

ОБЗОР

УДК 57.044

**АДАПТАЦИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА РАСТЕНИЙ
К СОЛЕВОМУ СТРЕССУ**^{1,2}Рахматуллина Н.Ш., ¹Насриддинова П.М.,¹Акиншина Н.Г., ¹Азизов А.А., ¹Мирходжаев У.З.¹*Национальный университет Узбекистана имени Мирзо Улугбека, Ташкент,
e-mail: rakhmatullina.nigina@mail.ru;*²*Центр передовых технологий при Министерстве инновационного развития
Республики Узбекистан, Ташкент*

Фотосинтезирующие организмы при длительном воздействии неблагоприятных условий окружающей среды испытывают задержку в росте и развитии. Засоление оказывает негативное влияние на основные процессы жизнедеятельности растений, такие как синтез белков, фотосинтез, энергетический и липидный обмен. В ответ на солевой стресс у растений формируются определенные физиологические и биохимические механизмы адаптации. Ранние сигналы, запускающие реакцию на солевой стресс, включают избыток Na^+ , изменение уровня внутриклеточного Ca^{2+} и накопление активных форм кислорода. При солевом стрессе избыток Na^+ воспринимается быстро и запускает последующие реакции на натриевый стресс. Засоление среды приводит к обезвоживанию клеток, что вызывает осмотический стресс и удаление воды из цитоплазмы, что приводит к снижению цитозольного и вакуолярного объемов. Солевой стресс часто создает как ионный, так и осмотический стресс в растениях, что приводит к накоплению или уменьшению специфических вторичных метаболитов в растениях. В ходе многих исследований было показано, что под действием засоления снижается скорость фотосинтеза. Понимание того, как растения стабилизируют свой фотосинтетический аппарат и поддерживают баланс углерода в условиях повышенной солености, может быть чрезвычайно полезным при подборе и интродукции культур для засоленных и засушливых земель.

Ключевые слова: фотосинтез, адаптация, засоление, пролин, хлорофилл

ADAPTATION OF PLANTS PHOTOSYNTHETIC APPARATUS TO SALT STRESS^{1,2}Rakhmatullina N.Sh., ¹Nasriddinova P.M.,¹Akinshina N.G., ¹Azizov A.A., ¹Mirkhodzhaev U.Z.¹*National University of Uzbekistan named after Mirzo Ulugbek, Tashkent,
e-mail: rakhmatullina.nigina@mail.ru;*²*Centre for Advanced Technologies under the Ministry of Innovative Development
of the Republic of Uzbekistan, Tashkent*

Photosynthetic organisms with prolonged exposure to adverse environmental conditions experience a delay in growth and development. Salinity has a negative impact on the basic processes of plant life, such as protein synthesis, photosynthesis, energy and lipid metabolism. In response to salt stress, certain physiological and biochemical mechanisms of adaptation are formed in plants. Early signals triggering salt stress responses include excess Na^+ , changes in intracellular Ca^{2+} levels, and accumulation of reactive oxygen species. Under salt stress, excess Na^+ is taken up quickly and elicits a sodium stress response. Salinization of the medium leads to dehydration of cells, which causes osmotic stress and removal of water from the cytoplasm, which leads to a decrease in the cytosolic and vacuolar volumes. Salt stress often creates both ionic and osmotic stress in plants, resulting in the accumulation or reduction of specific secondary metabolites in plants. In the course of many studies, it has been shown that under the influence of salinity, the rate of photosynthesis decreases. Understanding how plants stabilize their photosynthetic apparatus and maintain carbon balance under conditions of increased salinity can be extremely helpful in selecting and introducing crops for saline and dry lands.

Keywords: photosynthesis, adaptation, salinity, proline, chlorophyll

Засоление является одним из самых губительных стрессов абиотической природы, влияющих на рост и развитие растений. В настоящее время около 20% орошаемых земель в мире подвержены засолению [1]. Растения, выращенные в условиях повышенного соленосодержания, испытывают разнообразные морфо-физиологические и биохимические изменения из-за гиперосмотического и осмотического стресса, что в свою очередь приводит к повреждению мембран, дисбалансу питательных веществ, падению

эффективности фотосинтеза, инактивации ферментов, нарушению продукции первичных и вторичных метаболитов [2].

