

## Влияние солевого стресса на экспрессию генов $K^+/Na^+$ -транспортеров *HKT* и ферментов *SOD* и *Nfn* у пшеницы

© 2019. Л. И. Федорева, д. б. н, в. н. с.,  
ВНИИ сельскохозяйственной биотехнологии РАН,  
127550, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, д. 42,  
НИИ физико-химической биологии имени А. Н. Белозерского МГУ  
имени М. В. Ломоносова,  
119991, Россия, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 40,  
e-mail: fedlara@inbox.ru

Проблема определения потенциала солеустойчивости пшеницы – одна из наиболее актуальных в селекционной практике для районов с первичным и вторичным засолением. Одним из способов, позволяющим преодолеть негативное воздействие фактора засоления, служит использование толерантных к засолению селекционных линий и сортов пшеницы. Высокая концентрация минеральных солей оказывает своё негативное влияние в основном за счёт нарушения ионного и осмотического равновесия клетки. В засоленных почвах высокие уровни ионов натрия приводят к торможению роста растений и даже к гибели. У растений имеется несколько механизмов защиты от вредного воздействия солей, которые включают выведение токсичных ионов  $Na^+$  и  $Cl^-$ , блокировку транспорта ионов  $Na^+$  в клетку, исключение  $Na^+$  из потока транспирации и другие механизмы. Экспрессия генов  $K^+/Na^+$ -транспортеров *HKT* является важным для характеристики солеустойчивости пшеницы. В сортах твёрдой и мягкой пшеницы Оренбургская 10 и Оренбургская 22 при солевом стрессе наблюдается увеличение экспрессии генов  $K^+/Na^+$ -транспортеров семейств *HKT* 1;4 и *HKT* 2;1 в 3–4 раза. Уровень экспрессии генов супероксиддисмутазы *SOD* и бифункционального фермента *Nfn*, катализирующего восстановление никотинамидадениндинуклеотидфосфата, увеличиваются в 2–4 раза, что указывает на высокие адаптивные свойства этих сортов пшеницы к солевому стрессу. Вероятно, экспрессия генов семейств *HKT*, *SOD* и *Nfn* взаимосвязана. Увеличение уровня экспрессии генов семейств *HKT*, *SOD* и *Nfn* в корнях и листьях в условиях солевого стресса связано с быстрым восстановлением ионного баланса  $K^+/Na^+$  и удалением токсичных ионов  $Na^+$  и реактивных форм кислорода, то есть защитной функцией. Было отмечено, что при длительном воздействии засоления растение адаптируется к таким экстремальным условиям и роль ионных транспортеров уменьшается: чем сильнее снижается уровень экспрессии транспортеров *HKT* 1;4, тем сорт пшеницы более устойчив к хлоридному засолению.

Таким образом, было найдено, что сорта твёрдой пшеницы Оренбургская 10 и мягкой Оренбургская 22 имеют разную устойчивость к длительному воздействию хлорида натрия.

**Ключевые слова:** пшеница, солевой стресс,  $K^+/Na^+$ -транспортеры, окислительный стресс, экспрессия генов.

## Effect of salt stress on the expression of genes of $K^+/Na^+$ -transporters *HKT*, *SOD* and *Nfn* in *Triticum durum* and *Triticum aestivum*

© 2019. L. I. Fedoreyeva ORCID: 0000-0003-4601-1496  
All-Union Scientific Research Institute of Agricultural Biotechnology,  
Russian Academy of Sciences,  
42, Timiryazevskaya St., Moscow, Russia, 127550,  
Belozersky Institute of Physico-Chemical Biology,  
Lomonosov Moscow State University,  
1/40, Leninskie Gori, Moscow, Russia, 119991,  
e-mail: fedlara@inbox.ru

