

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
«ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЙ БИОТЕХНОЛОГИИ»

На правах рукописи



БОГОУТДИНОВА ЛИЛИЯ РАШИДОВНА

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА ГЕНОТИПОВ ТОМАТА ПО
СОЛЕУСТОЙЧИВОСТИ В УСЛОВИЯХ *IN VITRO***

Специальность: 1.5.21. Физиология и биохимия растений

Диссертация на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук, доцент
М.Р. Халилуев

СОДЕРЖАНИЕ

УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ:	7
ВВЕДЕНИЕ.....	8
ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ.....	14
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	14
1.1. Общие аспекты воздействия засоления на растения	14
1.1.1.Изменения ионного баланса при солевом стрессе у растений	15
1.1.2. Изменения осмотического баланса у растений при солевом стрессе..	16
1.1.3. Биохимические изменения у растений при засолении.....	17
1.1.4. Изменения фотосинтеза и дыхания у растений при засолении.....	20
1.1.5. Цитологические изменения в растениях при солевом стрессе	222
1.2. <i>Solanum lycopersicum</i> L. и его дикорастущие родственники в условиях засоления	25
1.2.1. Влияние засоления на прорастание семян томата	27
1.2.2. Влияние засоления на морфометрические характеристики вегетирующих растений томата.....	28
1.3. Физиолого-биохимические изменения растений томата при засолении..	30
1.3.1. Водопоглотительная способность корней в условиях солевого стресса	30
1.3.2. Изменение фотосинтеза у томата при засолении.....	31
1.3.3. Изменения газообмена у томата в условиях засоления.....	32
1.3.4. Изменение минерального питания томата в условиях засоления	31
1.4. Биохимические изменения у томата при засолении	34

1.5. Цитологические изменения клеток томатов в условиях засоления	36
1.6. Методы оценки солеустойчивости	38
1.6.1. Количественная оценка влияния засоления на морфометрические показатели растений: деструктивный и недеструктивный подходы.....	39
1.6.2. Количественная оценка влияния засоления на транспорт воды в растениях	39
1.6.3. Количественная оценка влияния засоления на биохимические характеристики растений.....	41
ГЛАВА 2. ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	1
2.1. Растительный материал	42
2.2. Постановка эксперимента рулонным методом.....	45
2.3. Получение асептических проростков томата и проведение сравнительной оценки генотипов в условиях NaCl засоления <i>in vitro</i>	46
2.4. Определение морфометрических показателей.....	48
2.5. Биохимические показатели	48
2.5.1. Количественное содержания пролина.....	48
2.5.2. Определение количественного содержания фотосинтетических пигментов	49
2.5.3. Определение содержание легкорастворимых солей и отдельных ионов	50
2.5.4. Определение содержания фенольных соединений и флавоноидов	50
2.6. Измерение дыхательного и фотосинтетического CO ₂ -газообмена у растений, культивируемых в условиях <i>in vitro</i>	51

2.7 Цитофотометрический анализ распределения клеток корневой меристемы по фазам клеточного цикла.....	52
2.8. Световая, трансмиссионная (ТЭМ) и сканирующая (СЭМ) электронная микроскопия.....	53
2.9. Статистическая обработка результатов эксперимента	57
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ.....	58
3.1. Обоснование выбора объекта исследования для сравнительной оценки генотипов томата по солеустойчивости с применением метода рулонной культуры.	58
3.2. Сравнительная оценка генотипов томата с использованием метода рулонной культуры	60
3.2.1. Влияние различных концентраций хлорида натрия на морфометрические показатели	60
3.2.2. Влияние различных концентраций хлорида натрия на содержание легкорастворимых солей и отдельных ионов	63
3.2.3. Влияние различных концентраций хлорида натрия на структурную организацию устьичного аппарата.....	65
3.2.4. Влияние различных концентраций хлорида натрия на содержание фотосинтетических пигментов	69
3.2.5. Влияние различных концентраций хлорида натрия на содержание фенольных соединений и флавоноидов	73
3.2.6. Комплексная сравнительная характеристика генотипов томата по устойчивости к NaCl засолению	76
3.3. Влияние различных концентраций хлорида натрия на морфометрические параметры томата линии ЯЛФ и сорта Рекодсмен.....	79

3.3.1. Влияние хлорида натрия на число регенерированных корней и их длину	79
3.3.2. Влияние хлорида натрия на сырую и сухую биомассу корней	83
3.3.3. Влияние различных концентраций хлорида натрия на морфометрическую характеристику побега	85
3.3.4. Влияние различных концентраций хлорида натрия на оводненность тканей корня и побега	87
3.4. Влияние различных концентраций хлорида натрия на фотосинтетический и дыхательный CO ₂ -газообмен.....	89
3.5. Влияние хлорида натрия на биохимические показатели	91
3.6 Влияние хлорида натрия на анатомо-морфологическую структуру клеток корня	95
3.6.1. Влияние хлорида натрия на степень вакуолизации, а также среднюю площадь клеток первичной коры и центрального цилиндра корня	95
3.6.2. Влияние хлорида натрия на длину клеток колумеллы и эпидермиса чехлика.....	102
3.7. Влияние хлорида натрия на S ядрышка / S ядра в клетках первичной коры и центрального цилиндра корня.....	102
3.8. Влияние NaCl на распределение клеток корневой меристемы по фазам клеточного цикла	104
3.9 Иммуноцитохимическое выявление α-тубулина в интерфазных клетках корня проростков томата при действии NaCl	106
3.10. Влияние хлорида натрия на анатомо-морфологическую характеристику клеток эпидермиса и паренхимы коры гипокотилиа	108

3.11. Влияние хлорида натрия на анатомо-морфологические показатели семядолей томата.....	112
3.12. Влияние хлоридного засоления на ультраструктурную организацию клеток губчатого мезофилла семядолей томата	115
3.13. Влияние хлоридного засоления на ультраструктурную организацию различных компартментов в клетках корня.....	119
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	128
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	134

Условные обозначения:

ЕС – электропроводность почвенного раствора

АБК – абсцизовая кислота

АФК - активные формы кислорода

МДА – малоновый диальдегид

СОД – супероксиддисмутаза

ФС I – фотосистема I

ФС II – фотосистема II

Хл а – хлорофилл а

Хл б – хлорофилл b

ИУК – индолуксусная кислота

ПЭГ – полиэтиленгликоль

ИМК – 3-индолилмасляная кислота

МС – питательная среда Мурасиге-Скуга

ИИФ – интенсивность истинного фотосинтеза

ИТД – интенсивность темнового дыхания

СЭМ – сканирующая электронная микроскопия

ТЭМ – трансмиссионная электронная микроскопия

S ядрышка / $S_{\text{ядра}}$ – ядрышко-ядерное соотношение (отношение площади ядрышка конкретной клетки к площади ядра этой же клетки)

КЦЦК – клетки центрального цилиндра корня

КПКК – клетки первичной коры корня

Введение

Актуальность исследования. Понимание адаптивных механизмов солеустойчивости растений является неотъемлемой частью многих физиолого-биохимических и молекулярно-генетических исследований, результаты которых в последние десятилетия все чаще находят применение в селекционном процессе. Согласно сведениям ФАО площадь засоленных почв в мире, включая щелочное засоление, достигает 950 млн. га. Томат (*Solanum lycopersicum* L.) – высокочувствительная к засолению культура. Пороговое значение электропроводности почвенного раствора (ЕС) для томата составляет 2,5 дСм/м (Chinnusamy et al., 2005), что по классификации ФАО соответствует почве со слабой степенью засоления (ЕС = 2,0–4,0 дСм/м). Томат – удобный модельный объект для изучения механизмов устойчивости растений к засолению благодаря наличию большого количества морфологических признаков, четко идентифицируемых на различных этапах онтогенеза (Yan et al., 2018; Zhang, Dai, 2019), а также воспроизводимых методик культивирования изолированных органов и тканей в условиях *in vitro* (Bhatia et al., 2004).

Необходимым требованием при изучении механизмов устойчивости растений к стрессовым воздействиям абиотической природы и, в частности, к засолению, является создание и поддержание константных контролируемых условий, которые достаточно сложно достичь при тестировании в вегетационных сосудах в условиях защищенного грунта или же вовсе невозможно при проведении полевых испытаний (Гончарова, 2011; Huang et al., 2016). Это обусловлено тем, что изменяющиеся факторы окружающей среды (температура, относительная влажность воздуха, интенсивность освещения, степень загрязнённости воздуха и др.) кардинальным образом влияют на реакцию растений при действии засоления, которая может проявляться как в ее усилении, так и в маскировании (Saddiq et al., 2018). Отмеченных недостатков лишена система тестирования растений в экспериментальных условиях *in vitro*. Немаловажным является и то, что в ряде исследовательских работ установлена прямая взаимосвязь между устойчивостью к засолению *in vitro* и взрослых растений *ex vitro* (Elazab et al., 2023). Данная

тенденция отмечена у культурного и диких видов томата (Pailles et al., 2020), а также растений семейства *Cucurbitaceae* (дыня, арбуз, огурец) (Barage, 2002).

В настоящее время многие физиолого-биохимические исследования направлены на понимание адаптивных реакций растений в условиях засоления, а также на поиски соответствующих маркеров для выявления доноров устойчивости. Таким образом, разработка комплексной системы оценки генотипов томата по устойчивости к засолению NaCl на ранних этапах развития в условиях *in vitro* с использованием морфометрических, биохимических и цитологических характеристик может способствовать повышению эффективности селекции на устойчивость растений к солевому стрессу.

Цель и задачи диссертационной работы

Целью настоящего исследования является проведение комплексной сравнительной физиолого-биохимической оценки генотипов томата на ранних этапах онтогенеза по устойчивости к засолению, индуцированному NaCl, с помощью лабораторных методов на организменном, органном, тканевом и клеточном уровнях.

На основании поставленной цели были сформулированы следующие задачи:

1. Методом рулонной культуры провести скрининг генотипов томата по устойчивости к засолению с использованием морфометрических и физиолого-биохимических показателей;
2. На модели контрастных по устойчивости к хлоридному засолению генотипов томата (линии ЯЛФ и сорта Рекордсмен) разработать эффективную систему их сравнительной оценки *in vitro* на модели проростков, выровненных по габитусу и стадии развития;
3. Проанализировать морфометрические (число и длина *de novo* регенерированных корней, а также сырая и сухая биомасса корней и побегов) и физиолого-биохимические (оводненность, дыхательный и фотосинтетический CO₂-газообмен, а также содержание пролина, и фотосинтетических пигментов) показатели томата линии ЯЛФ и сорта Рекордсмен в условиях засоления *in vitro*;

4. Изучить влияние засоления *in vitro* на анатомо-морфологическую характеристику различных тканей корня, гипокотилия и семядольного листа, а также ультраструктурную организацию клеток корня и фотосинтезирующих тканей томата селекционной линии ЯЛФ и сорта Рекордсмен;

5. Провести иммуноцитохимический анализ тубулинового цитоскелета, а также цитофотометрический анализ распределения клеток меристемы по фазам клеточного цикла у корней томата линии ЯЛФ и сорта Рекордсмен, *de novo* регенерированных в условиях засоления *in vitro*.

Научная новизна работы. В работе впервые применён новый методологический подход для сравнительной оценки генотипов томата в условиях NaCl засоления *in vitro* по комплексу физиолого-биохимических и цитологических показателей на организменном, органном, тканевом и клеточном уровнях организации. Данный методологический подход подразумевает использование в качестве исходного растительного материала выравненных по габитусу асептических ювенильных проростков томата, что позволяет получать корректные экспериментальные данные сравнительной оценки в константных контролируемых условиях. При этом сравнительная оценка по морфометрическим, физиолого-биохимическим и цитологическим показателям осуществляется на модели проростков, у которых индуцированный ризогенез происходил непосредственно на питательной среде для укоренения с добавлением 0,2 мг/л 3-индолилмасляной кислоты (ИМК), а также различных концентраций NaCl, что крайне важно для получения достоверных качественных и количественных характеристик. На модели контрастных по устойчивости к хлоридному засолению растений томата (линии ЯЛФ и сорта Рекордсмен) установлен ряд морфологических (количество и длина *de novo* образованных корней, сырая и сухая биомасса корней и побега, их оводнённость), цитологических (размеры клеток тканей различных органов проростка, изменение ультраструктурной организации ядерного компартмента, а также пластид и митохондрий) и физиолого-биохимических (количественное содержание фотосинтетических пигментов и пролина) показателей, пригодных для скрининга генотипов с улучшенными характеристиками по данному признаку.

Теоретическая и практическая значимость работы. Изучение механизмов устойчивости растений к засолению предполагает необходимость комплексного подхода в изучении различных физиолого-биохимических и структурно-функциональных характеристик при соблюдении константных контролируемых условий для получения корректных для интерпретации экспериментальных данных. Применение разработанного комплексного подхода для сравнительной оценки растений томата по ряду морфометрических, физиолого-биохимических и цитологических показателей может быть использовано для скрининга генотипов томата с повышенной устойчивостью к засолению. Кроме того, он может быть также успешно применен и на других модельных объектах, а также практически значимых культурах, не имеющих трудностей в отношении индуцированного ризогенеза в условиях *in vitro*, а также других стрессов абиотической природы (например, тяжелые металлы, засуха и другие), имитируемых в условиях *in vitro*. Результаты работы могут быть использованы в учебном процессе при чтении лекций и проведения лабораторно-практических занятий по курсу «Физиология растений», «Культура растительных клеток и тканей».

Апробация работы. По материалам диссертации опубликовано 11 научных работ, в том числе 5 статей в рецензируемых научных журналах и изданиях, рекомендованных ВАК Минобрнауки РФ, а также 8 тезисов в сборниках всероссийских и международных научных конференциях и симпозиумах.

Положения, выносимые на защиту:

1. Разработанный методологический подход для сравнительной оценки проростков томата в условиях засоления *in vitro* более эффективен по сравнению с лабораторным методом рулонной культуры.

2. Одинаковые по габитусу и стадии развития фрагменты надземной части ювенильных проростков позволяют получить достоверные и корректные для интерпретации экспериментальные данные для сравнительной физиолого-биохимической оценки различных генотипов томата в условиях засоления *in vitro*.

3. Выявлены различные морфометрические (число и длина *de novo* регенерированных корней, а также сырая и сухая биомасса корней и побегов),

физиолого-биохимические (оводненность, дыхательный и фотосинтетический CO₂-газообмен, а также содержание пролина и фотосинтетических пигментов) и анатомо-морфологические (размеры клеток корней, гипокотилей и семядолей, а также изменения ультраструктурной организации пластид, митохондрий и ядра) показатели, которые могут быть применены для сравнительной оценки генотипов томата по устойчивости к засолению в условиях *in vitro* на организменном, органном, тканевом, и клеточном уровнях.

4. Распределение клеток корней меристемы по фазам клеточного цикла, а также реорганизация тубулинового цитоскелета у *de novo* корней, регенерированных в различных условиях NaCl засоления *in vitro*, являются эффективными цитологическими критериями для сравнительной оценки генотипов томата на клеточном уровне.

Объект исследования. Растительным материалом для исследований служили генотипы томата различного эколого-географического происхождения (Астраханский, Белый Налив, Бычье Сердце, Гей, Рекордсмен, Парадигма, Юрьевский), включенные в Государственный реестр селекционных достижений РФ на 2024 год, а также семенная линия ЯЛФ, используемая в качестве отцовской формы для получения F1 гибрида Юниор.

Степень достоверности работы подтверждается достаточным количеством воспроизводимых результатов, прошедших статистическую обработку, а также публикацией результатов в рецензируемых журналах и представлением материалов исследования на международных и всероссийских конференциях.

Личный вклад автора в проведенные исследования состоит в непосредственном участии, планировании и проведении экспериментов, анализе полученных данных и представлении результатов для их публикации (совместно с соавторами по публикациям), оформлении текста диссертации и автореферата диссертации. Значительная часть экспериментальной работы выполнена соискателем самостоятельно.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа состоит из введения, обзора литературы, описания методов и объектов исследования,

результатов и их обсуждения, заключения, выводов и списка цитируемой литературы, включающего 356 источник. Материалы диссертации изложены на 176 страницах текста, включая 35 рисунков и 4 таблицы.

Основная часть

Глава 1. Обзор литературы

1.1. Общие аспекты воздействия засоления на растения

Известно, что более 20% обрабатываемых земель в мире подвержены засолению (Machado, Serralheiro, 2017; Balasubramaniam et al., 2023). Оно бывает первичным, возникающим в результате естественных процессов, таких как подъем уровня грунтовых вод, накопление солей на поверхности почвы в результате испарения, и вторичным, обусловленный деятельностью человека (Shahid et al., 2018; Mukhopadhyay et al., 2021). Солевой стресс оказывает негативное влияние на морфологические и биохимические функции многих растений, включая растения рода *Solanum*, ингибирует прорастание семян, а также снижает их рост, биомассу (Zhang, Dai, 2019). Например, при культивировании картофеля *in vitro* внесение в среду 50 мМ NaCl приводило к снижению роста побега на 17.5% по сравнению с контролем и уменьшению площади листовой поверхности на 35%, при этом не влияя на рост корня. Увеличение концентрации NaCl до 75–100 мМ не ингибировало рост, тогда как 125 и 150 мМ NaCl вызывали максимальное его подавление. В этом случае длина побега и корня снижалась на 37% и 25% соответственно (Zhang, Dai, 2019).

Засоление снижает водный потенциал почвы, в результате чего нарушается тургор растений, что, в конечном итоге, приводит к осмотическому стрессу (Navada et al., 2020). Повышение эффективности использования воды в условиях засоления может быть основным механизмом преодоления негативных последствий стресса (Pedranzani et al., 2003). Ответные реакции растений на солевой стресс включают поддержание ионного гомеостаза, компартментализацию и перенос ионов, регуляцию осмоса (Jha et al., 2019; Benjamin et al., 2020), изменения уровня эндогенных фитогормонов (Rao et al., 2016; Altaf et al., 2023). Способность клеток поддерживать водный баланс при солевом стрессе связана с водной проницаемостью мембран, которая, в свою очередь, зависит от аквапоринов и состава липидов в липидном бислое (Шапигузов, 2004; Халилова и др., 2016), поскольку действие стрессоров приводит к качественным и количественным

изменениям состава жирных кислот мембранных липидов. На водный режим растений и, в частности, на интенсивность транспирации и доступность воды, также оказывают влияние изменения устьичного аппарата. Способность растений быстро закрывать устьица при засолении питательного раствора способствует формированию солеустойчивости (Белова, Кравченко, 2018).

Устойчивость растений к солевому стрессу опосредована различными биохимическими путями, регулируемыми поглощение воды и ионный гомеостаз (Ludwiczak et al., 2021). Поддержание ионного гомеостаза достигается, в первую очередь, за счет поглощения ионов и их накопления в клеточных компартментах (Anschütz et al., 2014; Mostofa et al., 2022).

Ограничение транспорта и накопления токсичных ионов в растениях осуществляется путём снижения уровня транспирации (минимизируя перенос токсичных ионов в побег), накоплением в вакуолях токсичных ионов или, наоборот, выведением ионов из побега, а также регулированием их концентрации в транспирационном потоке (Sun et al., 2010). Это достигается транспортом ионов в старые листья, выведением их с помощью солевых железок (у галофитов) и увеличением выхода электролитов в изоосмотическую среду (Баранова, Гулевич, 2006).