Известно, что солевой стресс вызывает повреждение растений за счет изменения структуры клеточных органелл, таких как хлоропласты и митохондрии [3]. Высокая концентрация солей в почве приводит к набуханию и деградации оболочки тилакоидов и хлоропластов, что приводит к увеличению размера и количества пластоглобул [4, 5]. Повреждения в тилакоидах

вызываются прежде всего активными формами кислорода (АФК), продуцируемыми в листьях в результате засоления.

Минерализация среды влияет на физиологическую динамику фотосинтеза за счет снижения ассимиляции углерода, поскольку диффузия CO_2 в хлоропласты ограничена. Это происходит потому, что гиперосмотический стресс ведет к закрытию устьиц, чтобы поддержать тургорное давление воды в листе [6]. Чтобы смягчить стресс и ионный дисбаланс, вырабатываются АФК, что в дальнейшем приводит к закрытию устьиц [7]. Фотосистема I (ФСI) и Фотосистема II (ФСII), присутствующие в белковом комплексе реакционного центра, образуют большую часть АФК в хлоропласте при стрессе [8]. Активные формы кислорода до определенного уровня концентраций действуют как важные сигнальные молекулы, но если содержание превышает максимальный порог, то это вызывает окислительное повреждение белков, нуклеиновых кислот и липидов [9]. Установлено, что под действием засоления также снижается устьичная проводимость, содержание каротиноидов и хлорофилла в фасоли, хлопке [10], рисе [11], *Arabidopsis* [12, 13], табаке [14], ячмене [15], что приводит к снижению эффективности фотосинтеза.

В настоящей статье обобщены данные о влиянии солевого стресса на биоэнергетические процессы фотосинтеза.

Организация и функции фотосинтетического аппарата

Первичная реакция фотосинтеза начинается с фотохимической реакции, в ходе которой свет поглощается антеннами молекул пигментов (светособирающими комплексами), за которой следует перенос энергии электрона. Данная первичная реакция протекает в единицах фотосистем, расположенных в мембране тилакоидов хлоропласта. Ориентация антенн молекул хлорофилла *a*, *b*, β -каротиноидов, зеаксантина позволяет поглощать максимальное количество фотонов в данный момент времени. Освещение антенн молекул приводит к ее возбуждению, после чего происходит перенос электрона на хорошо упорядоченный белково-пигментный молекулярный комплекс, известный как фотохимический реакционный центр (ФРЦ) [16].

Пигменты хлорофилла играют ключевую роль в аккумуляции световой энергии. Было идентифицировано пять различных форм хлорофилла: Хл *a*, *b*, *c*, *d* и *f* [17]. Наличие различных форм хлорофилла позволяет организмам поглощать свет с различной длиной волны. Хлорофилл состоит из гетероциклического хлоринового коль-

ца, полученного из пиррола, с небольшими вариациями их боковой цепи. Любое изменение в боковой цепи путем замены или добавления может привести к изменению светопоглощения. В составе хлорофилла также содержится тетрапиррол магния, который улавливает свет, передает энергию возбуждения в реакционные центры, что дополнительно стимулирует реакцию разделения зарядов в реакционных центрах [18].

Фотосинтетические реакции традиционно делят на две фазы. Первая светозависимая фаза протекает в тилакоидной мембране хлоропласта. Когда световая энергия достигает реакционного центра через светособирающий комплекс, она возбуждает электрон, присутствующий в пигменте хлорофилла (P700) ФСII. Окисленный P700 восстанавливается и подвергается процессу, называемому цепной реакцией переноса электронов. Перенос электрона в электрон-транспортной цепи протекает по Z-образной схеме, поэтому он также широко известен как Z-модель транспорта электронов [19, 20]. Подсчитано, что в Z-модель цепной реакции переноса электронов вовлечено примерно двадцать промежуточных молекул [21]. Каждый этап в цепи переноса электронов снижает энергию возбужденного электрона, который превращается в другую форму энергии, то есть в АТФ и НАДФН. Между тем электроны, потерянные пигментом хлорофилла (P700) ФСII, генерируются обратно путем расщепления молекул воды на атом кислорода, электрон и протон в ФСII. Образующийся кислород выделяется из устьиц листа [22, 23].