The problem of determining the potential of salt tolerance of wheat is one of the most pressing in the selection practice for areas with primary and secondary salinity. One of the ways to overcome the negative impact of the salinity factor is the use of saline-tolerant breeding lines and wheat genotypes. A high concentration of mineral salts has a negative effect mainly due to the violation of the ionic and osmotic equilibrium of the cell. In saline soils, high levels of sodium ions lead to inhibition of plant growth and even death. Plants have several mechanisms of protection against the

harmful effects of salts, which include the removal of toxic  $\text{Na}^+$  and  $\text{Cl}^-$  ions, blocking the transport of  $\text{Na}^+$  ions into the cell, the exclusion of  $\text{Na}^+$  from the transpiration stream, and other mechanisms. Expression of  $\text{K}^+/\text{Na}^+$ -transporter genes *HKT* is important for characterizing the salt tolerance of wheat. In genotypes of durum and aestivum wheat Orenburgskaya 10 and Orenburgskaya 22 under salt stress, an increase in the expression of the  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  genes of transporters of the *HKT1* and *HKT2* families is observed by 3–4 times. The expression level of superoxidedismutase *SOD* and bifunctional enzyme catalyzing reduction of nicotinamide adenine dinucleotide phosphate *Nfn* increases by 2–4 times, which indicates the high adaptive properties of these wheat genotypes to salt stress. Probably, the expression of the *HKT*, *SOD* and *Nfn* genes are interconnected. An increase in the level of expression of the *NKT*, *SOD* and *Nfn* families in roots and leaves under salt stress conditions are associated with the rapid recovery of the  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  ion balance and the removal of toxic  $\text{Na}^+$  and ions of reactive oxygen forms, i. e. protective function. It was noted that with prolonged exposure to salinity, the plant adapts to such extreme conditions and the role of ion transporters decreases: the level of expression of transporters *HKT1;4* decreases, wheat is more resistant to chloride salinity.

Thus, it was found that the varieties of wheat Orenburgskaya 10 and Orenburgskaya 22 have different resistance to prolonged exposure of sodium chloride.

**Keywords:** wheat, salt stress,  $\text{K}^+/\text{Na}^+$ -transporters, oxidative stress, gene expression.

Избыточное засоление почвы неблагоприятно для большинства культурных растений. Легкорастворимые минеральные соли в концентрациях, превышающих 0,1–0,3%, влияют на физиологические, биохимические и молекулярные функции растений и, следовательно, приводят к снижению продуктивности и качества сельскохозяйственных культур во всём мире [1]. Общая площадь засоленных почв в мире составляет более 950 млн га. В России площадь засоленных почв составляет 36 млн га, или 18% от всех орошаемых площадей [2]. Площади засоленных сельскохозяйственных угодий имеют тенденцию к постоянному увеличению в результате процессов вторичного засоления, которое ежегодно приносит большой урон многим отраслям растениеводства и ограничивает использование площадей под сельскохозяйственные культуры в засушливых районах нашей страны. В настоящее время засоление почвы относится к одному из основных лимитирующих факторов, негативно влияющих на рост и развитие пшеницы.

Высокая концентрация солей оказывает своё негативное влияние в основном за счёт нарушения ионного и осмотического равновесия клетки. В засоленных почвах высокие уровни ионов натрия приводят к торможению роста растений и даже к гибели. Механизмы солеустойчивости включают выведение ионов  $\text{Na}^+$  и  $\text{Cl}^-$  из вакуолей, блокировку транспорта ионов  $\text{Na}^+$  в клетку, исключение  $\text{Na}^+$  из потока транспирации и некоторые другие механизмы [3].

В ответ на высокий уровень солевого стресса экспрессируются различные гены, которые прямо или косвенно участвуют в защите растений [4]. Восприимчивость и толерантность к стрессу, обусловленному действием высокой концентрации  $\text{NaCl}$  у растений – это скоординированное действие мно-

жества генов, реагирующих на стресс [5, 6]. Клеточная токсичность, вызванная высоким содержанием ионов  $\text{Na}^+$ , является преобладающей ионной токсичностью, она приводит к торможению различных процессов, таких как поглощение  $\text{K}^+$ , инактивации жизненно важных ферментов [7, 8], торможение фотосинтеза [9]. У растений были выявлены несколько важных  $\text{Na}^+$ -транспортеров, которые снижают высокую концентрацию  $\text{Na}^+$  [10–12].

Растительные гены *HKT* транспортеры ионов калия и натрия разделяются на два подсемейства. Подсемейство *HKT1* найдено во всех высших растениях. Гены этого класса кодируют селективные ионные транспортеры, а гены подсемейства 2 кодируют транспортеры, которые являются проницаемыми для обоих ионов  $\text{K}^+$  и  $\text{Na}^+$  [13, 14]. Нарушение экспрессии генов семейства *HKT1* приводит к гиперчувствительности к ионам  $\text{Na}^+$  и избыточному накоплению натрия в побегах. Изучение сигналов у растений в ответ на солевой стресс является одной из важнейших задач для решения увеличения урожайности в условиях засоления. Участие генов, чувствительных к стрессу, вызванному высокой концентрацией хлорида натрия, в различных метаболических процессах, может иметь решающее значение для решения увеличения устойчивости растений к абиотическому стрессу.