1.1.1. Изменения ионного баланса при солевом стрессе у растений

Одним из важнейших направлений исследований растений в условиях засоления является изучение механизмов переноса ионов хлора и натрия. Во время солевого стресса при повышенной концентрации Na^+ в почвенном растворе усиливается конкуренция ионов натрия с ионами калия, поскольку оба иона имеют один и тот же транспортный механизм (Munns, Tester, 2008). Показано, что поглощение Na^+ через Na^+ -проводящие каналы связано с работой K^+ -проводящих каналов (Martínez et al., 2005; Shabani et al., 2024). Сильная деполяризация мембраны, вызванная высокой концентрацией Na^+ , приводит к усилению оттока и уменьшению притока K^+ (Shabala et al., 2013). Избыточное содержание в цитозоле Na^+ приводит к вытеснению K^+ и снижению активности многих белков. K^+ выполняет важные структурные, сигнальные и метаболические функции в растении,

поэтому нарушение Na^+/K^+ соотношения приводит к дисбалансу режима питания (Cramer, 2002). Сам же вакуолярный Na^+ выводится из клеток при помощи тонопластных Na^+/H^+ -антипортеров, работа которых зависит от градиента концентраций (Arif et al., 2020). При засолении различные анионные каналы участвуют в пассивном переносе катионов и также способствуют притоку Cl^- в ткани корней и побегов (Isayenkov, Maathuis, 2019). Умеренно высокие концентрации Na^+ и Cl^- (электропроводность (ЕС, от английского electrical conductance) составляет 3–5 дСм·м⁻¹) в почвенном растворе ингибируют поглощение NH_4^+ , NO_3^- , K^+ и Ca^{2+} (Aktas et al., 2006). Так, показано, что в ответ на засоление в корневой системе растений рода *Solanum* содержание натрия возрастало в 25–45 раз, тогда как в надземной части – в 78–114 раз по сравнению с контролем (Ефимова и др., 2018).

У многих растений солевой стресс подавляет поглощение нитратов (Flores et al., 2004; Яо и др., 2008) в результате антагонизма между Na^+ и Cl^- в среде, осмотических эффектов, ограничивающих транспирацию и отток ионов к корням, а также повреждения системы транспорта нитратов (Grattan, Grieve, 1994). Ингибирование поглощения азота также может происходить за счет антагонизма между $\text{NH}_4^+/\text{Na}^+$, а также $\text{NO}_3^-/\text{Cl}^-$ (Shawer, 2014), снижения водопоглощающей способности растений, деполяризации клеточных мембран при высокой концентрации Na^+ (Suhayda et al., 1990) и подавления экспрессии генов, ответственных за ассимиляцию NH_4^+ (Wang et al., 2012; Яо и др., 2008).

1.1.2. Изменения осмотического баланса у растений при солевом стрессе

Регуляция осмоса необходима для поддержания тургора у растений, находящихся в условиях солевого стресса. Осмотический стресс, возникающий при засолении, нарушает рост и развитие растений (Zahra et al., 2020). Повышенный синтез осмолитов для поддержания высокого осмотического потенциала цитозоля сопряжен со значительными энергетическими затратами для растения. Основными осмопротекторами, синтезируемыми растениями для защиты клеточных структур, являются пролин, глицин бетаин и растворимые сахара (Sharma et al., 2019). В результате накопления в вакуоли заряженных частиц нарушается внутриклеточное

осмотическое равновесие между цитозолем и вакуолью, которое может восстанавливаться за счёт синтеза и аккумуляции в цитозоле органических осмолитов, таких как пролин (Hare et al., 1998; Ghosh et al., 2022).

Концентрация пролина в листьях отрицательно коррелирует с накоплением Na^+ (Almeida et al., 2014). Так, высокий уровень пролина в условиях засоления отмечен как в корнях, так и в листьях растений *Artemisia lerchiana* Weber и *Plantago major* L. У *Geum urbanum* L. повышенное содержание пролина наблюдалось только в листьях (Карташов и др., 2008). При 125 мМ NaCl уровень пролина в корнях растений картофеля изменялся и был в 38 и 19 раз ниже, чем в листьях и стеблях соответственно (Ефимова и др., 2018).

Пролин также участвует в поддержании баланса поглощения света во время фотосинтеза/использования НАДФ*Н при фиксации углерода и в дезактивации гидроксильных радикалов (Kavi et al., 2005). Так, выращивание растений в условиях хлоридного засоления при высокой интенсивности света приводило к накоплению в цитозоле пролина, которое может увеличивать солеустойчивость проростков пшеницы (Иванов, 2010).

1.1.3. Биохимические изменения у растений при засолении

Высокие концентрации солей вызывают нарушение биохимических процессов, что приводит к снижению урожайности растений (Kusvuran et al., 2016; Abdelaal et al., 2022). В целом, отмечается двухстадийная реакция растений на солевой стресс: в первую фазу, длящуюся от суток до недели, преобладает действие осмотического стресса; во вторую, продолжительностью от нескольких недель до месяцев, преобладает токсическое влияние ионов. Продолжительность солевого стресса является важным фактором для накопления активных форм кислорода (АФК) и малонового диальдегида (МДА). Так, Al Hassan с соавторами (Al Hassan et al., 2015) в своём исследовании зафиксировали значительное увеличение содержания МДА при засолении через 33 суток. АФК выполняют важные функции в сенсорных и сигнальных реакциях растений как в нормальных условиях, так и при воздействии стрессовых факторов (Basu, Kumar, 2024).

Увеличение выработки АФК может быть обусловлено повышением концентрации токсичных ионов в тканях растений (Abogadallah, 2010; You, Chan, 2015). Окислительный стресс, возникающий из-за высоких концентраций АФК, способен вызывать повреждение ферментов, нуклеиновых кислот, а также нарушать функционирование хлоропластов и митохондрий, изменяя гомеостаз клеток (Scandalios, 1993). Для снижения отрицательного воздействия АФК в растениях синтезируются различные соединения и ферменты, играющие важную роль в защите клеток от окислительного стресса, такие как аскорбиновая кислота, фенольные соединения, супероксиддисмутаза (СОД), глутатионредуктаза, каталаза, пероксидаза (Kusvuran et al., 2016). СОД локализуется в митохондриях, хлоропластах и цитоплазме растений (Бараненко, 2006; Миттова, 2018). Активность СОД при неблагоприятных условиях среды может как уменьшаться, так и увеличиваться в зависимости от интенсивности и длительности воздействия стрессового фактора, а также вида и стадии развития самого растения. Так, было показано, что окислительный стресс, вызванный 100 мМ NaCl в течение 14 суток, повышал уровень перекисного окисления липидов и H_2O_2 у *Cryophytum crystallinum* L. (Hurst et al., 2004).

Общие фенолы и флавоноиды — вторичные метаболиты, имеющие важное значение для роста и развития растений (Mierziak et al., 2014). Флавоноиды придают разнообразную окраску растительным вегетативным и генеративным тканям для привлечения опылителей, а также оказывают существенное влияние на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок в тканях пестика (Samanta et al., 2011). Гидроксильные группы играют решающую роль в функциональной активности флавоноидов, причем чем больше их количество в молекуле, тем выше антиоксидантная активность соединения (Muzolf et al., 2008; Shen et al., 2022). Фенольные соединения присутствуют в большинстве семян растений, защищая их от патогенов и насекомых-вредителей, а также участвуют в их созревании (Routaboul et al., 2006; Samanta et al., 2011). Увеличение содержания фенолов и флавоноидов при биотическом и абиотическом стрессах указывает на их защитную

функцию (Parvin et al., 2019). Солевой стресс вызывает как ингибирующие, так и стимулирующие реакции в синтезе фенольных соединений (Abbasi et al., 2020).

Гормональный статус растений претерпевает изменения при солевом стрессе. Так, например, в листовых пластинках увеличивается концентрация абсцизовой кислоты (АБК) и цитокининов. В условиях солевого стресса АБК смягчает ингибирующее действие NaCl на такие важнейшие биохимические процессы как фотосинтез и транслокацию ассимилятов благодаря изменению потока ионов в замыкающих клетках устьиц и последующей регуляции их закрытия/открытия (Иванищев, 2019; Porova et al., 1995; Chen et al., 2022). Известно, что увеличение содержания АБК в листьях может быть связано с ее повышенным синтезом либо в корнях, либо в самих листьях (Christmann et al., 2005). Так, большее накопление АБК в клетках мезофилла листа по сравнению с клетками сосудистых пучков может говорить о том, что увеличение концентрации АБК при солевом стрессе связано с её синтезом в самих листьях. Таким образом, накопление АБК в фотосинтезирующих тканях не было связано с её притоком из корней, что подтвердило предположение индуцированного синтеза АБК в самих листьях при кратковременном действии засоления (Шарипова, 2021).

Индолилуксусная кислота (ИУК) — еще один гормон, который обычно синтезируется при засолении, смягчая негативные последствия осмотического и окислительного стрессов, участвуя во всех аспектах развития растения от прорастания до вегетативного роста и цветения. Накопление ИУК было продемонстрировано в листьях томатов, подвергшихся воздействию NaCl в диапазоне концентраций от 25 мМ до 100 мМ (Babu et al., 2012). Однако у дикого вида *Solanum chilense* (Dunal) Reiche и культурного томата сорта Ailsa Craig при 125 мМ NaCl, наоборот, показано снижение или отсутствие изменений общего количества ауксинов (Gharbi et al., 2017a). Содержание других фитогормонов у томата (этилен, гиббереллины, цитокинины, салициловая кислота и жасмонаты), а также соединения, участвующие в их биохимических путях (полиамины, бензойная кислота или аминокicloпропан-1-карбоновая кислота), показало изменчивую реакцию на засоление, что может быть связано с изменением их синтеза. Помимо

этого, содержание фитогормонов сильно зависит от сорта, вида солевого стресса и концентрации токсичных ионов, а также органа растения (de la Torre-González et al., 2017).

1.1.4. Изменения фотосинтеза и дыхания у растений при засолении

Одним из основных метаболических процессов, обеспечивающих устойчивость к стрессовым факторам, является фотосинтез. Фотосинтез происходит в хлоропластах, поэтому целостность и состояние мембранных тилакоидов, а также эффективность их функционирования имеет ключевое значение в регуляции устойчивости растений к стрессам (Астахова и др., 2011; Zahra et al., 2022). В литературе показана различная степень влияния NaCl на интенсивность фотосинтеза многих растений, которая меняется в зависимости от концентрации NaCl в почвенном растворе (Кузнецова и др., 2014; Гуцалова, Улесов, 2021). Ингибирование фотосинтеза при высоких концентрациях NaCl может наблюдаться в результате возникшего окислительного стресса из-за образования АФК, вызывающих повреждение мембран, белков и ДНК (Stepien, Klobus, 2005).

Осмотический стресс способствует снижению поступления воды в растение с последующим закрытием устьиц, из-за чего наблюдается уменьшение притока CO₂ и ингибирование фотосинтеза (Stepien, Klobus, 2005). Изучение поглощения CO₂ сахарной свеклой (*Beta vulgaris* L.) показало, что в условиях засоления интенсивность фотосинтеза у растений было снижен на 10–20% также, как и поглощение CO₂. Снижение фотосинтеза при этом показано при концентрации CO₂ равной 0,03%.

Во многих случаях уменьшение эффективности фотосинтеза при высоких концентрациях NaCl связывают со снижением активности и нарушением структуры мембран тилакоидов (Креславский и др., 2007). На устойчивость и состояние фотосинтетического аппарата при засолении влияют, в том числе, и световые условия. Так, у растений, выращенных при низкой интенсивности света и сильном NaCl засолении, ингибирование фотосинтеза происходило пропорционально количеству соли в растворе (Иванов, 2010).

Для понимания механизмов адаптации растений к стрессовым воздействиям большое значение имеют изменения пигментного аппарата, в частности, содержания хлорофиллов а и b (хл а и b) и их соотношения в хлоропластах, которые могут служить показателями фотохимической активности. В статьях есть как данные о снижении количества этих пигментов при засолении (Гарифзянов, Горелова, 2006; Хамрабаева и др., 2024), так и о повышении их количества или отсутствии существенных изменений (Шахов, 1956; Alzahib et al., 2021). Так, совместное действие ощелачивания и засоления способствовало значительному повышению содержания хл а и b и их суммарного количества по сравнению с контролем у растений *Solanum lycopersicum* L. Негативное воздействие NaCl на содержание фотосинтетических пигментов обнаружено у культивируемых в условиях *in vitro* растений *Solanum tuberosum* L. Так, например, при действии 50 мМ NaCl наблюдалось снижение уровня хл а (на 33%), хл b (на 25%) и каротиноидов (на 15%). При увеличении концентрации NaCl до 150 мМ показано двукратное снижение содержания хл а, причём уровни хл b и каротиноидов оставались неизменными. Величина отношения суммарного содержания хлорофиллов к каротиноидам уменьшалась при 50–100 и 150 мМ NaCl (Ефимова др., 2018). В условиях солевого стресса была обнаружена прямая связь между содержанием пигментов и активностью ферментов. Так, в листьях фасоли при изменении активности ферментов происходили изменения содержания хлорофиллов под влиянием солевого стресса, что возможно, связано с их защитой от деградации при высоких активностях антиоксидантных ферментов (Ясар и др., 2008).

Каротиноиды обладают антиоксидантными свойствами и играют важную роль в адаптации растений к неблагоприятным факторам среды. Они являются необходимыми компонентами фотосинтетического аппарата и выполняют функцию вспомогательных светособирающих комплексов, поскольку принимают участие в фотохимических процессах фотосистемы I (ФС I) и фотосистемы II (ФС II). Не менее важны их фотопротекторная, структурная и защитная функции, так как каротиноиды являются компонентами антиоксидантной системы (Чиркова, 2002). Каротиноиды также могут изменять физические свойства фотосинтетических

мембран (Кузнецов, Дмитриева, 2006). Повышение уровня каротиноидов в неблагоприятных условиях свидетельствует об активном функционировании адаптивных механизмов.

Засоление нарушает и другие процессы, например, дыхания (Иванова, Юдина, 1992; Климачев и др., 2011). В ряде исследований наблюдали стимулирование дыхания у растений (Гармаш и др., 2011), а в других – его ингибирование (Анохина и др., 2021). В условиях 0,1 М NaCl у риса в фазе кущения отмечено снижение поглощения кислорода и интенсивности дыхания на 35–55% и 40% соответственно (Анохина и др., 2021). Также имеет значение и длительность стрессового воздействия. Так, при продолжительном воздействии низких концентраций NaCl отмечено снижение интенсивности дыхания у проростков ячменя, фасоли, кукурузы, хлопчатника и пшеницы, в то время как краткосрочное действие низких концентраций NaCl вызывало усиление интенсивности дыхания. Подобное двухфазное изменение дыхания часто наблюдается при изучении концентрационной зависимости токсических ионов (Анохина и др., 2021).

1.1.5. Цитологические изменения в растениях при солевом стрессе

Резкое повышение концентрации токсичных ионов вызывает дефицит воды в клетках листа, что способствует уменьшению объёма клеток (Ashraf et al., 2002). При слабом хлоридном засолении Na^+ могут использоваться для осмотической регуляции, чтобы поддерживать тургор и фотосинтетическую активность клеток (Ebrahimi, Bhatla, 2012). Однако с увеличением степени засоления в апопласте листа накапливаются высокие концентрации ионов натрия и хлора, что приводит к потере клетками воды, уменьшению межклеточного пространства и плазмолизу (Nemavathi et al., 2010; Colin et al., 2023). Разрушение структуры мембран неизбежно нарушает ионный гомеостаз и оказывает влияние на осмотический потенциал. Хорошо известно, что при засолении изменяется структура клеточных компартментов, в особенности митохондрий и пластид (Acosta-Motos et al., 2017). Солевой стресс вызывает ультраструктурные изменения в клетках растений, анализ которых, в свою очередь, дает новую информацию о механизмах воздействия токсичных ионов (например, набухание хлоропластов, митохондрий и пероксисом). Ингибирование

роста клеток растяжением и сокращение площади межклеточного пространства также являются факторами снижения ростовых процессов листьев (Acosta-Motos et al., 2017).

Из работы Acosta-Motos с соавторами (Acosta-Motos et al., 2017) следует, что длительный солевой стресс может вызвать изменения анатомического строения листа, в частности, увеличение толщины листовой пластинки. Увеличение столбчатого мезофилла и межклеточного пространства, а также уменьшение губчатого мезофилла способствуют диффузии CO_2 при закрытии устьиц (Acosta-Motos et al., 2017). Анатомические изменения при солевом стрессе описаны у листьев *Arbutus unedo* L. (Navarro et al., 2007). Авторами было обнаружено значительное увеличение размера клеток второго слоя палисадной паренхимы, в то время как размер клеток первого слоя данной ткани при засолении существенно не изменился. Также описано наблюдаемое в эксперименте увеличение толщины столбчатого мезофилла за счет увеличения межклеточных пространств и значительное уменьшение межклеточного пространства в губчатом мезофилле.

Изменение размеров клеток проводящего пучка стебля может служить критерием уменьшения сосудистой ткани и накопления большого количества крахмальных зерен в эндодерме и в клетках сосудистой паренхимы (Poljakoff-Mayber, 1975). Анатомические изменения листа касаются и эпидермального слоя. Так, в стебле чувствительного сорта чечевицы наблюдались повреждения эпидермиса, тогда как у эпидермального слоя устойчивой линии повреждений не обнаружено (Singh et al., 2016).

Солевой стресс вызывает изменения ультраструктуры хлоропластов, выражающиеся в набухании тилакоидов и повреждении мембран (Yamane et al., 2003; Nameed et al., 2021), а также в увеличении размера и количества пластоглобул. Так, исследования Rahman с соавторами (Rahman et al., 2000) показали, что одним из первых признаков повреждения клеток листьев на уровне ультраструктуры является набухание тилакоидов в хлоропластах, а на более поздних этапах засоления помимо этого наблюдается разрушение оболочки хлоропластов и образование многочисленных пластоглобул. Набухание тилакоидов и увеличение размера

хлоропластов при засолении показано у ячменя (El-Banna, Attia, 1999), томата (Mäkelä et al., 2003) и риса (Yamane et al., 2003; Shu et al., 2013). Fernández-García с соавторами (Fernández-García et al., 2014) обнаружили, что засоление не вызывало изменений числа хлоропластов у *Argyranthemum coronopifolium* (Willd.) Webb, но при этом увеличились их размеры за счет увеличения содержания крахмала. Повышенное накопление крахмала в хлоропластах листьев при засолении можно объяснить меньшим накоплением гексоз и сахарозы и большей активностью сахарозо-фосфатсинтазы и/или снижением активности ферментов (Balibrea et al., 2000).

Показаны и другие изменения в ультраструктуре листьев. Так, у *Suaeda altissima* L. цитозоль и матрикс митохондрий клеток листа, строма хлоропластов столбчатого и губчатого мезофилла в присутствии 250 мМ NaCl становилась электронно-плотной. При этом возрастало количество везикул в цитоплазме, мембраны некоторых микровакуолей сливались с тонопластом, окружающая мембрана вместе со всем содержимым вакуоли подвергалась лизису. В периплазматическом пространстве обнаруживались везикулы неправильной формы (Балнокин и др., 2004; Халилова и др., 2016).

Исследования ультраструктуры клеток корня (в частности, клеток корневого чехлика), проводимые при засолении, являются неотъемлемой частью при изучении реакций на стрессовый фактор (Colmer et al., 1996). Так, в исследовании влияния солевого стресса на ультраструктуру корня проростков риса показано увеличение вакуолизации в клетках корневого чехлика и коры корня. Однако в клетках меристемы и центрального цилиндра вакуолизация была менее выражена (Miyake et al., 2006). Изменение степени вакуолизации клеток корня в условиях солевого стресса также отмечено и у других культурных растений, например, ячменя (El-Banna, Attia, 1999), сорго (Koyro, 1997) и растений семейства *Fabaceae* (Cachorro et al., 1995). Вакуолизация клеток кончика корня может быть адаптивным ответом на избыток токсичных ионов при засолении для защиты цитоплазмы от их высоких концентраций (Nemavathi et al., 2010).