Вторая светонезависимая фаза протекает в строме хлоропласта. Именно в этом процессе CO_2 фиксируется растениями для синтеза органических молекул. Некоторые побочные продукты и ферменты, такие как рибулозо-1,5-бисфосфат (РуБФ), 3-фосфоглицерат (3ФГА), глицеральдегид-3-фосфат (ГЗФ), 1,3-бисфосфоглицерат, карбоксилаза/оксигеназа РуБФ (Рубиско), транскетолаза, и эпимераза, являются вовлеченными в этот процесс. Реакция представляет собой циклический процесс, состоящий из 11 стадий, в которых РуБФ претерпевает серию окислительно-восстановительных изменений, которые позже снова регенерируются для продолжения цикла. Этот процесс в целом делится на три основных этапа; первый этап – фиксации углерода, представляет собой процесс, в котором РуБФ (молекула из пяти атомов углерода) ассимилирует CO_2 с помощью фермента Рубиско. При добавле-

нии CO_2 к РубФ образуются две стабильные молекулы с тремя атомами углерода, т.е. ЗФГА. Кроме того, ЗФГА фосфорилируется и восстанавливается до ГЗФ (этап восстановления), который является предшественником углеводов. Эти первые две стадии, этапы фиксации и восстановления углерода, управляются АТФ и НАДФН, образующимися во время световой реакции фазы фотосинтеза в электрон-транспортной цепи. На заключительном этапе регенерации ГЗР преобразуется обратно в РубФ [24]. Этот цикл реакции также известен как цикл Кальвина – Бенсона – Бэсшема.

Под действием повышенной солености у растений изменяется энергетический обмен. Закрытие устьиц, инициируемое снижением доступности CO_2 , приводит к снижению скорости протекания некоторых процессов, главным образом фотосинтеза.

Влияние солевого стресса на фотосинтез

Несколько исследований, посвященных фотосинтезу и засолению, привели к пониманию того, что растения обычно реагируют на засоление, снижая скорость фотосинтеза [13, 25, 26]. Это происходит из-за нескольких молекулярных изменений, которые инициируются на физиологическом уровне и отражаются морфологически.

Хорошо известно, что солевой стресс вызывает ультраструктурные повреждения, изменяя структуру клеточных органелл, таких как хлоропласты и митохондрии [3]. Повышенная концентрация соли вызывает набухание и деградацию оболочки тилакоидов и хлоропластов, а также дополнительно увеличивает размер и количество пластоглобул. Это в конечном счете вызывает разрушение скопления гран [27]. Выраженность засоления можно наблюдать, анализируя уровни организации тилакоидов, набухание зернистых компартментов внутри хлоропласта. Повреждение тилакоида вызывается в первую очередь АФК, образующимися в листьях при засолении. Высокая соленость у риса приводит к некоторым искажениям структуры хлоропластов, а также вызывает скручивание ламеллярной системы, накопление липидных капель и отчетливых «нитей Гехта» между плазмалеммой и клеточной стенкой. Соленость также вызывает полное изменение структуры белка тилакоидной мембраны. Было показано, что около 40% белка D1 (белок тилакоидной мембраны) теряется при засолении, что приводит к ингибированию активности ФСII [28].

В условиях солевого стресса в высших растениях содержание хлорофилла снижается у восприимчивых к соли растений, таких как картофель [29], горох [30], *Malus*

halliana и *Malus robusta* [31]. Однако у солеустойчивых растений, таких как горчица [32] и пшеница [33], содержание хлорофилла было повышено.