Устойчивость растений к засолению обусловлена наличием специфических и/или неспецифических механизмов обеспечения стабильного метаболизма, роста и развития в онтогенезе растения, связанных с чувствительностью к одному или нескольким видам стрессовых факторов, а именно к осмотическому, окислительному и токсическому стрессовому воздействию  $\text{NaCl}$  [12]. В результате соль-индуцированного окислительного стресса в растительных клетках образуется большое

количество супероксида, который является одним из основных прооксидантов [15]. Супероксиддисмутаза (SOD) относится к группе антиоксидантных ферментов и защищает клетку от образующихся кислородных радикалов, превращая супероксид в свободный кислород и перекись водорода, в результате чего этот фермент играет одну из ключевых ролей в защите организма от окислительного стресса. Nfn – это бифункциональный фермент, катализирующий восстановление никотинамидадениндинуклеотидфосфата (NADP), который необходим в метаболизме, он состоит из двух субъединиц: NADP<sup>+</sup>-оксидоредуктазы и NADH-зависимого ферредоксина [16].

Работа посвящена изучению экспрессии генов K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>-транспортеров и генов, участвующих в ответе на окислительный стресс у твердой и мягкой пшеницы и выяснению характера их взаимосвязи.

### Материалы и методы

Объектом изучения были два сорта яровой пшеницы Оренбургская 22 (*Triticum aestivum* Host.) и Оренбургская 10 (*Triticum durum* Desf.) из коллекции Оренбургского Федерального Научного центра Биологических Систем и Агротехнологий РАН. Пророщенные семена раскладывали на 20-ти см полоски фильтровальной бумаги. Рулоны поме-

щали в стаканы со 150 мл воды (контроль) или 150 мМ раствора NaCl. Выращивание проводили в климатической камере при 24 °С с искусственным освещением (5000 лк) день/ночь – 10/14 часов, соответственно. Схема опыта приведена на рисунке 1. Через 7 сут к ½ контрольных рулонов добавляли 150 мМ NaCl, а ½ рулонов с 150 мМ NaCl переносили на воду.

После окончания опыта собирали биомассу проростков и выделяли РНК из корней и побегов по стандартному методу с использованием наборов реагентов для выделения РНК «РНК-Экстран» (ООО «Синтол», Россия). Концентрацию выделенных препаратов РНК определяли спектрофотометрически. Для проведения обратной транскрипции кДНК получали по стандартной методике, используя набор реагентов ООО «Синтол».

Сведения о первичной структуре генов *HKT*, *SOD*, *Nfn* взяты из базы данных NCBI. Праймеры к этим генам были подобраны с помощью онлайн сервиса NCBI Primer-BLAST и синтезированы в ООО «Синтол».

ПЦР в реальном времени проводили в термоциклере CFX 96 Real-Time System (BIO-RAD). Подготовку образцов осуществляли по стандартному методу с помощью набора реагентов для проведения ПЦР-РВ в присутствии Sybr Green ООО «Синтол». Реакцию ПЦР-РВ проводили в одинаковых условиях для всех образцов: 95 °С 5 мин – активация полиме-