В клетках пшеницы при небольшой концентрации NaCl преобладали пластиды уплощённой формы и уменьшалось количество пластид с крахмальными зёрнами. Тем не менее, изменений в митохондриях отмечено не было. В отдельных клетках происходило значительное набухание пузырьков и вакуолей диктиосом аппарата Гольджи. С повышением концентрации NaCl вакуоли были почти полностью заполнены электронно-плотным аморфным содержимым. Кроме того, отмечено ещё большее сокращение размеров и количества крахмальных зёрен. Митохондрии уменьшались в размерах и имели менее развитые кристы (Усатов и др., 2014). Нарушение митохондрий при солевом стрессе было также обнаружено в клетках корня кукурузы (Čiamporová, Mistrík, 1993) и ячменя (El-Banna, Attia, 1999). Выращивание *Suaeda altissima* L. на питательной среде, содержащей 250 мМ NaCl, также приводило к изменениям в ультраструктуре клеток эпидермы и коры корня, включающие набухание митохондрий и возрастание числа крахмальных зерен и их размера (Балнокин и др., 2004; Халилова и др., 2016). Нарушения структуры митохондрий может быть связано с изменением энергоснабжения и транспорта ионов при повышенных концентрациях солей (Коуго, 1997).

Как правило, многие абиотические стрессоры вызывают торможение метаболизма и подавление процессов клеточного деления и роста клеток (Hochachka, Guppy, 1987). Адаптация к этим стресс-факторам может осуществляться регуляцией изменения химического состава продуктов фотосинтеза (Amthor, McCree, 1990). При этом нарушается окислительно-восстановительный баланс в хлоропласте (Климов, 2008).

1.2. *Solanum lycopersicum* и его дикорастущие родственники в условиях засоления

Томат (*Solanum lycopersicum* L.) умеренно чувствителен к засолению и без негативных последствий может выращиваться на почвах, ЕС которых составляет 2,5 дСм м⁻¹ (~25 мМ NaCl). Выше этих значений продуктивность снижается примерно на 10% при повышении на каждые 10 мМ NaCl (Saranga et al., 1991). Таксономически томат принадлежит к роду *Solanum*, который включает 12 диких видов (Knapp, Peralta, 2016; Bonarota et al., 2022). Некоторые дикорастущие

родственники культурного томата, такие как *Solanum pimpinellifolium* L., *Solanum chilense* (Dunal) Reiche, *Solanum pennellii* Correll, *Solanum cheesmaniae* Fosberg и *Solanum galapagense* S.C.Darwin & Peralta устойчивы к сильнозасоленным почвам. По сравнению с культурным томатом, у диких видов *Solanum* в условиях солевого стресса наблюдается меньшее замедление роста, большая способность к поддержанию ионного гомеостаза в корнях, побегах и в листьях, а также повышенная антиоксидантная активность (Pailles et al., 2020). Эти характеристики диких видов широко применяются для улучшения солеустойчивости культурного томата как традиционной селекцией, так и методами генной инженерии (Dariva et al., 2020).

У представителей рода *Solanum* было идентифицировано несколько основных механизмов солеустойчивости: предотвращение движения Na^+ к побегу за счет активного исключения этих ионов или удержания их в корнях; компартментализация ионов солей в вакуолях для избегания токсичного воздействия; накопление осмолитов для регуляции осмотического давления в цитозоле (Almeida et al., 2014). В то время как у *Solanum lycopersicum* L. при засолении почвы обычно индуцируется механизм исключения ионов, некоторые дикие виды, такие как *Solanum pimpinellifolium* L., *Solanum cheesmaniae* Fosberg, *Solanum galapagense* S.C.Darwin & Peralta, *Solanum pennellii* Correll и *Solanum peruvianum* L. обычно используют механизм компартментализации (Foolad et al., 2004). Тем не менее, в условиях солевого стресса одного поддержания высокой концентрации Na^+ в побегах без биохимических, физиологических адаптаций и анатомических изменений недостаточно (Almeida et al., 2014). При более высоких уровнях засоления или при более длительном его воздействии эффективность механизма исключения ионов у томата снижается, но при умеренном солевом стрессе он всё ещё остаётся эффективным (Meza et al., 2020). Солевой стресс нарушает осмос и метаболизм у томата, и изменения различаются в зависимости от стадии развития, вида засоления, а также концентрации токсичных ионов. Так, увеличение содержания соли и, в частности, NaCl в среде для выращивания

существенно повлияло на внешний вид растения, а также на характеристики прорастания семян (Foolad, 2007).

У томата *Solanum pennellii* Correll в условиях солевого стресса обнаружена повышенная активность СОД, каталазы и аскорбатпероксидазы, и повышенные уровни восстановленной формы аскорбата и глутатиона коррелируют со снижением перекисного окисления липидов (Mittova et al., 2004).

1.2.1. Влияние засоления на прорастание семян томата

Солеустойчивость на стадии прорастания зависит от способности семян переносить сниженный водный потенциал почвы и высокие концентрации растворимых солей (Bradford, 1995). У томата высокий уровень засоления задерживает начало и скорость прорастания, что, в свою очередь, снижает всхожесть семян. Показано, что энергия прорастания культурного томата значительно снижается при 100 мМ NaCl (Tahir et al., 2018), тогда как его дикие родственники проявляют большую солеустойчивость на этой стадии (Foolad, 2007). Например, *Solanum pimpinellifolium* L., *Solanum peruvianum* Correll и *Solanum pennellii* Correll показали более высокую скорость прорастания по сравнению с культурным томатом при 100 мМ NaCl (Jones, 1986). Имеются данные, демонстрирующие разницу по прорастанию и между сортами, которая связана с активностью ферментов, участвующих в углеводном обмене. Исследование сортов томата Ciettaicale и San Marzano показало, что семена Ciettaicale сохраняли более высокую активность эндо-β-маннаназы, β-маннозидазы и α-галактозидазы в условиях умеренного солевого стресса (25 мМ NaCl). Через 72 ч у сорта Ciettaicale была выявлена повышенная активность гликозилгидролазы, которая сопровождалась высокой антиоксидантной активностью и мобилизацией крахмала. В целом, у сорта Ciettaicale показана более высокая всхожесть и скорость прорастания по сравнению с сортом San Marzano (Moles et al., 2019).

В исследовании, проведенном Sholi (Sholi, 2012), сообщалось, что увеличение концентрации NaCl в среде, содержащей ½ дозы макро- и микроэлементов от базовой среды Мурасиге и Скуга (МС) (1/2 МС), задерживало прорастание семян четырех сортов томата: Jenin 1, Hebron, Ramallach и Maramand. В контрольных

условиях время, необходимое для прорастания 50% семян сорта Jenin 1, составило 2 суток, а при действии 100 мМ NaCl – 9 суток. Воздействие 150 мМ NaCl привело к полному ингибированию прорастания семян сортов Jenin 1, Hebron и Maramand. Аналогичные результаты были отмечены и в исследовании Abdel-Farid с соавторами, в котором отмечено ингибирующее действие 50, 100 и 200 мМ NaCl на скорость прорастания семян, в то время как при 200 мМ NaCl данный процесс полностью подавлялся. Авторы объяснили, что задержка прорастания семян может быть связана с нарушением активности ферментов, осмотической или ионной токсичностью (Abdel-Farid et al., 2020). González-Grande с соавторами (González-Grande et al., 2020) обнаружили, что в условиях 85 мМ NaCl скорость прорастания семян томата сорта Рио-Гранде была на 6,4% ниже по сравнению с контролем. При действии 171 и 257 мМ NaCl всхожесть семян сильно снижалась, а скорость прорастания составляла ниже 2,8%. Тем не менее, Tanveer с соавторами (Tanveer et al., 2020) сообщили о 80% всхожести семян томата при 100 мМ NaCl. Снижение энергии прорастания и всхожести семян в условиях солевого стресса также может быть связано с уменьшением градиента водного потенциала между семенами и окружающей их средой. Кроме того, осмотическое и токсическое действие NaCl влияет на активацию ферментов при прорастании семян (González-Grande et al., 2020; Abdel-Farid et al., 2020).

1.2.2. Влияние засоления на морфометрические характеристики вегетирующих растений томата

Морфологические изменения растений при засолении могут проявляться на всех стадиях развития. Исследования, посвященные влиянию засоления на растения томата, показали, что наличие морфологических изменений зависит от концентрации соли в субстрате. Кроме того, каждый сорт или гибрид F1 по-разному реагирует на солевой стресс. Assimakopoulou с соавторами (Assimakopoulou et al., 2015) оценили реакцию трех сортов томата (Santorini Authentic, Santorini Kaisia и Chios) и четырех гибридов F1 (Cherelino F1, Scintilla F1, Delicassi F1 и Zuccherо F1) в условиях NaCl-засоления при выращивании в смеси суглинка и перлита. В результате этого исследования у Cherelino F1 и Delicassi F1 было показано большее

ингибирование роста по сравнению с остальными генотипами, которое связывают с токсичностью ионов Cl^- и Na^+ , а также с дисбалансом питания, вызванным засолением. В исследовании Babu с соавторами (Babu et al., 2012) показали, что полив в течение 90 суток водой, содержащей NaCl в концентрациях 25–200 мМ, оказывал негативное воздействие на ростовые показатели. Например, было обнаружено, что обработка 200 мМ NaCl приводила к уменьшению площади листовой поверхности растения на 43,91% по сравнению с контролем, тогда как количество плодов на растении уменьшалось с 15 до 4 штук. Кроме того, растения в условиях 200 мМ NaCl были в среднем на 76 см короче по сравнению с контролем.

Таким образом, наличие токсичных ионов в субстрате вызывало изменения биомассы корней и побегов, высоты растений, соотношения биомассы корней к побегам, площади листьев, количества боковых побегов, листьев и цветков на растениях томата (Prazeres et al., 2013). Снижение высоты растения, числа листьев и площади листовой поверхности в условиях солевого стресса может быть адаптивной морфологической стратегией для ограничения потери воды посредством транспирации. Тем не менее, это также может быть результатом накопления в клетках ионов натрия и хлора, которые замедляют рост клеток молодых листьев (Negrão et al., 2017; Roşca et al., 2023).

В период вегетации может нарушаться рост побегов и корней при солевом стрессе. Так, в условиях засоления на стадии 3–4 листьев у генотипов томата Heinz 1350 и VF234 было продемонстрировано снижение роста стебля на 60% по сравнению с контролем. Напротив, у диких родственников томата *Solanum pennellii* Correll и *Solanum cheesmaniae* Fosberg, выращенных в тех же условиях, длина стебля была больше на 55 и 32% соответственно (Tal, Shannon, 1983). *Solanum chilense* (Dunal) Reiche и *Solanum galapagense* S.C.Darwin & Peralta продемонстрировали значительное накопление биомассы корней и побегов по сравнению с сортом BHN589, тремя товарными подвоями томата и *Solanum pimpinellifolium* L. как в контроле, так при солевом стрессе. Соотношение биомассы корней и побегов, которое обычно ассоциируют с солеустойчивостью (Maggio et al., 2007), не изменялось у *Solanum chilense* (Dunal) Reiche, *Solanum galapagense* S.C.Darwin &

Peralta и BHN589, но снизилось у подвоев томата и *Solanum pimpinellifolium* L. (Peralta et al., 2005).

Архитектура корневой системы включает в себя степень и характер ветвления корней, их длину и диаметр. В формировании архитектуры корневой системы участвуют гормоны и их рецепторы, а также факторы транскрипции (Jung, McCouch, 2013). У культурного томата воздействие солевого стресса вызывает уменьшение длины и массы корней, и в ряде случаев приводит к увеличению формирования количества более тонких корней (Lovelli et al., 2012). На ранних стадиях роста были продемонстрированы отличия в архитектуре корневой системы между культурным томатом и его дикими родственниками. Два сорта томата (Ailsa Craig и Moneymaker) и дикие родственники *Solanum chilense* (Dunal) Reiche, *Solanum huaylense* Peralta, *Solanum galapagense* S.C.Darwin & Peralta показали более высокую скорость роста корней по сравнению с данным показателем у сорта Craygela, *Solanum pimpinellifolium* L., *Solanum corneliomulleri* J.F.Macbr., *Solanum peruvianum* Correll, *Solanum cheesmaniae* Fosberg и *Solanum arcanum* Peralta. У сортов культурного томата показано большее количество корней и их большая скорость роста после удаления кончика корня по сравнению с большинством диких видов. Подобные изменения корневой системы могут обуславливаться изменением уровня экспрессии гена *DRO1*, отвечающего за их рост и расположение (Alaguero-Cordovilla et al., 2018).

1.3 Физиолого-биохимические изменения растений томата при засолении

1.3.1 Водопоглотительная способность корней в условиях солевого стресса

Корневая система первой подвергается солевому стрессу, поэтому играет важнейшую роль в поддержании транспорта воды, необходимого для ассимиляции углерода и роста растений (Barrios-Masias et al., 2019). Считается, что апопластические барьеры в корнях способствуют более высокой селективности ионов (Knipfer, Fricke, 2011; Barrios-Masias et al., 2015). У томата в условиях засоления апопластические барьеры развиваются ближе к кончику корня (Wang et al., 2020). По ним транспортируется в 12 раз больше воды, чем между клетками, однако при солевом стрессе перенос воды по апопластному пути снижается

(Hernandez-Espinoza, Barrios-Masias, 2020). Общая гидравлическая проводимость корней уменьшается с увеличением засоленности почвы (Rodriguez et al., 1997), причем у разных генотипов по-разному. Так, у *Solanum pimpinellifolium* L. поддерживается большая гидравлическая проводимость корня в условиях солевого стресса при 150 мМ NaCl по сравнению с сортом M82 (Bhusal et al., 2021). Возможно, низкая гидравлическая проводимость корней у томата связана со сверхэкспрессией гена *TPX1*, кодирующего пероксидазу, который при засолении экспрессируется преимущественно в эпидермальных клетках корня (Botella et al., 1994).

1.3.2. Изменение фотосинтеза у томата при засолении

Исследования, проведенные на томате, выявили негативное влияние солевого стресса на скорость фотосинтеза, транспирацию, устьичную проводимость, содержание хлорофиллов (Giannakoula, Ilias, 2013; Maeda et al., 2020; Yang et al., 2021). Например, Maeda с соавторами (Maeda et al., 2020) сообщили, что повышение содержания токсичных ионов в питательном растворе вызвало снижение скорости фотосинтеза в листьях томата сортов CF Momotaro York и Endeavour на 10,2% и 12,4%, а интенсивность транспирации – на 26,9% и 23,4% соответственно. Показано снижение скорости фотосинтеза и транспирации, а также устьичной проводимости у сортов томата Belle и Gardel, выращенных в условиях гидропоники при засолении. Интенсивность фотосинтеза и транспирации, а также устьичная проводимость у сорта Belle были ниже на 44,1%, 52,9% и 90% по сравнению с контролем, соответственно, и на 40,3%, 48,6% и 91,3% по сравнению с сортом Gardel. Снижение значений этих параметров может быть связано с закрытием устьиц, вызванным дефицитом воды (Marsic et al., 2018).

В результате нарушения метаболических процессов засоление оказывает влияние на синтез хлорофилла в листьях томата, что, в итоге, приводит к снижению активности фотосинтеза, повышению активности фермента хлорофиллазы и интенсивности дыхания с дальнейшим уменьшением содержания хлорофилла (Taheri et al., 2020). Показано, что при повышении концентрации NaCl общее содержание хлорофилла в листьях томата сорта Lakshmi снижалось с 0,996 мг/г до

0,751 мг/г (Singh et al., 2016). Похожие изменения продемонстрированы в отношении хл *b*, содержание которого снизилось на 27,73% по сравнению с контролем (Singh et al., 2016). В другом исследовании, проведенном на томате сорта Super Chef, выращенном в условиях гидропоники, общее содержание хлорофилла снизилось на 40,93% при действии 120 мМ NaCl по сравнению с контролем (Taheri et al., 2020).

ФС II регулирует катализ индуцированного светом окисления воды, в результате чего световая энергия преобразуется в химическую (Khorobrykh, 2019). Tsai с соавторами (Tsai et al., 2019) использовали флуоресценцию хлорофилла для оценки активности ФС II при солевом стрессе в листьях нескольких сортов томата. Параметры флуоресценции хлорофилла показали умеренные отрицательные изменения в связи с повышением степени засоления. Наблюдаемые изменения параметров флуоресценции хлорофилла при солевом стрессе являются результатом нарушения стабильности мембранной системы и работы ФС II, что приводит к снижению фотосинтеза (Tsai et al., 2019; Zhao et al., 2019). Высокая концентрация ионов хлора вызывает дефицит азота или фосфора, что также препятствует работе ФС II и скорости транспорта электронов (Wu, Li, 2019).

1.3.3. Изменения газообмена у томата в условиях засоления

Поддержание устьичной проводимости имеет большое значение при засолении, поскольку при солевом стрессе наблюдается снижение транспирации (Sanchez-Blanco et al., 1991). Исследование 15 генотипов томатов выявило, что снижение газообмена в листьях приводит к замедлению роста побегов у всех сортов (Amjad et al., 2014). Сравнение томата сорта M82 и *Solanum pennellii* Correll показало повышенную температуру листа у последнего. Это может говорить о более низкой транспирации и высоком содержании воды в тканях листьев после 7 и 14 суток воздействия 100 мМ NaCl. У *Solanum pennellii* Correll в условиях солевого стресса было продемонстрировано закрытие устьиц на абаксиальной и адаксиальной сторонах листа (Albaladejo et al., 2017), которое также может обуславливать снижение интенсивности транспирации (Farber et al., 2016).

Транспирация листьев регулируется не только закрытием устьиц, но и плотностью их расположения (Shabala et al., 2012). В работе Albaladejo с соавторами (Albaladejo et al., 2017) было показано, что в условиях засоления в листьях томата повышается содержание воды, что связывают с уменьшением устьичной щели, а также с уменьшением плотности расположения устьиц как на абаксиальной, так и на адаксиальной поверхностях.

1.3.4. Изменение минерального питания томата в условиях засоления

Засоление может приводить к снижению содержания основных минеральных веществ, таких как кальций, калий или магний, и, как следствие, к дисбалансу питания. Кальций является одним из структурных компонентов клеточных стенок и мембран и служит вторичным мессенджером (Thor, 2019; Bang et al., 2021). Калий обеспечивает оптимальный рост растений, действует как активатор десятков важных ферментов и повышает урожайность растений, играя важную роль в синтезе белка, транспорте сахаров, метаболизме азота, фотосинтезе, регуляции осмотического давления клетки и поддержании баланса между катионами и анионами в цитоплазме (Xu et al., 2020). Магний является центральным элементом молекулы хлорофилла, поэтому его дефицит приводит к снижению синтеза хлорофилла и нарушению нормального роста и развития растений. Он действует как активатор или кофактор ферментов, участвующих в углеводном обмене (Guo et al., 2015; Bang, 2021). Следовательно, дефицит этих соединений в тканях растений может отрицательно сказаться на их росте и развитии (Bang, 2021).

Солевой стресс может также повлиять на усвоение томатом основных минеральных компонентов (Assimakopoulou, 2015; Javeed, 2021). Nebauer с соавторами (Nebauer et al., 2013) показали, что при 100 мМ NaCl, Na₂SO₄, MgCl₂ или MgSO₄ в почве наблюдалось снижение поглощения кальция на 48,75–71,26% у томата сорта Marmande RAF и на 12,28–38,60% у сорта Daniela. Кроме того, количество калия в растениях было ниже на 68,05% при 100 мМ MgSO₄ у сорта Marmande (Nebauer et al., 2013). О снижении содержания макро- и микроэлементов также сообщается и в других работах (Gharbi et al., 2017; Rodríguez-Ortega et al., 2019; Borbély et al., 2020). Таким образом, засоление ограничивает ассимиляцию

основных макро- и микроэлементов, что отрицательно сказывается на физиологических процессах. Однако существуют исследования, которые показали, что содержание калия, кальция и магния в листьях томатов при солевом стрессе увеличивается (Costan et al., 2020; Javeed et al., 2021). Повышенное содержание ионов кальция и магния в листьях томата в условиях солевого стресса может быть связано с более высоким сродством к поглощению этих ионов (Javeed et al., 2021).