В экспериментах на *Lemna gibba* было показано, что высокие концентрации соли (400 мМ NaCl) подавляли активность ФСI и ФСII и приводили к нарушению электрон-транспортной цепи [8]. Задержка переноса электронов между комплексом марганца и пластохиноном через молекулы Q_A и Q_B (хиноны, принимающие электроны от хлорофиллов в фотосистеме II) приводит к образованию АФК, известному также как окислительный взрыв. Это вызывает дальнейшее повреждение ФС II и препятствует фотосинтезу [34, 8]. В ответ на 300 мМ NaCl культивируемый ячмень *Hordeum vulgare* показал активацию белков, связанных с повреждением тканей, тогда как галофитный дикий ячмень *Hordeum marinum* демонстрировал сверхэкспрессию белков, связанных с активной акклиматизацией: белков, участвующих в метаболизме АТФ, фотосинтезе, окислительно-восстановительных реакциях и ферментах, удаляющих АФК [35]. Точно так же транскрипты генов, кодирующих белки, участвующие в фотосинтетическом переносе электронов, метаболизме углерода и биосинтезе хлорофилла, активировались 100 мМ NaCl в *Atriplex canescens* [36], что указывает на ключевую роль этих белков в устойчивости к соли. Более того, протеомный профиль двух сортов риса, контрастирующих по солеустойчивости, показал, что белки, связанные с фотосинтезом и энергетическим обменом, в избытке экспрессировались только у солеустойчивого сорта в условиях солевого стресса [37]. Соответственно, белки комплекса цитохрома b6f, реакционного центра ФСI и АТФ-синтазы хлоропластов изменяются в ответ на солевой стресс, что указывает на то, что эти изменения в большом количестве могут модулировать эффективность переноса электронов и трансмембранные электрохимические протонные градиенты, тем самым влияя на образование НАДФН, синтез АТФ и тепловыделение при стрессе [38–40].

Большинство растений в стрессовых условиях увеличивают клеточную концентрацию осмотически активных соединений. Они смягчают ингибирующее действие высоких концентраций ионов на активность ферментов. Аминокислоты и некоторые производные аминокислот, сахара, ациклические и циклические полиолы, фруктаны и четвертичные аминок-, эктоиновые и сульфониевые соединения действуют как совместимые растворенные вещества [41]. Со-

вместимые растворенные вещества играют осморегуляторную функцию, которая накапливается в ответ на осмотический стресс, в то время как некоторые растворенные вещества, такие как трегалоза, не реагируют на осмотический стресс, но защищают даже при низких концентрациях и могут действовать как осмопротекторы [42]. Низкая концентрация маннита в хлоропластах помогает уменьшить повреждение за счет образования гидроксильных радикалов, а другие совместимые растворенные вещества в высоких концентрациях снижают ингибирующее действие ионов на активность ферментов. Стабилизация белков, белковых комплексов или мембран и удаление кислородных радикалов являются основной функцией совместимых растворенных веществ. Засоление почвы или воды является одним из основных факторов стресса и может серьезно ограничить урожайность, особенно в засушливых и полузасушливых регионах. На рисунке представлены физиологические, биохимические и генетические реакции растений на солевой стресс.

Накопление пролина является обычной адаптивной реакцией на различные абиотические стрессы [44]. В ряде исследований показано, что метаболизм пролина оказывает комплексное влияние на раз-

витие, реакцию на стресс, и накопление пролина важно для устойчивости к определенным неблагоприятным условиям окружающей среды [45, 46]. Проллин концентрируется в цитозоле, хлоропластах, цитоплазме и вакуолях. Он играет важную функцию, такую как осмотическая регуляция, детоксикация активных форм кислорода, действует как антиоксидант, стабилизатор белков и белковых комплексов. В работе [47] отмечено значительно более высокое содержание пролина и глицин-бетаина в растениях, подвергшихся солевому стрессу (ЕС 16–20 dS/м), по сравнению с контролем. Проллин и глицин-бетаин обнаружены в солечувствительных сортах ячменя, внося существенный вклад в осмолярность клеток, компенсируя снижение цитозольного K⁺ [48]. Помимо своей роли в устойчивости к соли, пролин действует как сигнальная или регуляторная молекула для поддержания пулов метаболитов и окислительно-восстановительного баланса, а также контролирует экспрессию генов [45]. Глицин-бетаин, обнаруженный в хлоропластах, также играет важную роль в осмотической регуляции, защите тилакоидной мембраны, защите хлоропластов и системы фотосинтеза II (ФСII) в условиях стресса [49].



