., Дричко В.Ф., Цветкова Н.П., Кудрявцев Д.В. Содержание подвижного алюминия и кислотность почвы на фоне бактериализации алюмотолерантными штаммами как приема повышения устойчивости растений. *Сельскохозяйственная биология*. 2010;45(1):104-109).
- Promenasheva T.E., Kolesnichenko L.S., Kozlova N.M. Role of oxidative stress and glutathione system in the pathogenesis of nonalcoholic fatty liver disease. *Acta Biomedica Scientifica (East Siberian Biomedical Journal)*. 2014;(5):80-83. [in Russian]. (Променашева Т.Е., Колесниченко Л.С., Козлова Н.М. Роль оксидативного стресса и системы глутатиона в патогенезе неалкогольной жировой печени. *Бюллетень Восточно-Сибирского Научного Центра СО РАМН*. 2014;(5):80-83).
- Pukhal'skaya N.V. Debatable problems of aluminum toxicity. *Agrokimiya = Agrochemistry*. 2005;8:70-82. [in Russian]. (Пухальская Н.В. Проблемные вопросы алюминиевой токсичности. *Агрохимия*. 2005;8:70-82).
- Reinhart B.J., Weinstein E.G., Rhoades M.W., Bartel B., Bartel D.P. MicroRNAs in plants. *Genes and Development*. 2002;16(13):1616-1626. DOI: 10.1101/gad.1004402
- Richard K.D., Schott E.J., Sharma Y.K., Davis K.R., Gardner R.C. Aluminum induces oxidative stress genes in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology*. 1998;116(1):409-418. DOI: 10.1104/pp.116.1.409
- Sade H., Meriga B., Surapu V., Gadi J., Sunita M.S., Suravajhala P. et al. Toxicity and tolerance of aluminum in plants: tailoring plants to suit to acid soils. *BioMetals*. 2016;29:187-210. DOI: 10.1007/s10534-016-9910-z
- Sampson M., Clarkson D.T., Davies D. DNA synthesis in aluminum treated roots of barley. *Science*. 1965;148:1476-1472.
- Schommer C., Debernardi J.M., Bresso E.G., Rodriguez R.E., Palatnik J.F. Repression of cell proliferation by miR319-regulated *TCP4*. *Molecular Plant*. 2014;7(10):1533-1544. DOI: 10.1093/mp/ssu084
- Sharma S.S., Dietz K.J. The significance of amino acids and amino acid-derived molecules in plant responses and adaptation to heavy metal stress. *Journal of Experimental Botany*. 2006;57(4):711-726. DOI: 10.1093/jxb/erj073
- Shilnikov I.A., Ermolaev S.A., Akanova N.I. Calcium balance and dynamics of acidity of arable soils under liming conditions. (Balans kaltsiya i dinamika kislotnosti pakhotnykh pochv v usloviyakh izvestkovaniya). Moscow; 2006. [in Russian]. (Шильников И.А., Ермолаев С.А., Аканова Н.И. Баланс кальция и динамика кислотности пахотных почв в условиях известкования. Москва; 2006).
- Sorokina O.Yu., Nechushkin S.M. Role of calcium and magnesium cations and soil acidity in the yielding capacity of fiber flax. *Agrokimiya = Agrochemistry*. 2005;10:13-17. [in Russian] (Сорокина О.Ю., Нечушкин С.М. Роль катионов кальция, магния и кислотности почвы в продуктивности льна-долгунца. *Агрохимия*. 2005;10:13-17).
- Srivalli S., Khanna-Chopra R. Role of glutathione in abiotic stress tolerance. In: N.A. Khan, S. Singh, S. Umar (eds). *Sulfur Assimilation and Abiotic Stress in Plants*. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag; 2008. p.207-225. DOI: 10.1007/978-3-540-76326-0
- Sunkar R. MicroRNAs with macro-effects on plant stress responses. *Seminars in Cell and Developmental Biology*. 2010;21(8):805-811. DOI: 10.1016/j.semcdb.2010.04.001
- Taylor G.J. The physiology of aluminum tolerance in higher plants. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*. 1988;19(7-12):1179-1194.
- Udovenko G.V. Physiological basis of plant breeding (Fiziologicheskkiye osnovy selektsii rasteniy). In: G.V. Udovenko, V.S. Shevelukha (eds). *Theoretical Basis of Plant Breeding. Vol. 2. Pt 2*. St. Petersburg: VIR; 1995. [in Russian]. (Удовенко Г.В. Физиологические