В ряде исследований по выращиванию растений томата в условиях солевого стресса показано нарушение метаболизма азота. Так, сравнение томата сорта Manitoba и *Solanum pennellii* Correll показало, что солевой стресс ингибирует поглощение и усвоение нитратов у обоих видов. Однако у *Solanum pennellii* Correll продемонстрировано меньшее снижение биомассы, чем у сорта Manitoba, что было связано с повышенной экспрессией генов, участвующих в поглощении аммония (*AMT1.1* и *AMT1.2*) и его ассимиляции (*GS1*) (Abouelsaad, 2016). В ряде работ сообщается, что при солевом стрессе снижается активность ферментов нитрат- и нитритредуктазы, участвующих в метаболизме оксида азота (Hossain et al., 2012; Manai, 2014).

1.4 Биохимические изменения у томата при засолении

Высокие концентрации соли, например NaCl и Na₂SO₄, вызывают нарушения биохимических процессов, что приводит к снижению продуктивности и урожайности (Kusvuran et al., 2016). Растения томата демонстрируют множество изменений на биохимическом уровне, таких как увеличение или уменьшение накопления гормонов, АФК или антиоксидантов. Эти изменения в основном были зарегистрированы при использовании NaCl в концентрациях от 25 до 600 мМ (Roşca et al., 2023).

Накопление ИУК было зафиксировано в листьях томатов, подвергшихся воздействию NaCl в диапазоне от 25 до 100 мМ (Babu et al., 2012; de la Torre-González, 2017). Напротив, у *Solanum chilense* (Dunal) Reiche и томата сорта Ailsa Craig при 125 мМ NaCl отмечено снижение или отсутствие изменений общего содержания ауксинов (Gharbi et al., 2017). Помимо этого, содержание фитогормонов

сильно зависит от сорта, органа растения, а также типа засоления и концентрации токсичных ионов (de la Torre-González et al., 2017; Gharbi et al., 2017).

Существуют данные об увеличении содержания АФК в растениях томата в условиях солевого стресса, например, показано их накопление при низком уровне засоления (25 мМ NaCl) у томата сорта Ciettaicale, а также при высоком уровне засоления (450 мМ NaCl) у *Solanum cerasiforme* Mill (Al Hassan et al., 2015; Moles et al., 2019). Продолжительность солевого стресса является важным фактором для накопления АФК и МДА. Al Hassan с соавторами (Al Hassan et al., 2015) в своём исследовании показали значительное увеличение содержания МДА через 33 суток после выращивания в условиях засоления. Воздействие солевого стресса на сорта томата Marmande (120 мМ NaCl) и Grand Brix (100 мМ NaCl) приводило к увеличению содержания МДА (Martínez et al., 2014; de la Torre-González et al., 2017b).

Для защиты клеток от окислительного стресса растения увеличивают синтез различных антиоксидантных соединений (Kusvuran et al., 2016). У томата синтез антиоксидантов в условиях солевого стресса может варьировать в зависимости от сорта, концентрации соли, возраста растения или его органа. Например, в исследовании, проведенном на *Solanum cerasiforme* Mill, ферментативная активность СОД увеличивалась при 40 и 80 мМ NaCl, которая впоследствии снижалась при увеличении концентрации NaCl до 160 мМ (Martínez et al., 2014). При культивировании *in vitro* томата сорта Puangphaka на питательной среде с добавлением NaCl в диапазоне концентраций от 5 до 100 мМ авторы показали различия в активности ферментов СОД и каталазы в зависимости от возраста растения и его части (корни или стебли) на 7, 14, 21 сутки (Roşca et al., 2023). Об изменениях антиоксидантной активности также сообщается и в других работах (Martínez et al., 2014; Manan et al., 2016; de la Torre-González et al., 2017).

В большинстве исследований, проведенных на различных генотипах томата, было показано, что при добавлении NaCl наблюдалось увеличение содержания пролина, глицин бетаина, серина, аланина и общего содержания сахаров (Al Hassan et al., 2015; Manan et al., 2016; Moles et al., 2016). В случае комбинированного

солевого стресса (NaCl и Na_2SO_4 в соотношении 9:1) в корнях, стеблях и листьях растений томатов было обнаружено повышенное содержания пролина (Wang et al., 2015). Тем не менее, было показано и уменьшение содержания пролина у томата при обработке 25, 50, 100, 200 мМ NaCl , объясняемое повышенным содержанием других осмопротекторов (Abdel-Farid et al., 2020).

Солевой стресс может как ингибировать, так и стимулировать синтез фенольных соединений. Parvin с соавторами (Parvin et al., 2019) исследовали морфофизиологические особенности томатов в условиях засоления и отметили усиленный синтез хлорофиллов и каротиноидов под воздействием кверцетина. Они предположили, что это может быть связано с вызванным кверцетином уменьшением Na^+/K^+ соотношения, резким осмотическим стрессом и выработкой АФК. В другом исследовании, в ходе которого растения томата сорта Microtom выращивали в течение 14 суток в условиях 150 мМ NaCl , общее содержание фенольных соединений увеличилось (Bacha et al., 2017), что, по-видимому, свидетельствует об увеличении устойчивости к засолению.

1.5. Цитологические изменения клеток томатов в условиях засоления

Основные анатомические изменения при засолении включают в себя: изменение количества и размера устьиц, утолщение кутикулы, лигнификацию клеточных стенок, торможение дифференцировки и деления клеток, изменение диаметра и количества сосудов ксилемы (Strogonov, 1962; Ahmad et al., 2016). Анатомические модификации листьев также включают увеличение столбчатого мезофилла и межклеточных пространств, уменьшение губчатого мезофилла, что способствует диффузии CO_2 при закрытии устьичной щели (Acosta-Motos et al., 2017). При солевом стрессе толщина листовой пластинки уменьшалась за счёт уменьшения толщины ткани мезофилла и размеров основного сосудистого пучка (Singh et al., 2016). Увеличение толщины листьев может означать больший вклад в развитие ассимиляционной ткани в максимизацию фотосинтетического потенциала (Fernández-García et al., 2014). Кроме того, в условиях солевого стресса отмечено повышенное накопление крахмала в хлоропластах листьев, объясняемое меньшим накоплением гексоз и сахарозы и большей активностью сахарозо-фосфатсинтазы

и/или других участвующих ферментов (Balibrea et al., 2000).

При засолении изменяется также анатомическое строение стебля томата. Наблюдалось заметное уменьшение толщины клеточной стенки и диаметра полых сердцевин в сосудистых тканях на фоне общего уменьшения количества сосудистых пучков. Тем не менее, в некоторых случаях было показано увеличение толщины коры стебля томата при 100 мМ NaCl по сравнению с контролем (Al-Tardeh, Iraki, 2013).

По результатам цитологических исследований показаны также и изменения анатомического строения корней некоторых генотипов томата. Так, сосудистая система корня томата сорта Marmande модифицировалась при засолении: отмечена разрушенная паренхима ксилемы у исследуемых растений по сравнению с контрольными. Корни растений, подвергшихся воздействию солевого стресса, имели меньшую толщину клеток ксилемы по сравнению с контрольными. Анатомические исследования томата сорта Ogea показали значительное уменьшение ксилемы по сравнению с контрольными растениями (Alsafari, 2019). У корней проростков томата сорта Ram при 50 и 100 мМ NaCl выявлено уменьшение толщины первичной коры по сравнению с контролем, однако в этих же условиях у сорта J1 толщина первичной коры корня существенно не изменилась (Al-Tardeh, Iraki, 2013). Уменьшение размера ксилемы, вероятно, являлось результатом уменьшения количества воды (Sánchez-Aguayo et al., 2004).

У растений томата в условиях солевого стресса наблюдаются и изменения на уровне ультраструктуры, касающиеся преимущественно модификаций клеточной стенки, цитоплазматической мембраны, хлоропластов и митохондрий. В хлоропластах листа наблюдается дезорганизация гранальных тилакоидов, увеличивается количество крахмальных зёрен (Xin et al., 2024), которое может быть обусловлено тем, что для повышения стрессоустойчивости необходима энергия, образующаяся при гидролизе крахмальных зёрен (Zhao et al., 2022). Другие изменения в растениях томата при воздействии NaCl в клетках мезофилла листьев включают видоизменение формы хлоропласта, уменьшение размеров ядра и исчезновение ядрышка в некоторых клетках (El-Banna, Mostafa, 2024),

формирование конденсированных участков хроматина (Баранова, 2006).

Xin с соавторами (Xin et al., 2024) показали незначительные изменения в митохондриях по сравнению с хлоропластами при солевом стрессе. Изменения в митохондриях выражаются в различиях степени плотности матрикса митохондрий, который может быть как электронно-плотным, так и прозрачным. У растений томата при засолении наблюдается увеличение числа митохондрий (El-Banna, Mostafa, 2024).

Отрицательное воздействие засоления показано и в клетках кончика корня. Так, отмечается увеличение объема и числа вакуолей, которые часто заполнены электронно-плотными глобулами (Zhao et al., 2022). В условиях NaCl засоления в клетках чехлика корня были выявлены более плотно упакованные трубчатые пучки/тяжи микротрубочек и наблюдаются структуры, похожие на нетипичные полимеры тубулинового цитоскелета (Баранова, 2006).

1.6. Методы оценки солеустойчивости

В большинстве случаев физиолого-биохимические исследования растений в условиях засоления направлены на понимание адаптивных реакций и на поиск соответствующих маркеров устойчивости. Для создания диагностических тестов очень важно определить какие параметры именно могут быть показателями устойчивости. Комплексная оценка вместе с созданием и поддержанием контролируемых условий являются важными требованиями для получения достоверных экспериментальных данных. Многие исследования с целью проверки солеустойчивости томатов проводили при прорастании нестерильных семян (Kumar et al., 2019) или асептически проросших семян на питательных средах, содержащих различные концентрации NaCl или Na₂SO₄ (Yokaş et al., 2008). Классическую методику оценки чувствительности генотипов томата к солевому стрессу, как правило, применяют на стадии проростков. В её основу положены сравнительные тесты на прирост биомассы и на содержание воды в тканях растений у изучаемых генотипов.

Существующие показатели оценки солеустойчивости томата делятся на прямые (урожайность и продуктивность, а также биометрические характеристики

роста и биомассы растений, определение всхожести семян) и косвенные (физиологические, биохимические, цитологические) (Alsadon et al., 2014). Сравнительное тестирование генотипов томата проводится в открытом грунте (Huang et al., 2016; Kahlaoui et al., 2011), в теплице (Suarez et al., 2023) и условиях гидропоники (Ali et al., 2021; Loudari et al., 2020).

Оценка генотипов томатов на солеустойчивость *in vitro* имеет несомненные преимущества (высокая продуктивность, стабильность и воспроизводимость экспериментальных данных за счет поддержания постоянных контролируемых условий) по сравнению с экспериментами в открытом грунте. Ряд исследований показал четкую корреляцию между солеустойчивостью томатов в условиях *in vitro* и *in vivo* (Cuartero et al., 2006; Alfocea et al., 1993). Кроме того, скрининг высокосолеустойчивых генотипов можно проводить уже на ранних стадиях развития, наиболее критичных для томата (Li et al., 2011; Kaveh et al., 2011). Метод *in vitro* может эффективно использоваться для сравнительной оценки растений при других абиотических стрессах, например, при изучении воздействия тяжелых металлов (Elazab et al., 2023).

1.6.1. Количественная оценка влияния засоления на морфометрические показатели растений: деструктивный и недеструктивный подходы

Деструктивный подход при количественной оценке влияния засоления включает разделение изучаемого растения на части, например, на лист, стебель и корень, а затем определение сырой и сухой биомассы побега и корней, длины корня, высоты растения и площади листьев. Относительное снижение биомассы в условиях стресса по сравнению с контролем указывает на уменьшение роста растений. Соотношение биомассы между корнями и побегами также может характеризовать замедление роста побегов (Munns, Tester, 2008; Sheldon, Munns, 2023).

Недеструктивный подход в оценке роста растений при засолении основан на получении изображений через определенные промежутки времени. В этом случае биомасса определяется на основе цифровых характеристик, например, количества пикселей (Berger et al., 2012). Благодаря высокому разрешению фотографий можно моделировать рост и оценивать его интенсивность (Berger et al., 2012; Hairmansis et

al., 2014; Campbell et al., 2015). На сегодняшний день множество систем визуализации ориентированы на изучении морфометрических параметров побегов для оценки ростовых характеристик (Fahlgren et al., 2015).

Деструктивный подход обычно используется при долгосрочных экспериментах и не требует специального дорогостоящего оборудования. Он включает в себя значительный объем ручной обработки, что в сочетании с доступным пространством для выращивания растений ограничивает количество проб.

Визуализация при недеструктивном подходе позволяет контролировать одно и то же растение в разные моменты времени, например, до и после воздействия стресса, позволяя обнаруживать и динамические различия в параметрах роста. Тем не менее, для этого требуется специальное дорогостоящее оборудование (Munns, Tester, 2008).

1.6.2. Количественная оценка влияния засоления на транспорт воды в растениях

У солеустойчивых растений при повышении содержания соли в субстрате уменьшается гидравлическая проводимость корней, из-за чего снижается транспорт воды к побегам (Vysotskaya et al., 2010) и водный потенциал листьев (Gama et al., 2009). Оводненность тканей оценивают с помощью относительного содержания воды, широко используемого в классической литературе для определения водного статуса. Но надо иметь в виду, что в условиях засоления для поддержания тургорного давления происходят изменения осмотического потенциала, что может вызывать трудности при использовании классических методов измерения относительного содержания воды (Boyer et al., 2008).

Способность растений поддерживать нормальную скорость транспирации в условиях засоления является важным показателем солеустойчивости, так как транспирация связана с поглощением CO₂, необходимого для фотосинтеза (Harris et al., 2010). Распространённым методом оценки транспирации является измерение скорости транспирации растения с помощью порометров (Meidner, Sheriff, 1976; Nguyen et al., 2025) и инфракрасных газоанализаторов (Nguyen et al., 2025). Тем не

менее, при их использовании могут возникать проблемы из-за быстрого изменения устьичной проводимости (Munns et al., 2016).

1.6.3. Количественная оценка влияния засоления на биохимические характеристики растений

Одним из показателей солеустойчивости растений является количественное содержание ионов Na^+ и K^+ (Shabala, Cuin, 2008), поэтому как для корней, так и для побегов обычно измеряют их соотношение. Учитывают также количество элементов Na^+ и K^+ в корнях растения, поскольку содержание этих элементов показывает сколько Na^+ сохраняется в корнях. Классическими методами анализа ионов в растениях являются использование радиоизотопов и ионно-чувствительных электродов (Shabala et al., 2013).

Другим важным показателем является содержание осмолитов. Количество глицин-бетаина, пролина и сахаров определяют количественно с использованием жидкостной (Abraham et al., 2010) или газожидкостной (Holligan, 1971) хроматографии. Для определения пролина разработаны более простые спектрофотометрические методы, основанные на колориметрическом анализе на основе нингидрина (Abraham et al., 2010).

Для изменения влияния засоления на фотосинтетические реакции во многих исследованиях определяют количество хлорофилла в листьях (Kumar, et al., 2023). Неинвазивные методы измерения фотосинтетических реакций проводят с помощью инфракрасных газоанализаторов. Тепловизоры с использованием ИК-термографии также используются в качестве индикатора регуляции устьиц в ответ на абиотический стресс (James, Sirault, 2012).

Глава 2. Объект и методы исследования

2.1. Растительный материал

Для проведения скрининга томатов по устойчивости к засолению был использован ряд генотипов, рекомендованных для выращивания на различных территориях. Поскольку различные регионы культивирования различаются по степени почвенного засоления, было сделано предположение, что отобранные генотипы томата также отличаются по данному признаку. Список и характеристика использованных в исследовании генотипов приведён в Таблице 1 (Государственный реестр сортов и гибридов сельскохозяйственных растений, допущенных к использованию: официальное издание, 2024).

Таблица 1. Растительный материал и его краткая характеристика

Генотип	Оригинатор	Регионы возделывания	Краткая характеристика
Линия ЯЛФ (используется в качестве отцовской линии при создании Юниор F1)	ООО Селекционная станция имени Н.Н. Тимофеева	Северный, Северо-Западный, Центральный, Волго-Вятский, Центрально- черноземный, Северо- Кавказский, Средневолжский, Нижневолжский, Уральский, Западно- Сибирский, Восточно- Сибирский, Дальневосточный	Направление использования: салатный Срок созревания: очень ранний Тип растения: детерминантное Условия выращивания: садово- огородный Форма плодов: плоскоокруглая

Рекордсмен	ООО НПП Агровнедрение	Северный, Северо-Западный, Центральный, Волго-Вятский, Центрально- черноземный, Северо- Кавказский, Средневолжский, Нижневолжский, Уральский, Западно- Сибирский, Восточно- Сибирский, Дальневосточный	Направление использования: на томатопродукты Срок созревания: ранний (раннеспелый) Тип растения: детерминантное Условия выращивания: садово- огородный Форма плодов: округлая
Юрьевский	ООО НПП Агровнедрение	Северный, Северо-Западный, Центральный, Волго-Вятский, Центрально- черноземный, Северо- Кавказский, Средневолжский, Нижневолжский, Уральский, Западно- Сибирский, Восточно- Сибирский, Дальневосточный	Направление использования: на томатопродукты Срок созревания: средний (среднеспелый) Тип растения: детерминантное Условия выращивания: садово- огородный Форма плодов: округлая
Парадигма (Уральский)	ООО Гетерозисная	Северный, Северо-Западный,	Направление использования: салатный

Дачник)	селекция	Центральный, Волго-Вятский, Центрально- черноземный, Северо- Кавказский, Средневолжский, Нижневолжский, Уральский, Западно- Сибирский, Восточно- Сибирский, Дальневосточный	Срок созревания: ранний (раннеспелый) Тип растения: детерминантное Условия выращивания: садово- огородный Форма плодов: округлая
Бычье Сердце	ООО НПП Агровнедрение, ООО Агрофирма Аэлита	Северный, Северо-Западный, Центральный, Волго-Вятский, Центрально- черноземный, Северо- Кавказский, Средневолжский, Нижневолжский, Уральский, Западно- Сибирский, Восточно- Сибирский, Дальневосточный	Направление использования: салатный Срок созревания: средний (среднеспелый) Тип растения: индетерминантное Условия выращивания: садово- огородный Форма плодов: сердцевидная
Астраханский	ФГБНУ «Всероссийски й Научно- Исследовательс	Северо- Кавказский, Нижневолжский	Направление использования: на томатопродукты Срок созревания: средний (среднеспелый)

	кий Институт орошаемого овощеводства и бахчеводства», ООО Агрофирма Аэлита		Тип растения: детерминантное Условия выращивания: товарное производство Форма плодов: округлая
Белый Налив (Белый Налив 241)	ООО Агрофирма Аэлита ООО Селекционная станция имени Н.Н. Тимофеева, ООО Селекционная фирма Гавриш	Северный, Северо-Западный, Центральный, Волго-Вятский, Центрально- черноземный, Средневолжский, Западно- Сибирский	Направление использования: салатный Срок созревания: ранний (раннеспелый) Тип растения: детерминантное Условия выращивания: товарное производство Форма плодов: округлая
Гея	ФГБНУ «Федеральный Научный Центр Овощеводства»	Центральный, Центрально- черноземный, Восточно- Сибирский	Направление использования: консервный Срок созревания: ранний (раннеспелый) Тип растения: детерминантное Условия выращивания: садово- огородный Форма плодов: округлая

2.2. Постановка эксперимента рулонным методом

Растения томата культивировали на неагаризованной среде МС. На стадии образования первого настоящего листа фильтровальную бумагу с проростками переносили на неагаризованную $\frac{1}{2}$ МС питательную среду без добавления NaCl (контроль), а также с добавлением 150 мМ NaCl (опыт). Культивирование осуществляли в факторостатных условиях климатической камеры WLR-351H

(Sanyo, Япония) при 25/23 °C (день/ночь, интенсивности освещения 65 мкмоль м⁻² с⁻¹ в течение длинного светового дня (16/8 ч, день/ночь). На восьмые сутки сравнительной оценки проводили подготовку растительного материала для морфометрических, физиолого-биохимических и цитологических анализов.