Формирование солеустойчивости на физиологическом, биохимическом и генетическом уровнях [43]

Солевой стресс отрицательно влияет на рост и развитие растений, в то время как растения развили регуляторные механизмы, которые позволяют им адаптироваться к этим неблагоприятным условиям. Так, подавление роста растений под действием солевого стресса происходит из-за снижения фотосинтеза. В свою очередь, замедление скорости роста в ответ на солевой стресс приводит к увеличению выживаемости растений. Формирование устойчивости к засолению является сложным процессом, реализующимся за счет физиологических, биохимических и молекулярных механизмов. Ключевую роль в этом процессе играют осмотическая адаптация, Na^+ обмен, индукция активности антиоксидантных ферментов и регуляторов роста растений. Клетки растений претерпевают большие изменения, чтобы реагировать и защищаться от солевого стресса. Растительные клетки активируют переносчики ионов и каналы для восстановления ионного баланса. В процессе переноса ионов удаление Na^+ , приток K^+ , Ca^{2+} помпа и обмен Na^+/H^+ важны для солеустойчивости растений. Кроме того, стратегии снижения осмотического и окислительного стресса также используются для растений в условиях засоления.

Приведенные выше исследования показывают, что солевой стресс проявляет различное тормозящее влияние на биоэнергетические процессы фотосинтеза, подавляя раскрытие устьиц, препятствуя ассимиляции CO_2 , блокируя электрон-транспортную цепь, внося изменения в экспрессию генов, связанных со стрессом. Фотосинтез напрямую влияет на развитие и урожайность растений, в связи с чем особую актуальность представляет изучение механизмов адаптации (способность противостоять фотоокислительному повреждению, специализированные системы для защиты фотосинтетического аппарата) к стрессу у солеустойчивых сортов.