- основы селекции растений. В кн.: *Теоретические основы селекции*. Т. 2. Ч. 2 / под ред. Г.В. Удовенко, В.С. Шевелухи. Санкт-Петербург: ВИР; 1995).
- Wang Z., Hobson N., Galindo L., Zhu S., Shi D., McDill J. et al. The genome of flax (*Linum usitatissimum*) assembled *de novo* from short shotgun sequence reads. *The Plant Journal*. 2012;72(3):461-473. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2012.05093.x
- Wojcik A.M., Gaj M.D. miR393 contributes to the embryogenic transition induced in vitro in *Arabidopsis* via the modification of the tissue sensitivity to auxin treatment. *Planta*. 2016;244(1):231-243. DOI: org/10.1007/s00425-016-2505-7
- Yakovleva O.V. Phytotoxicity of aluminum ions. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2018;179(3):315-331. [in Russian]. (Яковлева О.В. Фитотоксичность ионов алюминия. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2018;179(3):315-331). DOI: 10.30901/2227-8834-2018-3-315-331
- Yang L.T., Qi Y.P., Jiang H.X., Chen L.S. Roles of organic acid anion secretion in aluminium tolerance of higher plants. *BioMed Research International*. 2013;2013:173682. DOI: 10.1155/2013/173682
- Zelenin A.V. Plant genome (Genom rasteniy). *Vestnik Rossiyskoy akademii nauk = Bulletin of the Russian Academy of Sciences*. 2003;73(9):797-806. [in Russian] (Зеленин А.В. Геном растений. *Вестник Российской академии наук*. 2003;73(9):797-806).
- Zeng Q.Y., Yang C.Y., Ma Q.B., Li X.P., Dong W.W., Nian H. Identification of wild soybean miRNAs and their target genes responsive to aluminum stress. *BMC Plant Biology*. 2012;12:182. DOI: 10.1186/1471-2229-12-182
- Zhang J., Wei J., Li D., Kong X., Rengel Z., Chen L. et al. The role of the plasma membrane H⁺-ATPase in plant responses to aluminum toxicity. *Frontiers in Plant Science*. 2017;8:1757. DOI: 10.3389/fpls.2017.01757
- Zhao X., Chen Q., Wang Y., Shen Z., Shen W., Xu X. Hydrogen-rich water induces aluminum tolerance in maize seedlings by enhancing antioxidant capacities and nutrient homeostasis. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2017;144:369-379. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2017.06.045
- Zheng S.J. Crop production on acidic soils: overcoming aluminium toxicity and phosphorus deficiency. *Annals of Botany*, 2010;106(1):183-184. DOI: 10.1093/aob/mcq134
- Zheng S.J., Yang J.L., He Y.F., Yu X.H., Zhang L., You J.F. et al. Immobilization of aluminum with phosphorus in roots is associated with high aluminum resistance in buckwheat. *Plant Physiology*. 2005;138(1):297-303. DOI: 10.1104/pp.105.059667
- Zhuchenko A.A. Adaptive system of plant breeding (ecogenetic fundamentals). Vol. 2 (Adaptivnaya sistema selektsii rasteniy [ekologo-geneticheskiye osnovy]. Т. 2). Moscow: RUDN; 2001. [in Russian] (Жученко А.А. Адаптивная система селекции растений (эколого-генетические основы). Т. 2. Москва: РУДН; 2001.

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Кишлян Н.В., Мельникова Н.В., Рожмина Т.А. Механизмы адаптации льна-долгунца к повышенной кислотности почвы (обзор). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2020;181(4):205-212. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-205-212

Kishlyan N.V., Melnikova N.V., Rozhmina T.A. The mechanisms of fiber flax adaptation to high soil acidity (a review). *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2020;181(4):205-212. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-205-212

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2020-4-205-212>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Kishlyan N.V. <https://orcid.org/0000-0003-4454-6948>

Melnikova N.V. <https://orcid.org/0000-0001-8083-3018>

Rozhmina T.A. <https://orcid.org/0000-0002-8204-7341>