2.3. Получение асептических проростков томата и проведение сравнительной оценки генотипов в условиях NaCl засоления *in vitro*

На первом этапе семена томата линии ЯЛФ и сорта Рекордсмен подвергали поверхностной стерилизации в течение 30 с в 96% этаноле. Затем семена переносили в 20% водный раствор хлорсодержащего коммерческого отбеливателя ACE (5% NaOCl, Procter and Gamble, Санкт-Петербург, Россия) с добавлением 5 мкл детергента Tween 20 (Schuchardt Munchen, Германия), в котором выдерживали 6–8 мин. После поверхностной стерилизации семена промывали стерильной дистиллированной водой четыре раза по 1 мин. Обеззараженные семена помещали в культуральные сосуды с питательной средой МС без регуляторов роста с добавлением 3% сахарозы и 0,7% агара; pH питательной среды – 5,7–5,8. Культивирование *in vitro* осуществляли в климатической камере WLR-351H (Sanyo, Япония) при 25/23 (день/ночь) ± 1 °C, с освещением (65 мкмоль м⁻² с⁻¹) в течение длинного светового дня (16/8 ч, день/ночь) (Рис. 1).

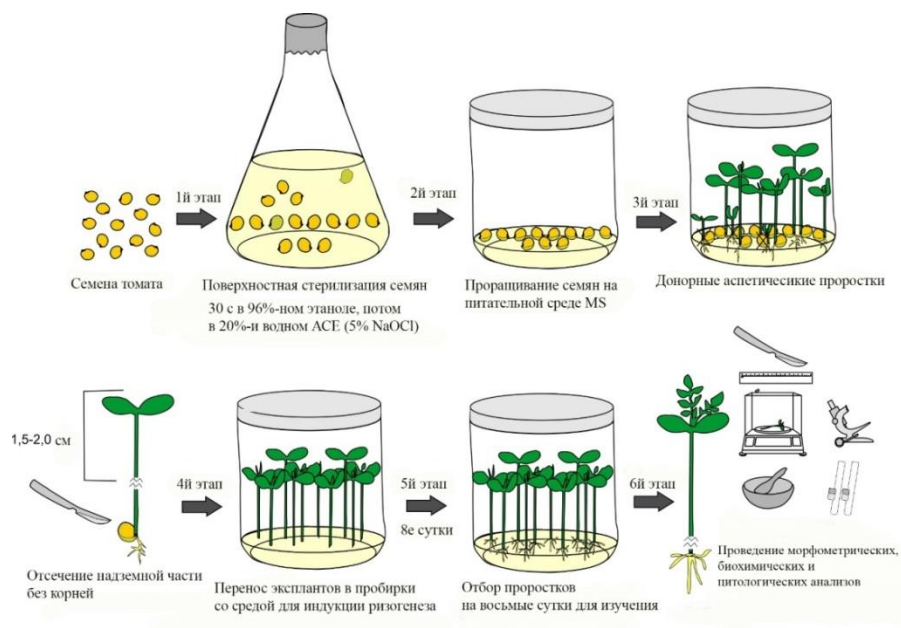


Рисунок 1 – Схема получения асептических донорных проростков томата *in vitro* для сравнительной оценки генотипов на питательных средах с добавлением различных концентраций NaCl.

Растения выращивали на питательной среде до формирования первого настоящего листа. У ювенильных проростков томата в стерильных условиях отсекали корень и часть гипокотилия, чтобы их размер составлял примерно 2 см. Затем надземную часть переносили в культуральные сосуды со средой для индукции ризогенеза ($\frac{1}{2}$ МС с добавлением 2% сахарозы, 0,7% агара, 0,2 мг/л 3-индолилмасляной кислоты (ИМК) (Sigma, США) с добавлением различных концентраций (25–250 мМ) NaCl. Раствор ИМК стерилизовали фильтрованием с помощью мембраны MCE (0,22 мкм Millipore, USA) и хранили до использования при температуре –20 °С, а затем добавляли в охлажденную до 45 °С питательную среду после автоклавирования. Питательную среду для индукции ризогенеза без добавления NaCl использовали в качестве контроля. Каждый опытный вариант включал 3 повторности по 10 фрагментов проростков. На восьмые сутки культивирования проростки вынимали из питательной среды и использовали для проведения морфометрических, биохимических и цитологических измерений (Рис. 2).



Рисунок 2 – Проростки томата линия ЯЛФ после 8 суток культивирования *in vitro*.

2.4. Определение морфометрических показателей

Морфометрическую характеристику корневой и побеговой частей у проростков томата, выращенных рулонным методом, осуществляли по следующим показателям: сырая и сухая биомасса корней и побега (мг), оводненность (%). Оводненность определяли по формуле:

$$RWC = [(FW-DW) / FW] \times 100\%$$

где RWC – оводненность (%), FW и DW – соответственно сырая и сухая биомасса корневой или побеговой части проростка (мг). Опыт включал в себя три повторности по 10 растений в каждой.

Морфометрическую характеристику корневой и побеговой частей проростков томата *in vitro* проводили по следующим показателям: частота ризогенеза, количество (шт) и длина (см) регенерировавших *de novo* корней, сырая и сухая биомасса корневой и побеговой частей проростка (мг), оводненность (%).

Частоту ризогенеза (%) рассчитывали как число проростков, у которых наблюдался органогенез корней, по отношению к общему числу проростков. Сырую и сухую биомассу определяли с использованием аналитических весов гравиметрически (Sartorius, Göttingen, Germany). Для изучения морфометрических показателей опыт также проводили в трёхкратной повторности по 10 проростков в каждой.

2.5. Биохимические показатели

Проростки томата, культивируемые с помощью рулонного метода, были оценены на содержание ионов и электропроводности, фотосинтетических пигментов (хл а, b и каротиноидов), а также фенольных соединений и флавоноидов.

На восьмые сутки эксперимента *in vitro* проводили измерения следующих биохимических показателей: содержание пролина и фотосинтетических пигментов (хл а, b и каротиноидов).

2.5.1. Количественное содержания пролина

Определение пролина проводили по методу, описанному в работе Ралдугиной с соавторами (Raldugina et al., 2023), основанному на модифицированной методике Bates (Bates et al., 1973). Семядольные листья массой 200 мг, отобранные как

минимум от 5 независимых проростков, переносили в пробирки, после чего растительный материал гомогенизировали в присутствии 4 мл дистиллированной воды. Затем пробирку с гомогенатом в закрытом виде двукратно доводили до кипения и охлаждали. Образовавшуюся вытяжку фильтровали и переносили в чистые пробирки. Полученный экстракт доводили до нужного объема (6-7 мл) дистиллированной водой и далее использовали для анализа. В полипропиленовых пробирках с 1 мл экстракта, 1 мл ледяной уксусной кислоты (База №1 Химреактивов, Россия), 1 мл нингидринового реактива (1,25 г нингидрина (ЛенРеактив, Россия), 20 мл 6М H_3PO_4 (ЛенРеактив, Россия), 30 мл ледяной уксусной кислоты) инкубировали в течение 20 мин на кипящей водяной бане. В контрольный образец добавляли 1 мл дистиллированной воды. Оптическую плотность полученных окрашенных растворов измеряли на спектрофотометре PD-303 (Arel, Япония). Каждый опытный вариант был выполнен в двух аналитических и трех биологических повторностях.

2.5.2. Определение количественного содержания фотосинтетических пигментов

Содержание хл а, b и каротиноидов определяли в 96% вытяжке этанола из навески листьев массой 0,1 г (Shlyk, 1971). Оптическую плотность растворов определяли на спектрофотометре Genesys 20 (ThermoScientific, USA) при длине волны 665, 649 и 471 нм соответственно. Содержание фотосинтетических пигментов ($\text{мкг} \cdot \text{г}^{-1}$ сырой биомассы) рассчитывали по формулам (Lichtenthaler, 1987):

$$C_{\text{хл а}} = 13,70 D_{665} - 5,76 D_{649};$$

$$C_{\text{хл b}} = 25,80 D_{649} - 7,60 D_{665};$$

$$C_{\text{кар}} = (1000D_{471} \times 2,13C_{\text{хл а}} - 97,64C_{\text{хл b}})/209$$

$$A = C * V/1000 * n,$$

где A — содержание пигмента ($\text{мкг} \cdot \text{г}^{-1}$ сырой биомассы), C — концентрация пигмента C (мг/л); D — оптическая плотность при указанной длине волны; V — объем экстракта и n — сырая биомасса листа в г.

Каждый опытный вариант был выполнен в двух аналитических и трех биологических повторностях.

2.5.3. Определение легкорастворимых солей и отдельных ионов

Для определения содержания ионов Cl^- , Na^+ , K^+ в тканях листьев томата использовали навеску массой 200 мг. Элементы экстрагировали с помощью ультразвука (Сапфир, Россия) при 35 кГц в течение 30 мин при 40 °С в 25 мл деионизированной воды. Образцы охлаждали до комнатной температуры и пропускали через стерилизационный фильтр с диаметром пор 0,45 мкм. Полученный фильтрат анализировали для определения количественного содержания ионов с использованием ионоселективных электродов: калийного (ЭЛИТ-031), натриевого (ЭЛИС-112), а также хлоридного (ЭЛИТ-261) с помощью ионометра ИТАН (ТомскАналит, Россия). Содержание ионов (мг/л) определяли путем построения зависимости ЭДС от концентрации ионов по заранее построенной шкале эталонных растворов в исследуемом диапазоне концентраций (10^{-1} – 10^{-4} М). Электродом для сравнения служил хлорсеребряный электрод ЭВЛ-1М3.1. Общее количество легкорастворимых солей определяли по электропроводности раствора с помощью кондуктометра «Эксперт-002» (Эконикс, Томск, Россия). Изменение электропроводности образцов (мкСм/г) отражает сумму легкорастворимых солей в тканях растений. Каждый опытный вариант был выполнен в двух аналитических и трех биологических повторностях.

2.5.4. Определение содержания фенольных соединений и флавоноидов

Для суммарного содержания полифенолов и флавоноидов использовали первые настоящие листья (навеска массой 0,1 г). Суммарное содержание полифенолов проводили с использованием реагента Фолина–Чиокальтеу (Sigma-Aldrich, США) по методике, описанной в статье Николаевой с соавторами (Николаева и др., 2019). 0,075 мл каждой пробы смешивали с 0,075 мл разведённого в 5 раз реактива Фолина–Чиокальтеу, затем через 3 мин добавляли 0,15 мл 20% карбоната натрия (Merk, Германия) и 1,2 мл дистиллированной воды. Через 60 мин инкубирования в темноте измеряли поглощение при длине волны 725 нм с помощью спектрофотометра Spekol 1300 (Analytik Jena AG, Германия). В качестве стандарта

использовали галловую кислоту (Sigma-Aldrich, США). Количественное содержание определяли по градуировочному графику и выражали в мг – эквивалентах галловой кислоты из расчёта на грамм сухой биомассы.

Для определения общего содержания флавоноидов был применён модифицированный метод, описанный в работе Кузьменко с соавторами (Kuzmenko et al., 2019). Гомогенизацию растительного материала осуществляли в 5 мл 90% раствора этанола. Далее аликвоту объемом 1 мл смешивали с 2 мл 2% этанольного раствора хлорида алюминия, 0,5 мл 1 М HCl и 6,5 мл 96% этанола. Через 40 мин инкубирования аликвоты в темноте проводили измерение с помощью спектрофотометра Spekol 1300 (Analytik Jena AG, Германия) при длине волны, равной 415 нм. Стандартом служил кверцетин (Sigma-Aldrich, США). Полученные спектрофотометрические результаты выражали в мг/г эквивалента кверцетина.

Каждый опытный вариант был выполнен в двух аналитических и трех биологических повторностях.

2.6. Измерение дыхательного и фотосинтетического CO₂-газообмена у растений, культивируемых в условиях *in vitro*

Измерение дыхательного и фотосинтетического CO₂-газообмена осуществляли с использованием ранее разработанной системы (Баранова и др., 2016). Она работает по замкнутому принципу и включает следующие последовательно соединенные составляющие: герметизированный сосуд для культивирования *in vitro*, ротаметр, осушитель воздуха, инфракрасный CO₂-газоанализатор ГОА-4 (Химавтоматика, Россия) со шкалой 0–0,05% CO₂, оборудованный самописцем для регистрации результатов, и двухпозиционный газовый переключатель, который позволяет системе проводить неоднократные измерения. Для определения фотосинтетического CO₂-газообмена использовали кольцевую люминесцентную лампу (OSRAM, Германия), которая была включена в систему (Рис. 3). Учёт данных показателей проводили спустя 8 суток выращивания. Культуральные сосуды приоткрывали в условиях освещения за сутки до регистрации измерений, а за 2 ч до измерений растения выдерживали в условиях абсолютной темноты. В дальнейшем в течение 5 мин фиксировали показатели дыхательного и фотосинтетического CO₂-газообмена

при постоянной температуре (22–23 °С). Интенсивность темнового дыхания (ИТД) (CO_2 -газообмен (мкг/ч) в условиях темноты), а также интенсивность истинного фотосинтеза (ИИФ) (CO_2 -газообмен (мкг/ч) в условиях темноты и на свету) определяли из расчета на мг сухой биомассы проростка. Для изучения ИТД и ИИФ опыт проводили в трёхкратной повторности по 10 проростков в каждой.

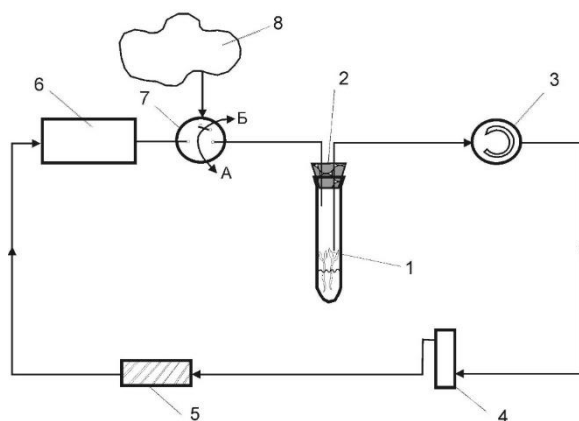


Рисунок 3. Схема замкнутой системы для контроля фотосинтетического и дыхательного CO_2 -газообмена растений *in vitro*. Примечание: 1 – сосуд для культивирования *in vitro*; 2 – материал для герметизации сосуда для культивирования; 3 – насос; 4 – ротаметр; 5 – осушитель воздуха; 6 – инфракрасный CO_2 -газоанализатор; 7 – двухпозиционный газовый переключатель; 8 – внешний воздушный источник (атмосферный воздух) (Баранова и др., 2016).

2.7. Цитофотометрический анализ распределения клеток корневой меристемы по фазам клеточного цикла

Для проведения цитофотометрического анализа кончики корня (0,5–0,7 см) фиксировали в течение 3 ч в смеси 96% этанола и уксусной кислоты (3:1) (Реахим, Россия). После этого отделяли зону корневой меристемы, которую мацерировали в смеси, состоящей из 0,4% целлюлазы и 0,4% пектиназы в течение 2 ч при 37 °С. Затем проводили окрашивание по методу Фёльгена с использованием реактива Шиффа (Merck, Германия) в течение 2 ч. Предварительно в течение 40 мин проводили гидролиз 5 N HCl при 22 °С. Определение содержания ДНК в ядрах меристематических клеток корня проводили на цитофотометре SMP-20 (Opton) с объективом $\times 16$, окуляром $\times 10$ и зондом 0,16 мм. В качестве стандарта

использовали ядра меристематических клеток корня, находящихся в стадиях телофазы (2С) или метафазы (4С). Для каждого варианта проанализировали не менее 300 ядер, выделенных из меристематических клеток 15 фрагментов корней, повторность трёхкратная.

2.8. Световая, трансмиссионная (ТЭМ) и сканирующая (СЭМ) электронная микроскопия

Пробоподготовка для световой микроскопии и ТЭМ. Для проведения световой и ТЭМ микроскопии использовали фрагменты срединной части гипокотилей и семядолей, а также кончики корней размером 2–3 мм. Фиксацию проводили в течение суток при температуре +4 °С с использованием 2,5% раствора глутарового альдегида (Merck, Германия), который был приготовлен на 0,1 М фосфатном буфере (рН 7,2) с добавлением 1,5% сахарозы. На следующем этапе образцы 5 раз по 30 мин промывали 0,1 М фосфатным буфером и дофиксировали в течение 1 ч при 4 °С 1% раствором OsO₄ (Sigma, США). Впоследствии образцы обезвоживали в растворах этанола возрастающей концентрации (30, 50, 70, 96 и 100%) по 30 мин в каждой смене, а затем в окиси пропилена (Fluka, Германия) (три смены по 15 минут каждая). Затем растительный материал проводили через смесь заливочных смол, состоящих из Epon 812 и Araldit M (Merck, Германия), с добавлением окиси пропилена по следующей схеме: 1/5 — 1,5 ч; 2/3 — 1,5 ч; 1/1 — 1,5 ч; 3/2 — 1,5 ч; 5/1 — 2 ч; смесь заливочных смол без окиси пропилена — сутки) по стандартной методике (Уикли, 1975). Затем образцы помещали в заливочные формы и полимеризовали с заливочной смолой с добавлением катализатора DMP-30 (Sigma, США). После полимеризации заливочной смеси определяли положение объекта и ориентировали его относительно плоскости среза. Для этого заливку с объектом рассматривали под биноклем, после чего выпиливали объект из застывшей смолы и фиксировали на пирамидке с помощью капли той же заливочной смолы. Полимеризацию осуществляли в течение 12 ч при температуре 60 °С. Последующая тонкая заточка пирамидки осуществлялась сухими стеклянными ножами. Образец затачивали под биноклем в форме усеченной пирамиды с площадью среза 1–2 (2–3) мм² и помещали в держатель ультрамикротом LKB-V (LKB, Швеция).

Пробоподготовка для СЭМ. После обезвоживания растительного материала в серии растворов этанола повышающейся концентрации (30, 50, 70, 96 и 100%) проводили высушивание растительного материала в критической точке (ВКТ). Высушивание образцов проводили поэтапно: после обезвоживания образец помещали в рабочую камеру установки НСР-2 (Hitachi, Япония), которую герметично закрывали массивной стальной крышкой со смотровым окном, и заполняли жидким CO₂. Затем проводили проточные промывки жидким CO₂. Далее на высушенные образцы осуществляли напыление частицами золота размером 20-40 нм (толщина слоя составляла 10-15 нм) с использованием ионно-распылительной установки IB-3 Ion Coater (EIKO, Япония).

Проведение световой, ТЭМ и СЭМ. Полутонкие срезы толщиной 1–2 мкм изготавливали на ультрамикротоме LKB-V (LKB, Швеция) с помощью стеклянных ножей, а затем помещали на предметные стекла и заключали в смесь эпоксидных смол. Анализ полученных препаратов был проведён на микроскопе Olympus BX51 (Olympus, Япония), оборудованном камерой Color View II (Soft Imaging System, Германия). Морфометрические показатели клеток на срезе определяли при использовании программы Cell-A (Olympus, Япония). Для оценки размеров клеток различных тканей и органов использовали не менее 300 клеток, срезы которых были получены от трёх независимых проростков (трехкратная повторность). Показатель S ядрышка / S ядра определяли как отношение площади ядрышка конкретной клетки к площади ядра этой же клетки (Рис. 4). Данную расчетную характеристику определяли не менее чем для 300 клеток.