Список литературы

1. Qadir M., Quill rou E., Nangia V., Murtaza G., Singh M., Thomas R.J., Drechsel P., Noble A. D. Economics of salt-induced land degradation and restoration. *Natural Resources Forum*. 2014. Vol. 38. P. 282–295. DOI: 10.1111/1477-8947.12054.
2. Negr o S., Schm ckel S.M., Tester M. Evaluating physiological responses of plants to salinity stress. *Annals of Botany*. 2017. Vol. 119. No. 1. P. 1–11. DOI:10.1093/aob/mcw191.
3. Bast as E., Gonz lez-Moro M.B., Gonz lez-Murua C. Interactive effects of excess boron and salinity on histological and ultrastructural leaves of *Zea mays* amyloperla from the Lluta Valley (Arica – Chile). *Ciencia e investigaci n agraria*. 2013. Vol. 40. No. 3. P. 581–595.
4. Lee M.H., Cho E.J., Wi S.G., Bae H., Kim J.E., Cho J., Lee S., Kim J., Chung B.Y. Divergences in morphological changes and antioxidant responses in salt-tolerant and salt-sensitive rice seedlings after salt stress. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2013. Vol. 70. P. 325–35. DOI: 10.1016/j.plaphy.2013.05.047.
5. Meng F., Luo Q., Wang Q., Zhang X., Qi Z., Xu F., Lei X., Cao Y., Chow W.S., Sun G. Physiological and proteomic responses to salt stress in chloroplasts of diploid and tetraploid black locust (*Robinia pseudoacacia* L.). *Scientific Reports*. 2016. Vol. 6. No. 23098. P. 1–15. DOI: 10.1038/srep23098.
6. Gupta B., Huang B. Mechanism of salinity tolerance in plants: physiological, biochemical, and molecular characterization. *International Journal of Genomics*. 2014. Vol. 40. P. 1–18. DOI: 10.1155/2014/701596.
7. Das P., Nutan K.K., Singla-Pareek S.L., Pareek A. Oxidative environment and redox homeostasis in plants: dissecting out significant contribution of major cellular organelles. *Frontiers in Environmental Science*. 2015. Vol. 2. No. 70. P. 1–11. DOI: 10.3389/fenvs.2014.00070.
8. Oukarroum A., Bussotti F., Goltsev V., Kalaji H. Correlation between reactive oxygen species production and photochemistry of photosystems I and II in *Lemma gibba* L. plants under salt stress. *Environmental and Experimental Botany*. 2015. Vol. 109. P. 80–88. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2014.08.005.
9. Schieber M., Chandel N.S. ROS function in redox signaling and oxidative stress. *Current Biology*. 2014. Vol. 24. No. 10. P. 453–462. DOI: 10.1016/j.cub.2014.03.034.
10. Brugnoli E., Lauteri M. Effects of salinity on stomatal conductance, photosynthetic capacity, and carbon isotope discrimination of salt tolerant (*Gossypium hirsutum* L.) and salt-sensitive (*Phaseolus vulgaris* L.) C3 non-halophytes. *Plant Physiology*. 1991. Vol. 95. No. 2. P. 628–635. DOI: 10.1104/pp.95.2.628.
11. Lakra N., Kaur C., Anwar K. Singla-Pareek S.L., Pareek A. Proteomics of contrasting rice genotypes: Identification of potential targets for raising crops for saline environment. *Plant Cell and Environment*. 2017. Vol. 41. No. 5. P. 947–969. DOI: 10.1111/pce.12946.
12. Yu Y., Assmann S.M. The effect of NaCl on stomatal opening in *Arabidopsis* wild type and agb1 heterotrimeric G-protein mutant plants. *Plant Signaling and Behavior*. Vol. 11. No. 2. 2016. P. 1–3. DOI: 10.1080/15592324.2015.1085275.
13. Tripathi A.K., Pareek A., Singla-Pareek S.L. A NAP-family histone chaperone functions in abiotic stress response and adaptation. *Plant Physiology*. 2016. Vol. 171. No. 4. P. 2854–2868. DOI: 10.1104/pp.16.00408.
14. Shabala S., Cuin T.A., Prissall L., Nemchinov L.G. Expression of animal *CED-9* anti-apoptotic gene in tobacco modifies plasma membrane ion fluxes in response to salinity and oxidative stress. *Planta*. 2007. Vol. 227. P. 189–197. DOI: 10.1007/s00425-007-0606-z.
15. Liu X., Fan Y., Mak M., Babla M., Holford P., Wang F., Chen G., Scott G., Wang G., Shabala S., Zhou M., Chen Z.-H. QTLs for stomatal and photosynthetic traits related to salinity tolerance in barley. *BMC Genomics*. 2017. Vol. 18. P. 1–13. DOI: 10.1186/s12864-016-3380-0.
16. Senge M.O., Ryan A.A., Letchford K.A., MacGowan S.A., Mielke T. Chlorophylls, symmetry, chirality, and photosynthesis. *Symmetry*. 2014. Vol. 6. No. 3. P. 781–843. DOI: 10.3390/sym6030781.
17. Willows R.D., Li Y., Scheer H., Chen M. Structures of chlorophyll f. *Organic Letters*. 2013. Vol. 15. No. 7. P. 1588–90. DOI: 10.1021/ol400327j.
18. Chen M. Chlorophyll modifications and their spectral extension in oxygenic photosynthesis//Annual Review of Biochemistry. 2014. Vol. 83. P. 317–340. DOI: 10.1146/annurev-biochem-072711-162943.
19. Hill R., Bendall F. Function of the two cytochrome components in chloroplasts: A working hypothesis. *Nature*. 1960. Vol. 186. P. 136–137. DOI: 10.1038/186136A0.
20. Yamori W., Shikanai T. Physiological functions of cyclic electron transport around photosystem I in sustaining photosynthesis and plant growth. *Annual Review*