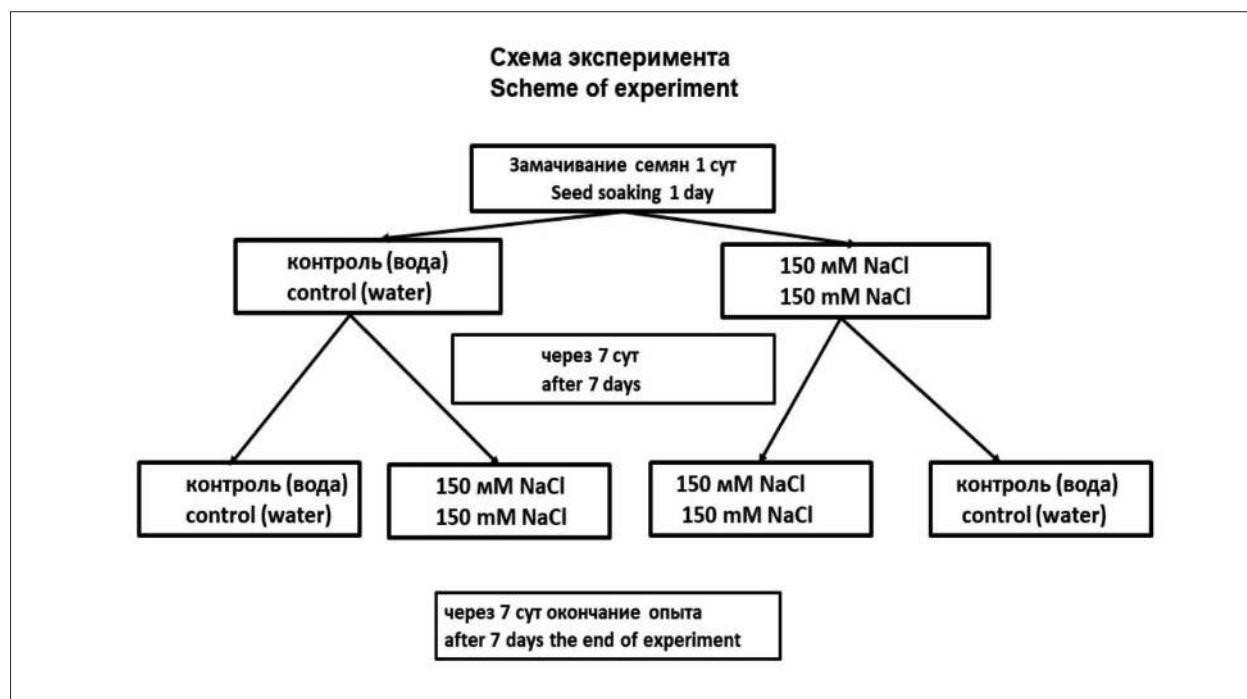


Рис. 1. Схема проведения опыта  
Fig. 1. Scheme of the experiment

разы, далее 45 циклов – 94 °С 30 с, 58 °С 30 с, 72 °С 30 с. Реакцию осуществляли в 3-х повторениях. Относительный уровень экспрессии генов рассчитывали по калибровочной кривой, построенной с ПЦР-продуктами, полученными с праймерами к референсному гену *GaPDh*, экспрессия которого не зависит от внешних условий. Эффективность ПЦР в реальном времени с праймерами к исследованным генам была 95%.

В работе использовано оборудование Центра коллективного пользования ФГБНУ ВНИИСБ РАН.

### Результаты и обсуждение

Засоление, индуцированное NaCl, вызывает ряд специфических реакций, воздействующих на прорастание семян. Нарушения могут сказываться в ингибировании набухания, нарушении наклёвывания семян, а также на более поздних этапах вызывать изменение роста первичного корня, боковых корней, coleoptиля или побега. Реакция каждого сорта на засоление имеет индивидуальные особенности.

Одним из видимых симптомов воздействия засоления является нарушение роста проростков. Несмотря на разную степень воздействия, результатом во всех случаях будет ингибирование роста корня и/или побега и по силе проявления этих показателей можно судить о влиянии токсичности соли на

развитие растения. Длительное воздействие высокой концентрации хлористого натрия (150 мМ) у сортов твёрдой (Оренбургская 10) и мягкой (Оренбургская 22) пшеницы вызывало уменьшение роста надземной части растения: у твёрдой почти в 2 раза, а у мягкой только на 20% по сравнению с контролями, и корневой системы только у мягкой почти в 2 раза по сравнению с контролем (проростками, выращенными на воде) (рис. 2).

Относительный уровень экспрессии гена *НКТ 1;4* у сорта мягкой пшеницы выявил незначительное увеличение экспрессии этого гена в корнях по сравнению с листьями ( $\approx 25\%$ ) при выращивании в контрольных условиях (на воде). Выращивание пшеницы в присутствии высокой концентрации соли приводит к увеличению уровня экспрессии гена *НКТ 1;4* в побегах, в корнях, наоборот, наблюдается уменьшение уровня экспрессии почти в 2 раза (рис. 3).