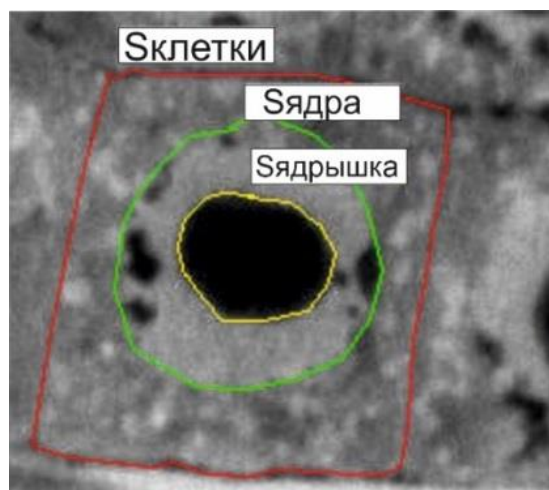


Рисунок 4 – Анализ площади клеток, ядра и ядрышка с помощью программы Cell-A.

Для проведения ТЭМ использовали ультратонкие срезы, которые получали на ультрамикротоме LKB-V (LKB, Швеция) с использованием алмазного ножа ULTRA 45° (Diatom, Швейцария). Срезы помещали на бленды, покрытые формваровой плёнкой, и затем контрастировали по Рейнольдсу (Reynolds, 1963) в капле раствора уранилацетата (Serva, США) и цитрата свинца (Serva, США). Фотографирование и анализ полученных препаратов осуществляли на электронном микроскопе H-500 (Hitachi, Япония) при ускоряющем напряжении 75 кВ.

Анализ образцов для СЭМ был проведён на сканирующем электронном микроскопе Camscan-S2 (Cambridge Instruments, Великобритания) с системой оцифровки изображений под управлением программы MicroCapture (ООО "СМА", Россия). На восьмые сутки эксперимента рулонным методом проводили анализ поверхности клеток эпидермиса с помощью СЭМ, а также измерение площади устьиц. Для каждого варианта проанализировали не менее 300 клеток, полученных от трёх независимых проростков.

Иммуноцитохимический анализ тубулинового цитоскелета. Для иммуноцитохимического анализа микротрубочек в клетках корневой меристемы осуществляли подготовку и приготовление препаратов мацерированных клеток (Lazareva et al., 2003). Кончики корней (3–4 мм) фиксировали в 4% параформальдегиде (Sigma-Aldrich, США) в PHEM-буфере, pH 6,9 (60 mM PIPES, 25

мМ HEPES, 10 мМ EGTA и 2 мМ $MgCl_2$; все компоненты Sigma-Aldrich, США) в течение 1,5–2 ч при комнатной температуре. Отделяли зону корневой меристемы (3 мм) и помещали в мацерирующий раствор, содержащий 2% раствор целлюлазы и 2% пектиназы (Sigma-Aldrich, США) на Na-ацетатном буфере (pH 5,0) на 30 с, после чего обработанные корни переносили в PHEM-буфер. На 1 препарат использовали 6–8 фрагментов корней.

Затем зону корневой меристемы переносили на покровное стекло в каплю буферного раствора и механически разделяли на отдельные клетки препаровальной иглой под биноклем. Полученные препараты высушивали при 4 °C в течение 24 ч, после чего покрывали слоем 0,2% желатина. Препараты инкубировали при температуре 4 °C в течение 12 ч.

Перед инкубированием с моноклональными антителами препараты обрабатывали лизирующей смесью. Образцы на 30 мин помещали в 0,5% Triton X-100 (Sigma-Aldrich, США), приготовленный на PHEM-буфере, содержащий 5% DMSO (Serva, США). Далее препараты отмывали в 10 мМ Трис-буфере (pH 7,6) (TAAB Laboratories, Англия) и инкубировали в течение 12 ч при комнатной температуре с моноклональными мышинными антителами к α -тубулину (клон DM1a) (разведение 1 : 400) (Sigma-Aldrich, США) на 10 мМ Трис-буфере (pH 7,6), содержащем 0,1% БСА (Sigma, США). Затем препараты последовательно отмывали в 10 мМ Трис-буфере (pH 7,6) и 20 мМ Трис-буфере (pH 8,2), после чего инкубировали с козыми антителами к IgG мыши, конъюгированными с Alexa Fluor 488 (Thermo Fisher Scientific, США) в разведении 1 : 400 в течение 45 мин при 37 °C. Препараты заключали в Mowiol 4-88 (Hoechst, Германия) и анализировали на микроскопе Axiovert 200 M (Zeiss, Германия) с эпифлуоресцентным освещением и набором фильтров (с пиком возбуждения 450–480 нм и пиком эмиссии 515–565 нм для Alexa Fluor 488), оборудованным объективом Neofluar 100/1.24. Изображения получали с помощью цифровой камеры AxioCam HRm (Carl Zeiss, Германия) и обрабатывали в программе Adobe Photoshop 6.0 (Adobe Systems, США).

2.9. Статистическая обработка результатов эксперимента

Статистическую обработку экспериментальных данных осуществляли с использованием параметрических критериев Стьюдента, Фишера и Дункана, Расчёты были проведены с помощью программы AGROS (Агрос, Россия) (версия 2.11, Москва, Россия), а также стандартных пакетов программы Microsoft Excel 2010 (One Microsoft Way, США) при 5% уровне значимости ($\alpha=0,05$). Кластерный анализ (методом невзвешенных парно-групповых средних, UPGMA) с использованием меры сходства Жаккара был проведен в программе PAST 3.1 (Natural History Museum, Norway) (Hammer et al., 2001).

Глава 3. Результаты и обсуждение

3.1. Обоснование выбора объекта исследования для сравнительной оценки генотипов томата по солеустойчивости с применением рулонного подхода

Томат (*Solanum lycopersicum* L.L.) используется как модельный объект для изучения механизмов солеустойчивости, поскольку он чувствителен к избыточному засолению почвы (Turhan et al., 2009).

Сравнительная оценка генотипов томатов может проводиться в различных системах: в открытом грунте (Huang et al., 2016; Kahlaoui et al., 2011), в вегетационных сосудах в условиях теплицы (Suarez et al., 2021), на гидропонике (Ali et al., 2021; Loudari et al., 2020) или аэропонике (Cho Ja Yong et al., 1996), а также в условиях *in vitro* (Sootahar et al., 2024). К достоинствам открытого грунта можно отнести естественные условия выращивания и прямую корреляцию между полученными результатами и солеустойчивостью, однако при этом отсутствует возможность контроля и моделирования условий эксперимента. В условиях защищенного грунта, а также гидропонике и аэропонике имеется возможность регуляции физических (интенсивность и спектральный состав света, продолжительность светового дня, температура, влажность, и др.) и химических (элементный состав субстрата) факторов для выращивания, но данные условия предполагают только частичную корреляцию между солеустойчивостью к засолению по сравнению с выращиванием в естественных условиях. Кроме того, в ряде случаев может иметь место ограничение по количеству тестируемых образцов вследствие нехватки пространства (для теплицы) или специализированного оборудования (например, климатических камер для выращивания, гидро- или аэропонного оборудования).

Кроме того, при изучении солеустойчивости на ранних стадиях развития широко используют предварительные лабораторные эксперименты. Оценка генотипов томата по солеустойчивости в условиях *in vitro* имеет несомненные преимущества по сравнению с экспериментами в открытом грунте или при выращивании в условиях защищенного грунта. К ним можно несомненно отнести высокую продуктивность, стабильность и воспроизводимость полученных

экспериментальных данных за счет моделирования и поддержания постоянных контролируемых условий.

Для сравнительной оценки растений по различным морфометрическим и физиолого-биохимическим параметрам при стрессовых воздействиях, имитируемых в лабораторных условиях, широко применяется рулонный метод (Соколик и др., 2024). Однако проращивание семян таким способом имеет ряд проблем. Так, например, они могут сильно отличаться по всхожести и энергии прорастания, корни могут существенно поражаться плесневыми грибами, а сами проростки при этом имеют видимые деформации. Причина может быть связана с недостаточным доступом кислорода к набухающим семенам в результате затопления (Обручева и др., 1994). В работе Ламан с соавторами (Ламан и др., 2000) рулонный метод проращивания был модифицирован для обеспечения лучшего доступа кислорода к набухающим семенам и создания проросткам благоприятного водно-воздушного режима. Для этого полоски из фильтровальной бумаги, размокающие при длительном проращивании, были заменены лентой из синтетической мелкоячеистой вентиляционной сетки.

Для определения солеустойчивости с применением рулонного подхода было отобрано 8 генотипов томата из различных регионов РФ (Табл. 1). Предполагается, что они различаются по устойчивости к засолению. Скрининг проводился с использованием следующих классических показателей: сырая и сухая биомасса корней и побегов; содержание воды в различных тканях и органах; содержание легкорастворимых солей, ионов натрия и хлора; площадь устьиц; содержание фотосинтетических пигментов, фенольных соединений и флавоноидов. Для имитации засоления питательная среда для проращивания содержала 150 мМ NaCl. Данная концентрация NaCl была выбрана на основании ранее проведенных исследований, в которых были задействованы как зарубежные (Babu et al., 2012; Assimakopoulou et al., 2015; Abdel-Farid et al., 2020; Yildirim et al., 2023; Ahmad, Fariduddin, 2025), так и российские (Алиева et al., 2008; Бородулина и др., 2021; Bogoutdinova et al., 2023) сорта и гибриды F1 культурного томата. Следует также отметить, что для подавляющего большинства лабораторных экспериментов по

тестированию различных генотипов культурного томата в условиях засоления концентрация NaCl варьирует преимущественно до 200 мМ (Babu et al., 2012; Assimakopoulou et al., 2015; Ефимова и др., 2018; Tahir et al., 2018; Abdel-Farid et al., 2020).

3.2. Сравнительная оценка генотипов томата с использованием метода рулонной культуры

3.2.1. Влияние различных концентраций хлорида натрия на морфометрические показатели

Для контрольных условий было характерно варьирование по показателю сырой биомассы побега (от 0,2 до 0,8 мг у линии ЯЛФ и сорта Белый Налив соответственно) и корней (от 0,085 до 0,174 мг у сортов Бычье Сердце и Юрьевский соответственно) между различными генотипами томата. Данные отличия могут быть обусловлены различиями в высоте и габитусе, характерные для каждого генотипа. Так, в исследовании были использованы как детерминантные сорта и гибриды F1 (ЯЛФ, Рекордсмен, Юрьевский, Парадигма, Астраханский, Белый Налив, Гей), так и индетерминантный (Бычье Сердце). Добавление 150 мМ NaCl в состав питательной среды позволило разделить исследуемые генотипы томата по реакции к стрессовому фактору по показателям сухой и сырой биомассы корней, а также надземной части побега (Рис. 5). Выделены как генотипы томата, у которых происходило уменьшение сырой биомассы побега (Белый Налив) (Рис. 5А) и корней (Рис. 5Б) (Рекордсмен, Парадигма, Белый Налив, Гей), так и, напротив, увеличение данных показателей (Бычье Сердце и Астраханский для сырой биомассы побега; Бычье Сердце, Астраханский и Юрьевский для сырой биомассы корня соответственно). Остальные генотипы томата были не чувствительны к действию NaCl по сравнению с контролем по показателям сырой биомассы побега (Рекордсмен, Юрьевский, Парадигма, ЯЛФ, Гей) и корней (ЯЛФ).

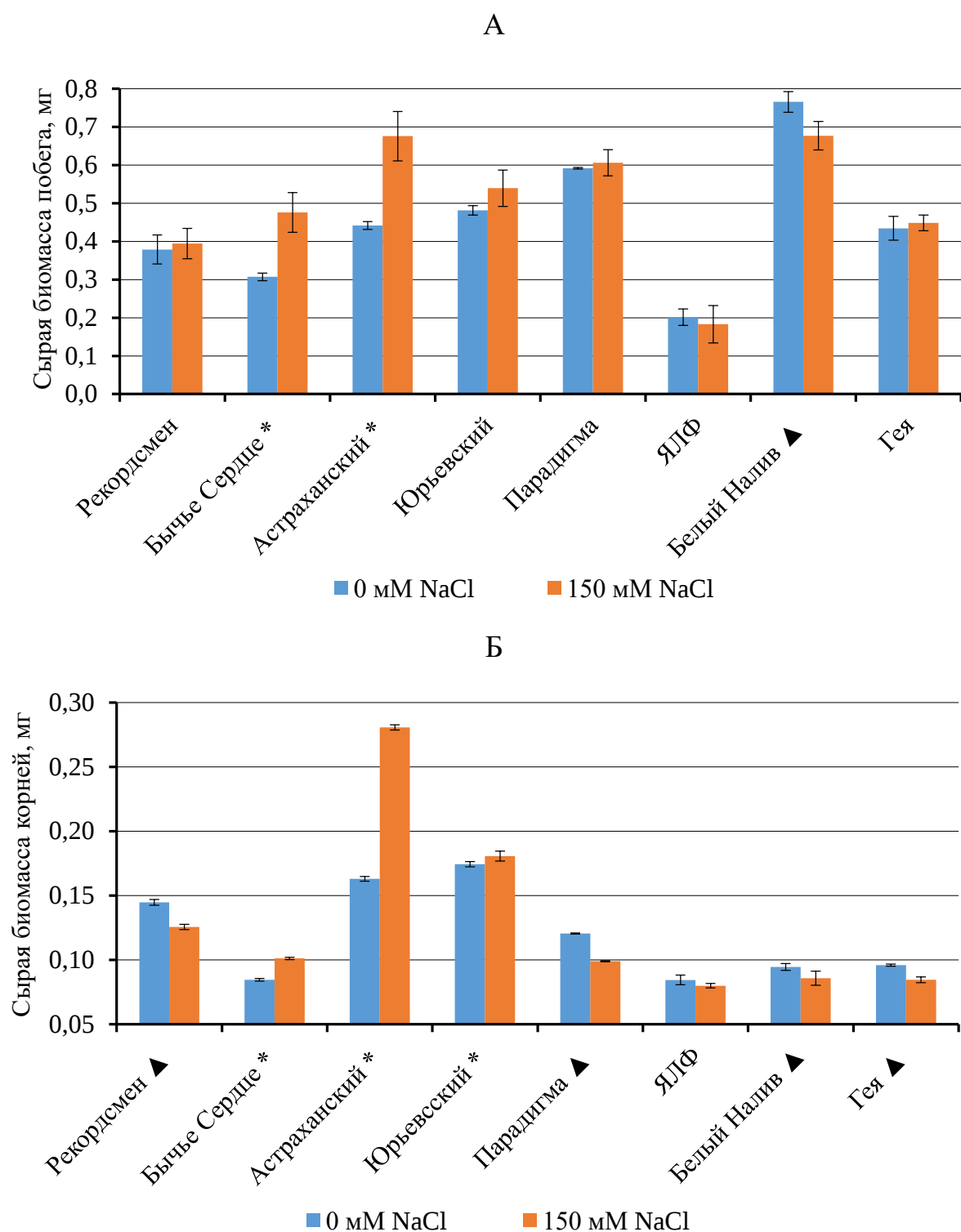


Рисунок 5 – Влияние хлорида натрия на сырую биомассу побега (А) и корня (Б) у проростков различных генотипов томата. Представлены средние значения $\pm$ ошибка средней согласно ANOVA при $\alpha = 0,05$ ($n=30$). Варианты, статистически значимо отличающиеся увеличением или уменьшением данного показателя по сравнению с контролем (0 NaCl), обозначены * или ▲ соответственно.

Важным параметром, характеризующим водный статус при стрессовом воздействии засоления, является содержание воды в растительных тканях. На основании сырой и сухой биомассы побега и корней была рассчитана их оводненность (Рис. 6). В результате исследования не было установлено существенных отличий по данному показателю между исследуемыми генотипами томата в условиях 0 и 150 мМ NaCl. Данный факт крайне удивителен, поскольку NaCl засоление, в первую очередь, инициирует осмотический стресс (Zahra et al., 2020; Ghosh et al., 2022).

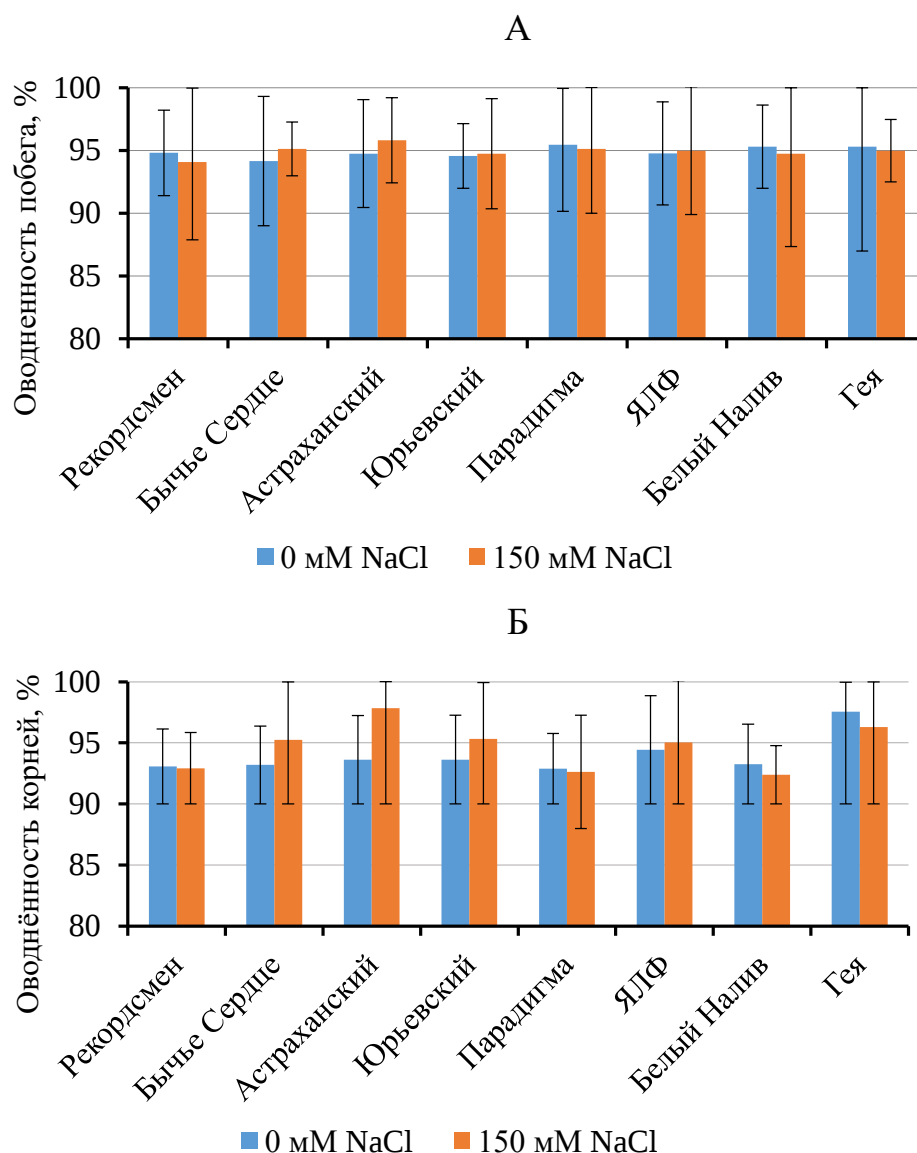
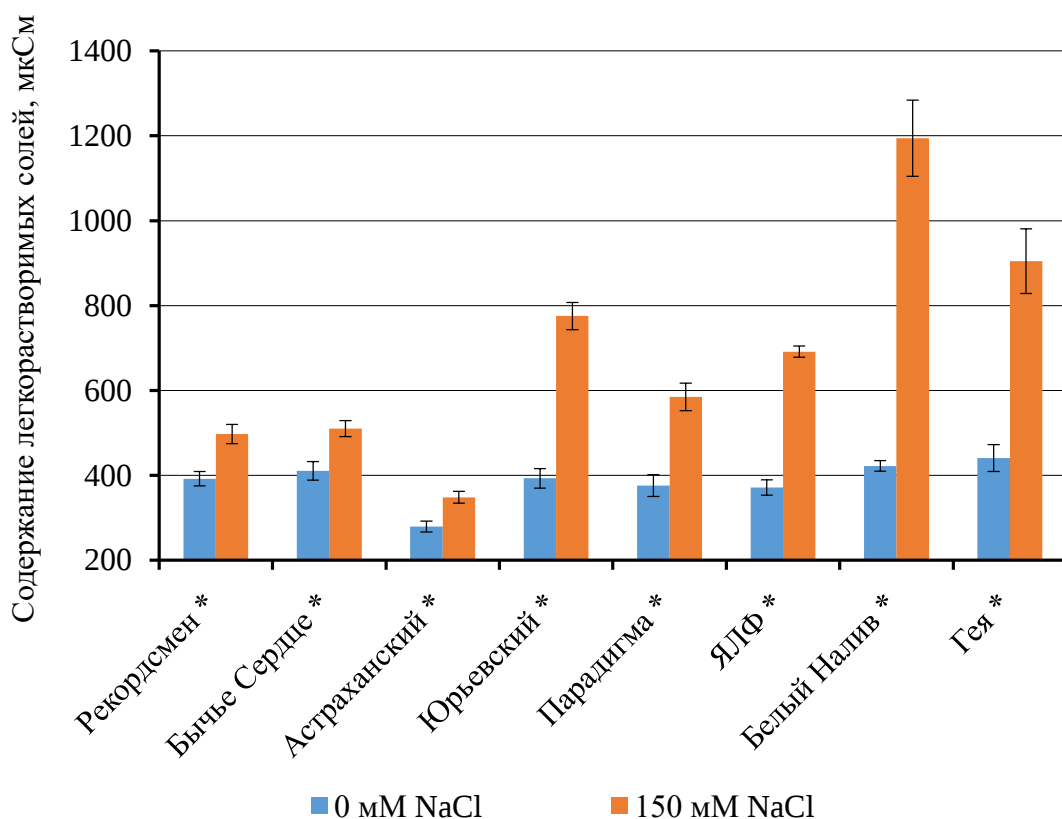