- of Plant Biology. 2016. Vol. 67. P. 81–106. DOI: 10.1146/annurev-arplant-043015-112002.
21. Mohapatra P.K., Singh N.R. Teaching the Z-Scheme of electron transport in photosynthesis: a perspective. *Photosynthesis Research*. 2015. Vol. 123. P. 105–114. DOI: 10.1007/s1120-014-0034-4.
22. Arnon D.I. The light reactions of photosynthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1971. Vol. 68. No. 11. P. 2883–2892. DOI: 10.1073/pnas.68.11.2883.
23. Govindjee, Shevela D., Björn L.O. Evolution of the Z-scheme of photosynthesis: a perspective. *Photosynthesis Research*. 2017. Vol. 133. P. 5–15. DOI: 10.1007/s1120-016-0333-z.
24. Biel K., Fomina I. Benson-Bassham-Calvin cycle contribution to the organic life on our planet. *Photosynthetica*. 2015. Vol. 53. P. 161–167. DOI: 10.1007/s11099-015-0112-7.
25. Joshi R., Sahoo K.K., Tripathi A.K., Singla-Pareek S. L. Knockdown of an inflorescence meristem specific cytokinin oxidase-*OsCKX2* in rice reduces yield penalty under salinity stress condition. *Plant Cell and Environment*. 2017. Vol. 41. No. 5. P. 936–946. DOI: 10.1111/pce.12947.
26. Gupta B.K., Sahoo K.K., Ghosh A., Tripathi A.K., Anwar K., Das P., Singla-Pareek S.L. Manipulation of glyoxalase pathway confers tolerance to multiple stresses in rice // *Plant Cell and Environment*. 2017. Vol. 41. No. 5. P. 1186–1200. DOI: 10.1111/pce.12968.
27. Meng F., Luo Q., Wang Q., Zhang X., Qi Zh., Xu F., Lei X., Cao Yu., Chow W.S., Sun G. Physiological and proteomic responses to salt stress in chloroplasts of diploid and tetraploid black locust (*Robinia pseudoacacia* L.). *Scientific Reports*. 2016. Vol. 6. P. 1–15. DOI: 10.1038/srep23098.
28. Sudhir P.R., Pogoryelov D., Kovacs L., Garab G., Murthy S. The effects of salt stress on photosynthetic electron transport and thylakoid membrane proteins in the cyanobacterium *Spirulina platensis*. *Journal of Biochemistry and Molecular Biology*. 2005. Vol. 38. No. 4. P. 481–485.
29. Abdullah Z., Ahmed R. Effect of pre and post kinetin treatment on salt tolerance of different potato cultivars growing on saline soils. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 1990. Vol. 165. P. 94–102. DOI: 10.1111/j.1439-037X.1990.tb00839.x.
30. Hamada A.M., El-Enan A.E. Effect of NaCl salinity on growth, pigment and mineral element contents, and gas exchange of broad bean and pea plants. *Biologia Plantarum*. 1994. Vol. 36. P. 75–81. DOI: 10.1007/BF02921273.
31. Zhu Y.-F., Wu Y.-X., Hu Y., Jia X.-M., Zhao T., Cheng L., Wang Y.-X. Tolerance of two apple rootstocks to short-term salt stress: focus on chlorophyll degradation, photosynthesis, hormone and leaf ultrastructures. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2019. Vol. 41. No. 6. P. 1–14. DOI: 10.1007/s11738-019-2877-y.
32. Singh M.P., Pandey S.K., Singh M., Ram P.C., Singh B.B. Photosynthesis, transpiration, stomatal conductance and leaf chlorophyll content in mustard genotypes grown under sodic conditions. *Photosynthetica*. 1990. Vol. 24. No. 4. P. 623–627.
33. Kulshreshtha S., Mishra D.P., Gupta R.K. Changes in contents of chlorophyll, proteins and lipids in whole chloroplasts and chloroplast membrane fractions at different water potential in drought resistant and sensitive genotypes of wheat. *Photosynthetica*. 1987. Vol. 21. No. 1. P. 65–70.
34. Sharma P., Jha A.B., Dubey R.S., Pessarakli M. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. *Journal of Botany*. 2012. Vol. 2012. P. 1–27. DOI: 10.1155/2012/217037.