Анализ литературных данных показал, что все исследования по изучению роли ионных транспортеров проводились при кратковременном воздействии NaCl на растения. В условиях солевого стресса роль транспортера *НКТ* класса I в корнях заключается в удалении ионов  $Na^+$  из ксилемы в корнях, чтобы уменьшить их содержание в побегах [12–14]. Следовательно, чем выше уровень экспрессии транспортеров *НКТ 1;4*, тем меньше токсичных ионов остаётся в клетке. Однако, при постоянном воздействии засоления на пше-

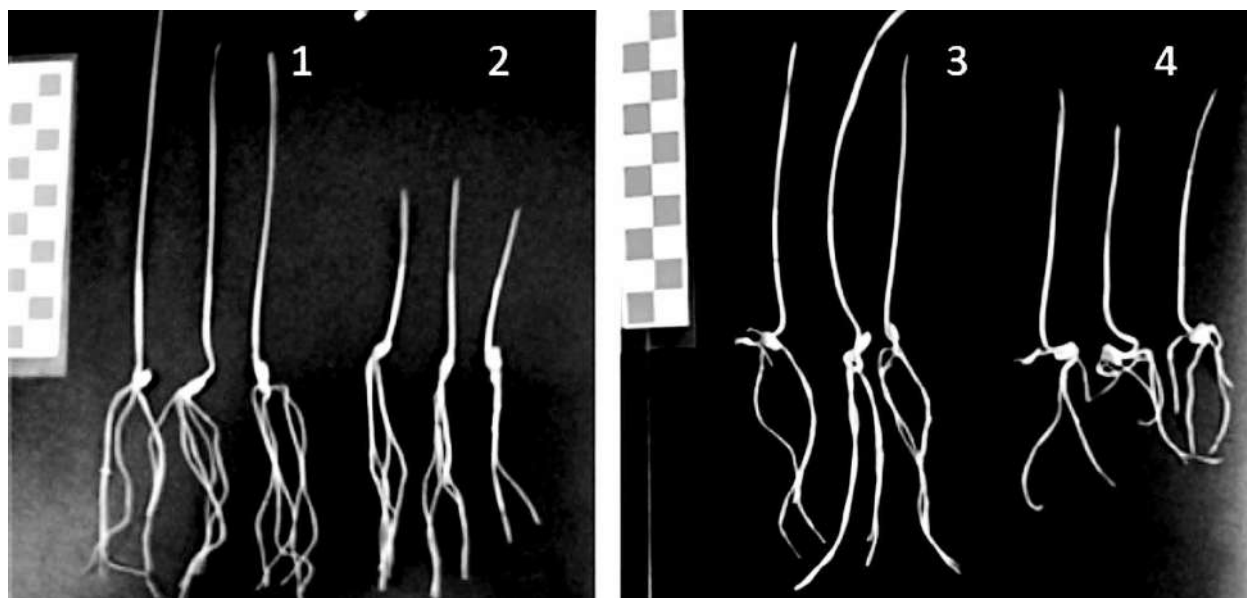


Рис. 2. Влияние 150 мМ NaCl на рост твёрдой (*Triticum durum*) (1, 2) и мягкой пшеницы (*Triticum aestivum*) (3, 4): 1, 3 – контроль, 2, 4 – 150 мМ NaCl

Fig. 2. Influence of 150 mM NaCl on the growth wheat *Triticum durum* (1, 2) and *Triticum aestivum* (3, 4): 1, 3 – control, 2, 4 – 150 mM NaCl