Рисунок 6 – Влияние хлорида натрия на оводненность побега (А) и корней (Б) у проростков различных генотипов томата. Представлены средние значения $\pm$ ошибка средней согласно ANOVA при $\alpha = 0,05$ ($n=30$).

3.2.2. Влияние различных концентраций хлорида натрия на содержание легкорастворимых солей и отдельных ионов

Для роста и развития на засоленных почвах растению необходимо регулировать накопление таких токсичных ионов, как натрий и хлор (Salim, Raza, 2020). Катионы кальция участвуют в защите растения, влияя на перенос калия и натрия (Parida et al., 2005), поддерживают тургорное давление клеток, участвуют в ферментативной активности (Kader, 2010). В результате исследования было отмечено, что содержание легкорастворимых солей в контрольных условиях у всех генотипов было сравнимо друг с другом (371,0 – 440,8 мкСм), за исключением сорта Астраханский (279,4 мкСм). В условиях хлоридного засоления существенное увеличение данного показателя наблюдалось у всех изученных генотипов. Так, для сортов Рекордсмен, Бычье Сердце и Астраханский увеличение общего содержания легкорастворимых солей происходило примерно в 1,3 раза, тогда как для остальных генотипов – 1,6 – 2,6 раза (Рис. 7А). У всех генотипов содержание ионов натрия и хлора увеличилось по сравнению с контролем (Рис. 7Б,В).

А



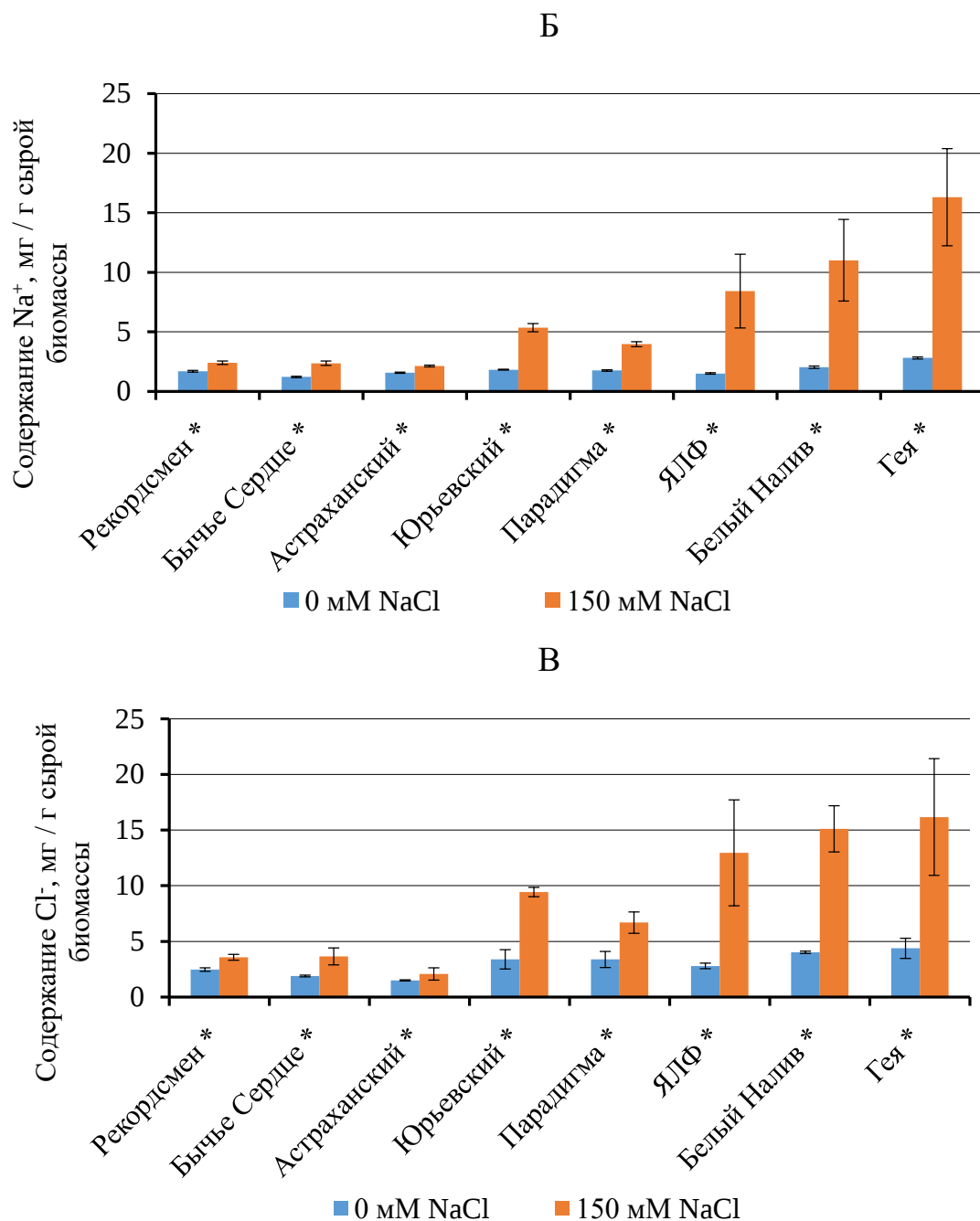


Рисунок 7 – Влияние хлорида натрия на содержание легкорастворимых солей (А), ионов натрия (Б) и хлора (В) в тканях растений у проростков различных генотипов томата. Представлены средние значения $\pm$ ошибка средней согласно ANOVA при $\alpha = 0,05$ ($n=30$). Варианты, статистически значимо отличающиеся увеличением данного показателя по сравнению с контролем (0 NaCl) обозначены *.

Для роста и развития на засоленных почвах растению необходимо регулировать накопление таких токсичных ионов, как Na^+ и Cl^- (Salim, Raza, 2020).

Засоление влияет на рост растений из-за токсичного воздействия ионов натрия, снижающего усвоение кальция и калия (Salim, Raza, 2020). Известно, что более солеустойчивые генотипы не накапливают ионы натрия и хлора в вакуолях и поддерживают их низкую концентрацию в цитоплазме (Shi et al., 2003). Они также поддерживают низкий уровень Na^+ в листьях. В различных работах показано, что неустойчивые к засолению генотипы содержали большее количество ионов натрия и хлора, и меньшее – калия. У устойчивых генотипов наблюдалась противоположная ситуация (Elkelish et al., 2019; Saddiq et al., 2018; Saddiq et al., 2021). В настоящем исследовании зафиксирована тенденция увеличения содержания ионов хлора и хлора у всех исследуемых генотипов при солевом стрессе. Это согласуется с данными, полученными ранее на пшенице (Saddiq et al., 2021). Однако были выделены сорта, у которых эта разница была хоть и достоверной по сравнению с контролем, но наименьшей (Рекордсмен, Бычье Сердце, Астраханский). Низкое содержание токсичных ионов Na^+ и Cl^- у более устойчивых генотипов по сравнению с неустойчивыми сортами может объясняться их выведением из вакуолей или блокированием транспорта ионов Na^+ в клетку (Bhusal, 2021).

3.2.3. Влияние различных концентраций хлорида натрия на структурную организацию устьичного аппарата

Методом СЭМ были изучены абаксиальная и адаксиальная поверхности семядольных листьев у различных генотипов томата, культивируемых в контрольных (0 мМ NaCl) и стрессовых (150 мМ NaCl) условиях, для оценки поверхностной организации устьиц (Рис. 8) и размеров их замыкающих клеток (Рис. 9). Для обеих сторон семядольного листа было характерно наличие устьиц типичной формы у большинства изученных генотипов. Для наглядности на Рис. 8 представлена микрофотография абаксиальной поверхности семядольного листа, где количество устьиц значительно больше. Можно отчетливо видеть характерную структурную организацию устьичного аппарата у всех генотипов в контрольных условиях (Рис. 8А,В,Д,Ж,И,Л,Н,П). В условиях засоления у ряда генотипов томата (Астраханский (Рис. 8Б), Рекордсмен (Рис. 8К), ЯЛФ (Рис. 8М) и Белый Налив (Рис. 8О)) наблюдается дезорганизация устьиц, которая выражается в асимметричном

расположении замыкающих клеток друг к другу, изменении их формы, а также степени открытия устьичной щели.

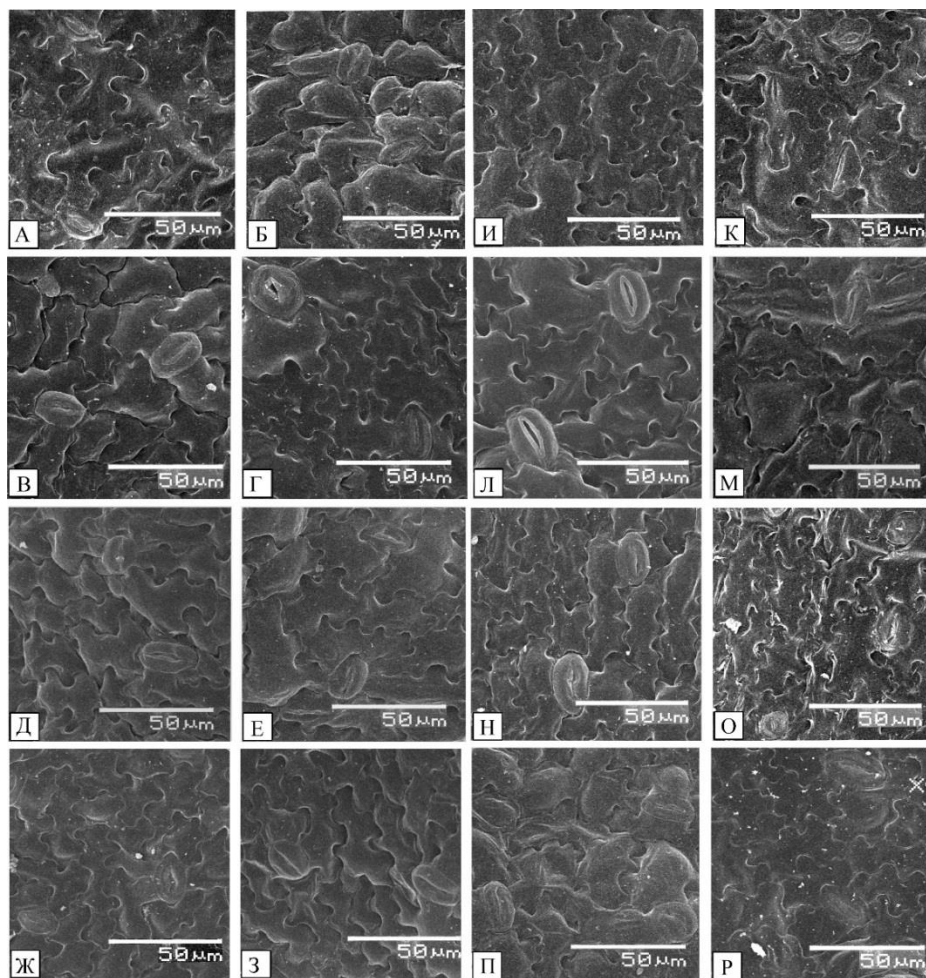


Рисунок 8 – Морфологические особенности устьиц, расположенных на абаксиальной поверхности семядольного листа, у различных генотипов томата в контрольных условиях (А,В,Д,Ж,И,Л,Н,П) и при действии 150 мМ NaCl (Б,Г,Е,З,К,М,О,Р): Астраханский (А,Б), Бычье Сердце (В,Г), Гeya (Д,Е), Парадигма (Ж,З), Рекордсмен (И,К), ЯЛФ (Л,М), Белый Налив (Н,О), Юрьевский (П,Р). Масштабный отрезок – 50 мкм.

Кроме того, для сравнительной характеристики генотипов томата в контрольных и стрессовых условиях была проведена оценка размеров устьиц, расположенных на адаксиальной (Рис. 9А) и абаксиальной (Рис. 9Б) поверхностях семядольных листьев. Так, у большинства изученных генотипов томата засоление не приводило к достоверным изменениям площади устьиц, расположенных на

адаксиальной поверхности, за исключением линии ЯЛФ и сорта Белый Налив. У последних при действии 150 мМ NaCl происходило увеличение площади устьиц в 1,4 и 1,6 раз соответственно.

Несколько другая ситуация отмечена в случае устьиц, расположенных на абаксиальной поверхности семядольного листа (Рис. 9Б). Так же, как и в случае адаксиальной поверхности, площадь устьиц, расположенных на абаксиальной поверхности, у линии ЯЛФ и сорта Белый Налив достоверно увеличивалась в условиях засоления. Данный факт также отмечен и для сорта Гея. Напротив, у сорта Парадигма происходило уменьшение площади устьиц в 1,4 раза по сравнению с контролем (0 мМ NaCl).

Таким образом, выделены нечувствительные сорта томата, у которых NaCl засоление не приводило к изменениям размера устьиц, расположенных как на абаксиальной, так и адаксиальной поверхностях семядольных листьев (Рекордсмен, Бычье Сердце, Астраханский, Юрьевский). А также чувствительные генотипы, у которых происходило изменение данного показателя по сравнению с контролем как в сторону увеличения (ЯЛФ, Белый Налив, Гея), так и уменьшения (Парадигма).

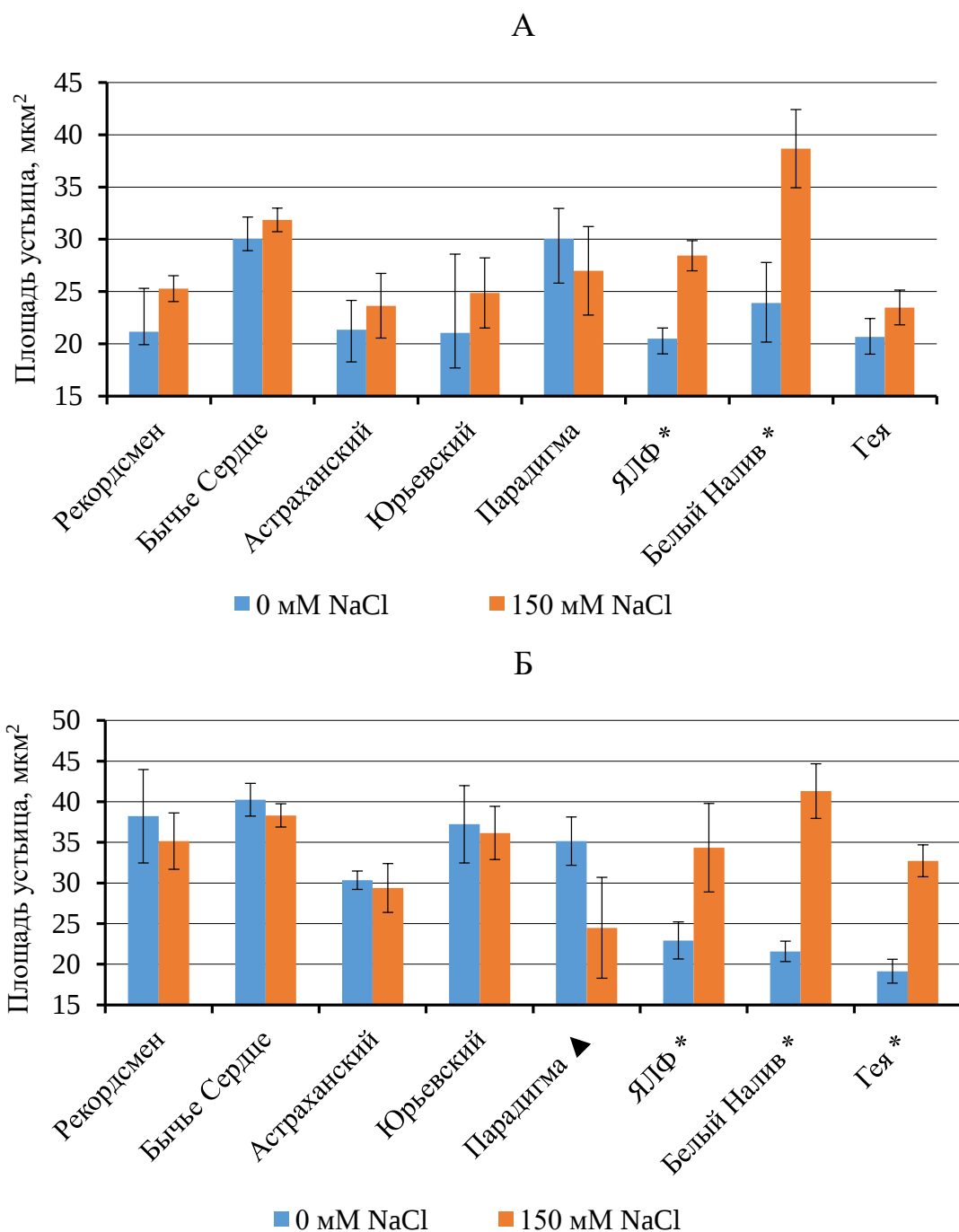


Рисунок 9 – Влияние NaCl засоления на площадь устьиц, расположенных на адаксиальной (А) и абаксиальной (Б) поверхностях семядольного листа, у проростков различных генотипов томата. Представлены средние значения $\pm$ ошибка средней согласно ANOVA при $\alpha = 0,05$ ($n=30$). Варианты, статистически значимо отличающиеся увеличением или уменьшением данного показателя по сравнению с контролем (0 NaCl) обозначены * или ▲ соответственно.