35. Marsalova L., Vitamvas P., Hynek R., Prasil I.T., Kosova K. Proteomic response of *Hordeum vulgare* cv tadmor and *Hordeum marinum* to salinity stress: similarities and differences between a glycophyte and a halophyte. *Frontier in Plant Science*. 2016. Vol. 7. P. 1–19. DOI: 10.3389/fpls.2016.01154.
36. Guo H., Zhang L., Cui Y., Wang S., Bao A. Identification of candidate genes related to salt tolerance of the secretehalophyte *Atriplex canescens* by transcriptomic analysis. *BMC Plant Biology*. 2019. Vol. 19. P. 1–17. DOI: 10.1186/s12870-019-1827-6.
37. Frukha A., Siddiqi T.O., Khan M.I.R., Ahmad A. Modulation in growth, biochemical attributes and proteome profile of rice cultivars under salt stress. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2020. Vol. 146. P. 55–70. DOI: 10.1016/j.plaphy.2019.11.011.
38. Sobhanian H., Razavizadeh R., Nanjo Y., Ehsanpour A.A., Jazii F.R., Motamed N., Komatsu S. Proteome analysis of soybean leaves, hypocotyls and roots under salt stress. *Proteome Science*. 2010. Vol. 8. No. 19. P. 1–15. DOI: 10.1186/1477-5956-8-19.
39. Yu J., Chen S., Zhao Q., Wang T., Yang C., Diaz C., Sun G., Dai S. Physiological and proteomic analysis of salinity tolerance in *Puccinellia tenuiflora*. *Journal of Proteome Research*. 2011. Vol. 10. No. 9. P. 3852–3870. DOI: 10.1021/pr101102p.
40. Zhang H., Han B., Wang T., Chen S., Li H., Zhang Y., Dai S. Mechanisms of plant salt response: insights from proteomics. *Journal of Proteome Research*. 2012. Vol. 11. P. 49–67. DOI: 10.1021/pr200861w.
41. Suprasanna P., Teixeira da Silva J.A., Bapat V.A. Plant abiotic stress, sugars and transgenics: a perspective. In: *Floriculture, ornamental and plant biotechnology: advances and topical issues*; Teixeira da Silva JA (Ed). Global Science Publishers, London, UK. 2005. P. 86–93.
42. Slama I., Abdely C., Bouchereau A., Flowers T., Savour A. Diversity, distribution and roles of osmoprotective compounds accumulated in halophytes under abiotic stress. *Annals of Botany*. 2015. Vol. 115. No. 3. P. 433–447. DOI: 10.1093/aob/mcu239.
43. De Oliveira B.D.O., Nara L.M.A., Eneas G.-F. Comparison between the water and salt stress effects on plant growth and development. *Responses of organisms to water stress*. 2013. P. 67–94. DOI: 10.5772/54223.
44. Ramakrishna A., Gokare A.R. Influence of abiotic stress signals on secondary metabolites in plants. *Plant signaling and behavior*. 2011. Vol. 6 No. 11. P. 1720–1731. DOI: 10.4161/psb.6.11.17613.
45. Szabados L., Savoure A. Proline: a multifunctional amino acid. *Trends in Plant Science*. 2009. Vol. 15. No. 2. P. 89–97. DOI: 10.1016/j.tplants.2009.11.009.
46. Suprasanna P., Rai A.N., Hima Kumari P., Kumar S.A., Kavi Kishor P.B. Modulation of proline: implications in plant stress tolerance and development. *Plant Adaptation to Environmental Change* (eds N.A. Anjum, S.S. Gill and R. Gill) CABI Publishers, UK. 2014. Chapter 5. P. 68–93. DOI: 10.1079/9781780642734.0000.
47. Muchate N.S., Nikalje G.C., Rajurkar N.S., Suprasanna P., Nikam T.D. Physiological responses of the halophyte *Sesuvium portulacastrum* to salt stress and their relevance for saline soil bio-reclamation. *Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 2016. Vol. 224. P. 96–105. DOI: 10.1016/j.flora.2016.07.009.
48. Zhonghua C., Tracey A.C., Meixue Z., Amanda T., Naidu B.P., Sergey S. Compatible solute accumulation and stress-mitigating effects in barley genotypes contrasting in their salt tolerance. *Journal of Experimental Botany*. 2007. Vol. 58. P. 4245–4255. DOI: 10.1093/jxb/erm284.
49. Ashraf M., Harris P.J.C. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. *Plant Science*. 2004. Vol. 166. P. 3–16. DOI: 10.1016/j.plantsci.2003.10.024.