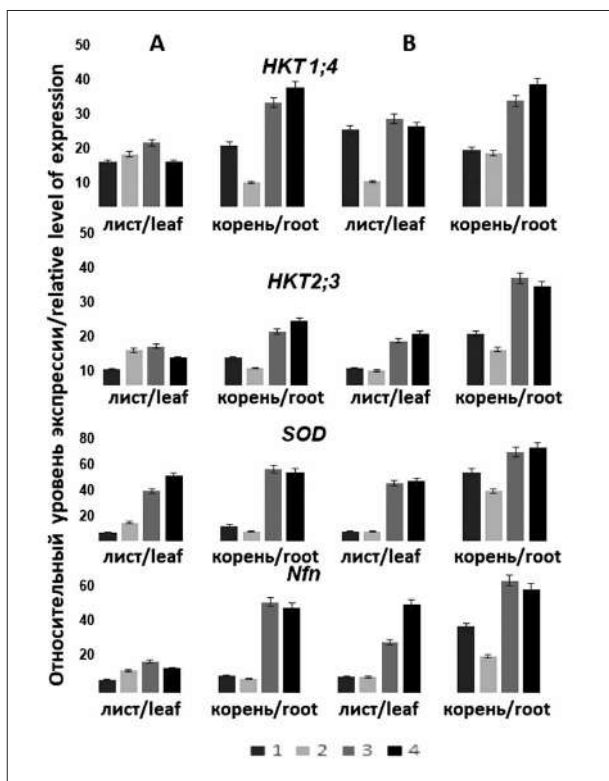


Рис. 3. Относительный уровень экспрессии генов в *Triticum durum* (А) и *Triticum aestivum* (В): 1 – контроль (вода), 2 – 150 мМ NaCl, 3 – перевод из воды в 150 мМ NaCl, 4 – перевод из 150 мМ NaCl на воду

Fig. 3. Relative level of expression genes in wheat *Triticum durum* (А) and *Triticum aestivum* (В): 1 – control (water), 2 – 150 mM NaCl, 3 – transfer from water into 150 mM NaCl, 4 – transfer from 150 mM NaCl into water

ницу из данных, представленных на рисунке 3, наблюдается обратная зависимость: чем выше уровень экспрессии транспортеров *HKT 1;4*, тем сильнее морфологические изменения у растения.

Так, у твёрдой пшеницы уровень экспрессии *HKT 1;4* в побегах увеличивается в присутствии NaCl, а высота побега уменьшается (хоть и незначительно). У мягкой пшеницы уровень экспрессии в побегах в присутствии NaCl уменьшается, а высота побегов остаётся без изменения. Совсем другая картина наблюдается в корнях мягкой пшеницы: уровень экспрессии транспортера *HKT 1;4* практически не изменяется, а длина корней сильно меняется. Вероятно, в условиях постоянного воздействия хлоридного засоления растение адаптируется к таким условиям и роль ионных транспортеров уменьшается. Чем сильнее подавляется экспрессия транспортеров *HKT 1;4*, тем сорт пшеницы более устойчив к действию постоянного воздействия NaCl.

Изменения условий выращивания пшеницы: замена водной среды на среду, содержащую 150 мМ NaCl, и замена солевой среды на воду приводит к увеличению уровня экспрессии гена *HKT 1;4*. По величине экспрессии гена *HKT 1;4* в пшенице можно судить об устойчивости или чувствительности сорта к солевому стрессу. Уровень экспрессии в корнях обоих сортов пшеницы увеличивается более чем в 2 раза по сравнению с листьями и в 3–4 раза по сравнению с контрольными вариантами. Интересно отметить, что экспрессия гена *HKT 1;4* в побегах твёрдой и мягкой пшеницы при солевом стрессе (изменение состава среды с воды на соль) выше, чем при водном стрессе (изменение состава среды с соли на воду), а в корнях обнаружена обратная зависимость.

Суперэкспрессия этого гена как в листьях, так и, особенно, в корнях, приводит к увеличению устойчивости растения к токсичному воздействию ионов натрия. Действительно, в обоих сортах пшеницы не было отмечено практически никаких морфологических изменений в результате действия стресса. Следовательно, именно изменение условий выращивания приводит к увеличению экспрессии гена *HKT* подсемейства 1, т. е. к увеличению его роли в выведении ионов натрия из клеток и, следовательно, к уменьшению поражения клеток в результате токсичного действия ионов натрия.

Транспортеры подкласса *HKT 2* переносят как ионы натрия, так и ионы калия. Ионные каналы имеют петли с четырьмя остатками глицина, замена даже одного из остатков глицина на серин может сопровождаться изменением селективности канала. Зависимость экспрессии генов *HKT 2;1* в обоих сортах пшеницы от солевого воздействия на наземную часть и на корневую систему имеет подобный характер с генами *HKT 1;4*. Присутствие высокой концентрации соли приводит к значительному увеличению экспрессии гена *HKT 2;1* как в побегах, так и в корнях, практически в 3–4 раза.

Можно предположить, что транспортеры класса *HKT 1* играют более важную роль в устойчивости растения к солевому стрессу, чем транспортеры класса *HKT 2*, который, скорее всего, выполняет дополнительную функцию в выведении токсичных ионов.

Изменение концентрации солей в воде, дисбаланс ионов и гиперосмотический стресс вызывают образование реактивных форм кислорода (ROS), что приводит к дальнейшему замедлению роста растений вплоть до гибели [17, 18]. Для уменьшения негативного влия-

ния ROS в растениях существуют различные механизмы. Одним из механизмов является ферментативное уменьшение токсикации ROS. В данной работе мы рассматривали экспрессию генов супероксиддисмутазы *SOD* и *Nfn*.

При длительном выращивании пшеницы в присутствии 150 мМ NaCl в корнях мягкой пшеницы уровень экспрессии *SOD* более высокий, чем в корнях твёрдой пшеницы, что может указывать на повышенный уровень ROS у мягкой пшеницы, образованных при воздействии высокой концентрации соли (рис. 3). Образование высокого содержания супероксида в корнях мягкой пшеницы под действием NaCl может приводить к морфометрическим изменениям, что и наблюдается в действительности: значительное уменьшение длины корня у пшеницы Оренбургская 22.

При изменении условий выращивания пшеницы уровень экспрессии *SOD* увеличивается в 3–4 раза, что указывает на высокие адаптивные свойства этих сортов пшеницы к солевому стрессу.

Уровень экспрессии гена *Nfn* имеет сходный характер с геном *SOD*, кроме низкого уровня экспрессии его в листьях твёрдой пшеницы сорта Оренбургская 10, что, скорее всего, указывает на взаимосвязь этих генов между собой.

### Заключение

Изучение экспрессии генов-транспортеров *HKT* и генов *SOD* и *Nfn* является важным для характеристики солеустойчивости пшеницы. Уровень экспрессии генов семейств *HKT*, *SOD* и *Nfn* зависит от содержания NaCl в среде, изменения уровня экспрессии этих генов, вероятно, происходят по одному механизму и, скорее всего, они взаимосвязаны. Обнаружено, что изменение условий выращивания пшеницы сопровождается изменением экспрессии генов *HKT*, *SOD* и *Nfn*. При постоянном воздействии засоления растение адаптируется к таким экстремальным условиям и роль ионных транспортеров уменьшается: чем сильнее снижается уровень экспрессии транспортеров *HKT* 1;4, тем сорт пшеницы более устойчив к длительному воздействию NaCl.

Увеличение уровня экспрессии генов семейства *HKT*, *SOD* и *Nfn* в корнях и в листьях пшеницы сортов Оренбургская 10 и Оренбургская 22 в условиях солевого стресса связано с быстрым восстановлением ионного баланса  $K^+/Na^+$  и удалением токсичных ионов  $Na^+$  и ROS, т. е. защитной функцией и увели-

чением адаптивных свойств разных сортов пшеницы. Обнаружена тканевая специфичность экспрессии  $K^+/Na^+$ -транспортеров у пшеницы в ответ на солевой стресс. Если относительный уровень экспрессии генов *HKT* в листьях увеличивается незначительно, то в корнях, как твёрдой, так и мягкой пшеницы, увеличивается в 2–3 раза по сравнению с контролем. Можно предположить, что основная роль ионных транспортеров – блокировать транспорт токсичных ионов из корней в побег и их выведение из корней.

На основании полученных данных следует, что сорта твёрдой и мягкой пшеницы имеют разную устойчивость к длительному воздействию NaCl, но оба сорта имеют высокую устойчивость к его кратковременному воздействию.

Понимание механизмов ионного транспорта важно для выяснения функции *HKT* во всём растении. Выяснение тканеспецифичной экспрессии *HKT*, *SOD* и *Nfn* и их механизмов контроля представляет интерес для увеличения толерантности растения к солевому стрессу.

*Работа выполнена по госзаданию АААА-А17-117091460012-8 и при финансовой поддержке гранта РФФИ № 18-016-00150.*

### References

- Balandrán-Quintana R.R., Mercado-Ruiz J.N., Mendoza-Wilson A.M. Wheat bran proteins: a review of their uses and potential // Food Reviews International. 2015. V. 31. P. 279–293. doi: 10.10110.1016/j.foodchem.2016.01.005
- Belozerova A.A., Bome N.A. Study of the reaction of spring wheat to salinization by the variability of morphometric parameters of seedlings // Fundamentalnye issledovaniia. 2014. No. 12–2. P. 300–306 (in Russian).
- Munns R., Tester M. Mechanisms of salinity tolerance // Annu Rev Plant Biol. 2008. V. 59. P. 651–681. doi: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911
- Tuteja N. Mechanisms of the high salinity tolerance in plants // Methods in Enzymology. 2007. V. 428. P. 419–438. doi: 10.1016/S0076-6879(07)28024-3
- DeRose-Wilson L., Gaut B.S. Mapping salinity tolerance during Arabidopsis thaliana germination and seedling growth // PLoS One. 2011. V. 6 (8). P. 1–12. doi: 10.1371/journal.pone.0022832
- Rains D.W., Epstein E. Transport of sodium in plant tissue // Science. 1965. V. 148. P. 1611. doi: 10.1126/science.148.3677.1611
- Flowers T.J., Läuchli A. Sodium versus potassium: substitution and compartmentation // Inorganic Plant Nutrition. 1983. V. 15b. P. 651–681.

8. Murguía J.R., Bellés J.M., Serrano R. A salt-sensitive 3(2'),5'-bisphosphate nucleotidase involved in sulfate activation // *Science*. 1995. V. 267. P. 232–234. doi: 10.1126/science.7809627
9. Tsugane K., Kobayashi K., Niwa Y., Ohba Y., Wada K., Kobayashi H. A recessive Arabidopsis mutant that grows photoautotrophically under salt stress shows enhanced active oxygen detoxification // *Plant Cell*. 1999. V. 11. P. 1195–1206. doi: 10.1105/tpc.11.7.1195
10. Wu S.J., Ding L., Zhu J.K. *SOS1*, a genetic locus essential for salt tolerance and potassium acquisition // *Plant Cell*. 1996. V. 8. P. 617–627. doi: 10.1105/tpc.8.4.617
11. Apse M.P., Aharon G.S., Snedden W.A., Blumwald E. Salt tolerance conferred by overexpression of a vacuolar Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> antiport in *Arabidopsis* // *Science*. 1999. V. 20. P. 1256–1258. doi: 10.1126/science.285.5431.1256
12. Apse M.P., Blumwald E. Na<sup>+</sup> transport in plants // *FEBS Lett*. 2007. V. 581. P. 2247–2254. doi:10.1016/j.febslet.2007.04.014
13. Jabnourne M., Espeout S., Mieulet D., Fizames C., Verdeil J.L., Conéjéro G., Rodríguez-Navarro A., Sentenac H., Guiderdoni E., Abdely C., Véry A.A. Diversity in expression patterns and functional properties in the rice *HKT* transporter family // *Plant Physiol*. 2009. V. 150. P. 1955–1971. doi: 10.1104/pp.109.138008
14. Munns R., James R.A., Xu B., Athman A., Conn S.J., Jordans C., Byrt C.S., Hare R.A., Tyerman S.D., Tester M., Plett D., Gilliam M. Wheat grain yield on saline soils is improved by an ancestral Na<sup>+</sup> transporter gene // *Nat. Biotechnol*. 2012. V. 11. P. 360–364. doi: 10.1038/nbt.2120
15. Houmani H., Rodríguez-Ruiz M., Palma J.M., Abdely C., Corpas F.J. Modulation of superoxide dismutase (SOD) isozymes by organ development and high long-term salinity in the halophyte *Cakile maritima* // *Protoplasma*. 2016. V. 253. P. 885–894. doi: 10.1007/s00709-015-0850-1
16. Buckel W., Thauer R.K. Flavin-based electron bifurcation. A new mechanism of biological energy coupling // *Chem Rev*. 2018. V. 118. P. 3862–3886. doi: 10.1021/acs.chemrev.7b00707
17. Foyer C.H., Noctor G. Redox regulation in photosynthetic organisms: signaling, acclimation, and practical implications // *Antioxid. Redox Signal*. 2009. V. 11. P. 861–906. doi: 10.1089/ars.2008.2177
18. Kreslavskii V.D., Los D.A., Allakhverdiev S.I., Kuznetsov V.V. The signal role of reactive oxygen species in plants stress // *Fiziologiya rasteniy*. 2012. V. 59. P. 163–178 (in Russian).