Способность ассимилировать углекислый газ регулируется изменением размера устьичной щели (Zhao et al., 2019). На устьичную проводимость часто отрицательно влияет уровень засоления почвы (Soltabayeva, 2021). Различные структурные и функциональные преобразования устьиц при засолении наблюдаются у различных сельскохозяйственных культур (Liu et al., 2017), являясь адаптивной реакцией на стресс. Так, у растений ячменя в условиях засоления происходило уменьшение плотности расположения устьиц на поверхности листа как адаптивная реакция на водный стресс (Kiani-Pooya, 2020). Увеличение площади устьиц на адаксиальной поверхности при одновременном их снижении на абаксиальной поверхности может быть обусловлено изменением транспирации для минимизации потерь воды, что было отмечено ранее (Dourado et al., 2022).

3.2.4. Влияние различных концентраций хлорида натрия на содержание фотосинтетических пигментов

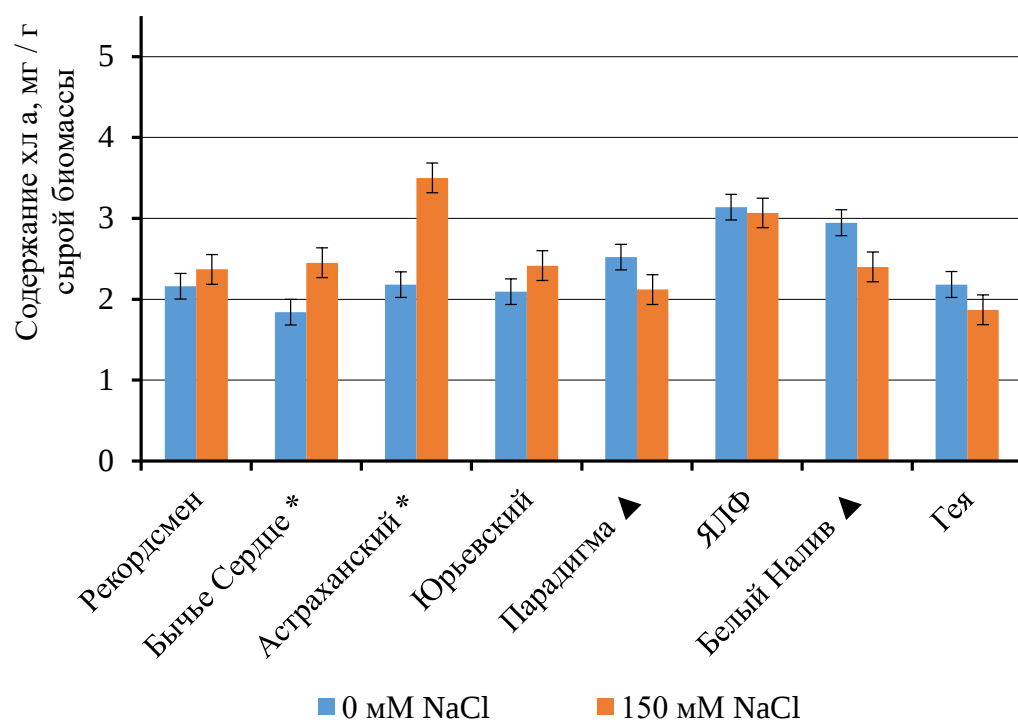
Следующим этапом настоящего исследования было проведение сравнительной физиолого-биохимической оценки генотипов томата по содержанию фотосинтетических пигментов в контрольных и стрессовых условиях NaCl засоления. Установлено, что в контрольных условиях содержание хл а у различных генотипов томата было практически одинаковым, за исключением сорта Белый Налив и линия ЯЛФ (Рис. 10А). По-видимому, данный факт обусловлен генетическими и физиолого-биохимическими особенностями. По количественному содержанию хл а исследуемые генотипы томата можно условно разделить на 3 группы: 1) нечувствительные генотипы (сорта Рекордсмен, Юрьевский, Гей и линия ЯЛФ), у которых не отмечено достоверных различий между контрольным и опытным (150 мМ NaCl) вариантами; 2) чувствительные генотипы (Бычье Сердце, Астраханский), у которых наблюдалось достоверное увеличение данного показателя (в 1,3 и 1,6 раза соответственно) между контролем и 150 мМ NaCl; 3) чувствительные генотипы (Парадигма, Белый Налив), у которых наблюдалось достоверное снижение (в 1,2 раза) данного показателя между контролем и 150 мМ NaCl (Рис. 10А).

В отличие от хл а, реакция исследуемых генотипов томата по содержанию хл в при NaCl засолении существенно отличалась (Рис. 10Б). Так, среди нечувствительных генотипов по данному показателю выделился только сорт Юрьевский. У остальных генотипов томата NaCl засоление приводило или к достоверному увеличению (Рекордсмен, Бычье Сердце, Астраханский в 1,2–2,1 раза), или снижению (ЯЛФ, Парадигма, Белый Налив и Гея в 1,2–1,3 раза) содержания хл в по сравнению с контролем (Рис. 10Б).

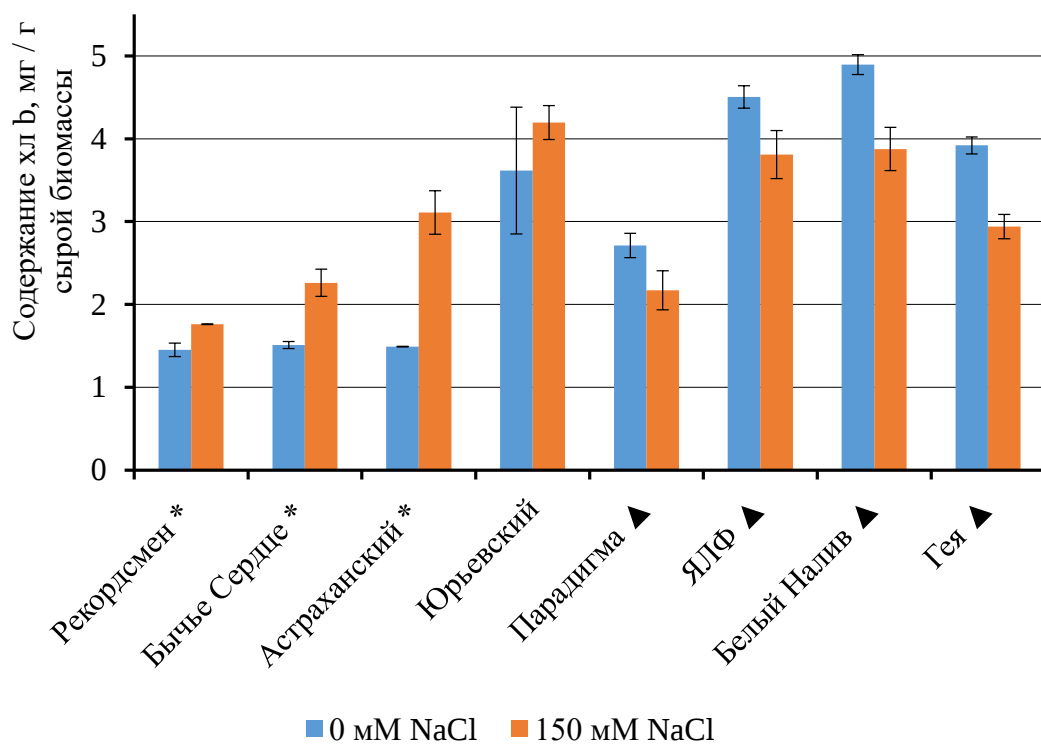
Кроме того, была проведена сравнительная характеристика генотипов томата по количественному содержанию каротиноидов (Рис. 10В). В контрольных условиях явно выделялись генотипы с низким (Рекордсмен, Бычье Сердце, Парадигма и Астраханский, где содержание варьировало от 0,06 до 0,38 мг/г сырой биомассы) и высоким (Юрьевский, Белый Налив, Гея и ЯЛФ, где содержание варьировало от 1,82 до 2,8 мг/г сырой биомассы) содержанием каротиноидов.

По содержанию каротиноидов в контрольных и стрессовых условиях исследуемые генотипы томата также были распределены на 3 группы: 1) нечувствительные (Юрьевский, Белый Налив и ЯЛФ); 2) чувствительные, у которых наблюдалось достоверное увеличение содержания каротиноидов (1,1–1,3 раза) при засолении по сравнению с контролем (Рекордсмен, Бычье Сердце, Астраханский и Парадигма); чувствительный сорт Гея, у которого наблюдалось уменьшение содержания каротиноидов в 1,2 раза при засолении по сравнению с контролем (Рис. 10В).

А



Б



В

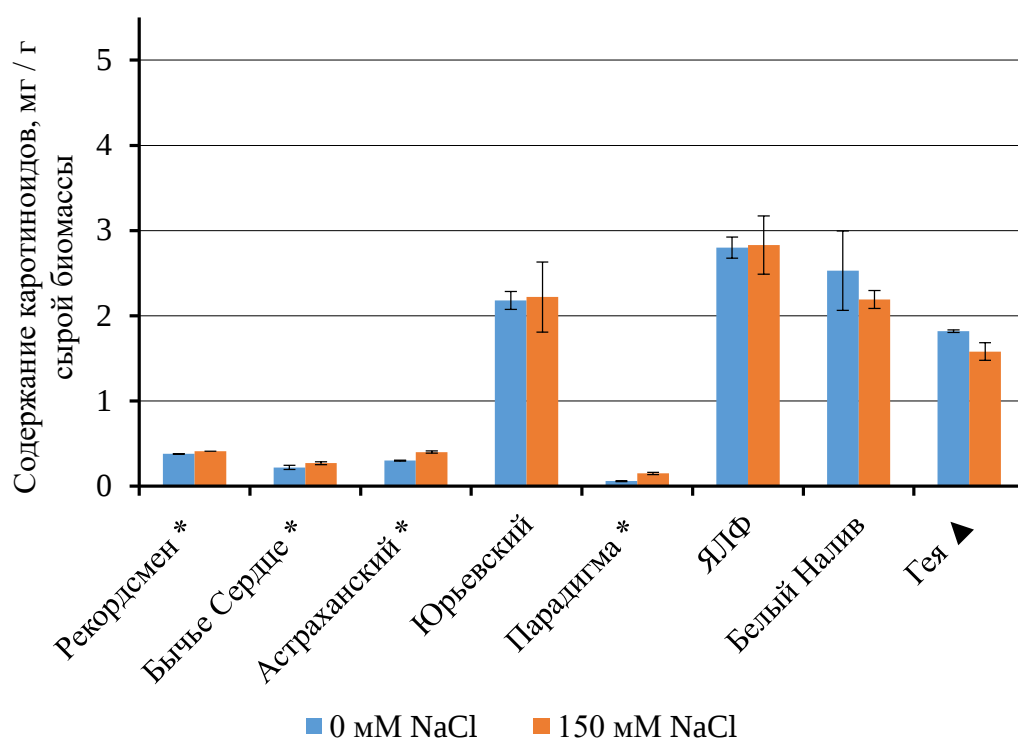


Рисунок 10 – Влияние NaCl засоления на количественное содержание хл а (А), хл b (Б) и каротиноидов (В) в листьях проростков различных генотипов томата. Представлены средние значения $\pm$ ошибка средней согласно ANOVA при $\alpha = 0,05$ ($n=30$). Варианты, статистически значимо отличающиеся увеличением или уменьшением данного показателя по сравнению с контролем (0 NaCl) обозначены * или ▲ соответственно.

Неблагоприятное воздействие засоления приводит к снижению содержания фотосинтетических пигментов в листьях, эффективности фотосинтеза, закрытию устьиц и, как следствие, ингибированию роста (Woodrow et al., 2012; Nawaz et al., 2010), что может свидетельствовать о нарушении фотосинтетического аппарата у растений (Abdelkader et al., 2022; Abdelkader et al., 2023). Singh с соавторами (Singh et al., 2016) обнаружили снижение хл b и общего содержания хлорофилла в листьях томата сорта Lacshim при NaCl засолении. Taheri et al. (2020) предположили, что снижение содержания хл а и b может быть обусловлено снижением интенсивности фотосинтеза и повышением активности хлорофиллазы. Обнаруженные в настоящей

работе изменения содержания хлорофиллов в листьях могут быть связаны с нарушением биосинтеза или ускоренной деградацией пигмента, как об этом говорится в работе Delfine с соавторами (Delfine et al., 1998), а увеличение пигментов может быть обусловлено повышением активности антиоксидантных ферментов и, следовательно, ограничением образования активных форм кислорода (Zafar et al., 2019).

Обнаруженное снижение количества каротиноидов либо отсутствие статистических значимых отличий от контроля у части исследуемых генотипов томата не противоречит данным, полученным ранее, и может быть связано с меньшим вкладом ксантофиллового цикла в ответ на солевой стресс (Misra et al., 2006). Увеличение количества каротиноидов может быть также обусловлено нейтрализацией АФК (Ziaf et al., 2009).

3.2.5. Влияние различных концентраций хлорида натрия на содержание фенольных соединений и флавоноидов

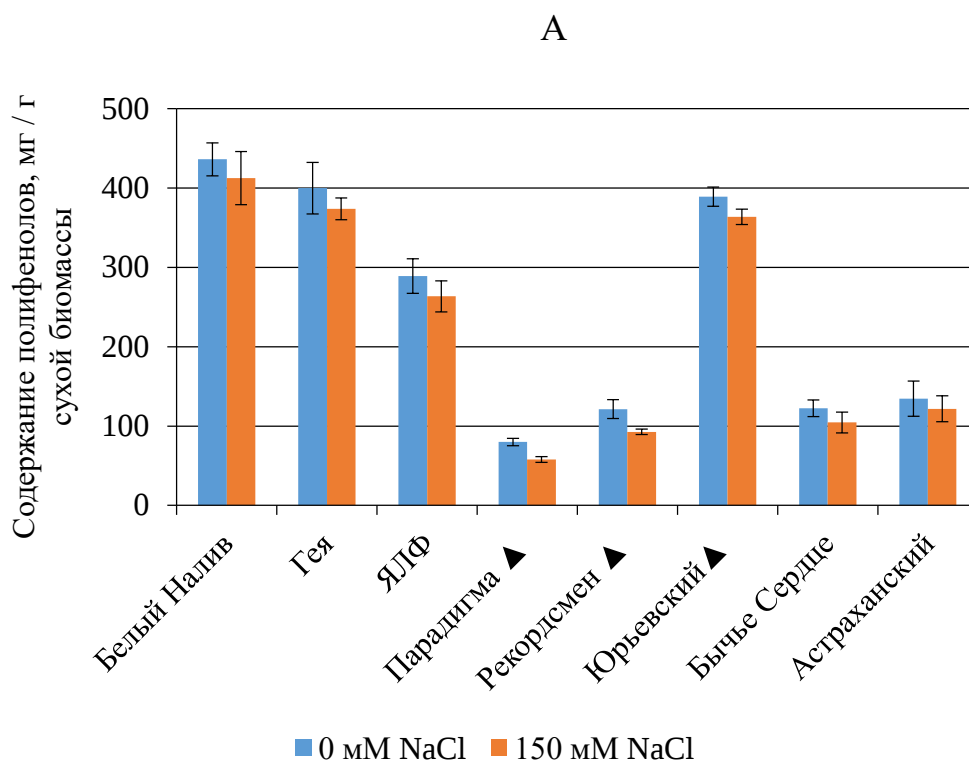
Фенольные соединения, включая флавоноиды, являются наиболее широко распространенными вторичными метаболитами, выполняющими протекторные свойства при различных абиотических стрессовых воздействиях (Weidner et al., 2018). В настоящем исследовании было определено общее содержание полифенолов (Рис 11А), а также флавоноидов – кверцетина (Рис. 11Б) и рутина (Рис. 11В).

В контрольных условиях исследуемые генотипы томата можно условно разделить на две группы: с относительно низким (Рекордсмен, Бычье Сердце, Парадигма и Астраханский) и высоким (Юрьевский, Белый Налив, Гей и ЯЛФ) содержанием полифенолов. В условиях NaCl засоления у трех сортов томата (Парадигма, Рекордсмен и Юрьевский) происходило достоверное уменьшение количества полифенолов, тогда как у остальных генотипов данный показатель соответствовал контролю (Рис 11А).

Сравнительная оценка исследуемых генотипов томата в контрольных условиях также позволило выделить генотипы с низким (Белый Налив и Гей) и высоким (ЯЛФ, Парадигма, Рекордсмен, Юрьевский, Бычье Сердце, Астраханский) количественным содержанием кверцетина (Рис. 11Б). Однако, по сравнению с

общим содержанием полифенолов, изученные генотипы томата существенно отличалась по реакции на NaCl засоление. Так, в условиях 150 мМ NaCl установлено значительное уменьшение кверцетина у таких генотипов, как Белый Налив, Гейя, ЯЛФ и Рекордсмен в 1,2–1,9 раз. Напротив, для сорта Астраханский было характерно увеличение содержания данного флавоноида в 1,3 раза по сравнению с контролем. Содержание кверцетина в условиях 150 мМ NaCl у остальных генотипов статистически не значимо отличалось от соответствующего значения контроля (Рис. 11Б).

Содержание рутина в контрольных условиях у различных генотипов варьировало от 48,0 до 97,1 мг / г сухой биомассы. NaCl засоление приводило к изменению содержания рутина только у двух сортов томата: Гейя и Рекордсмен (Рис. 11В).



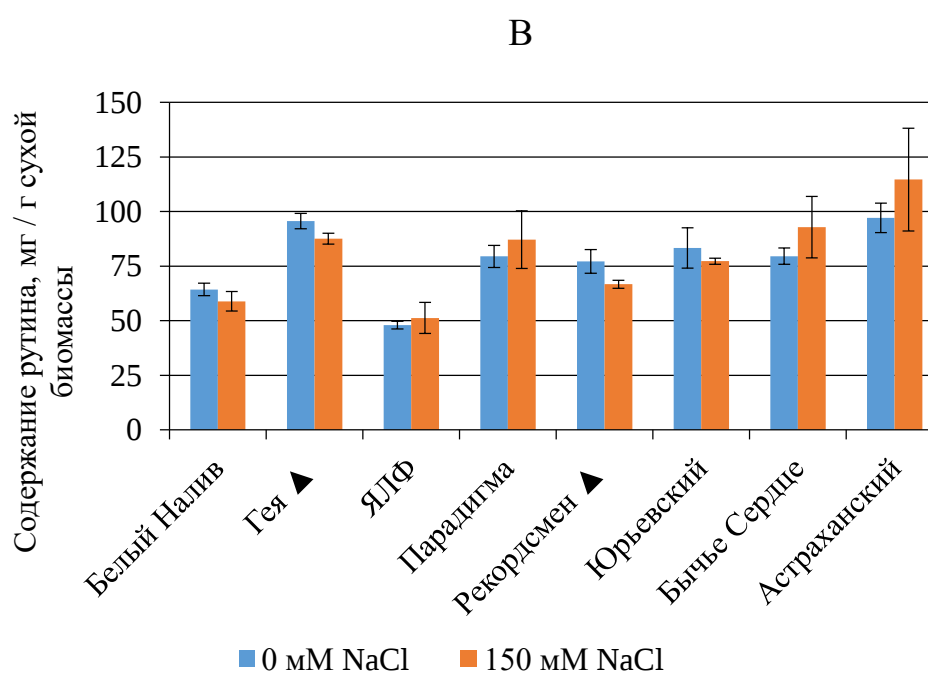
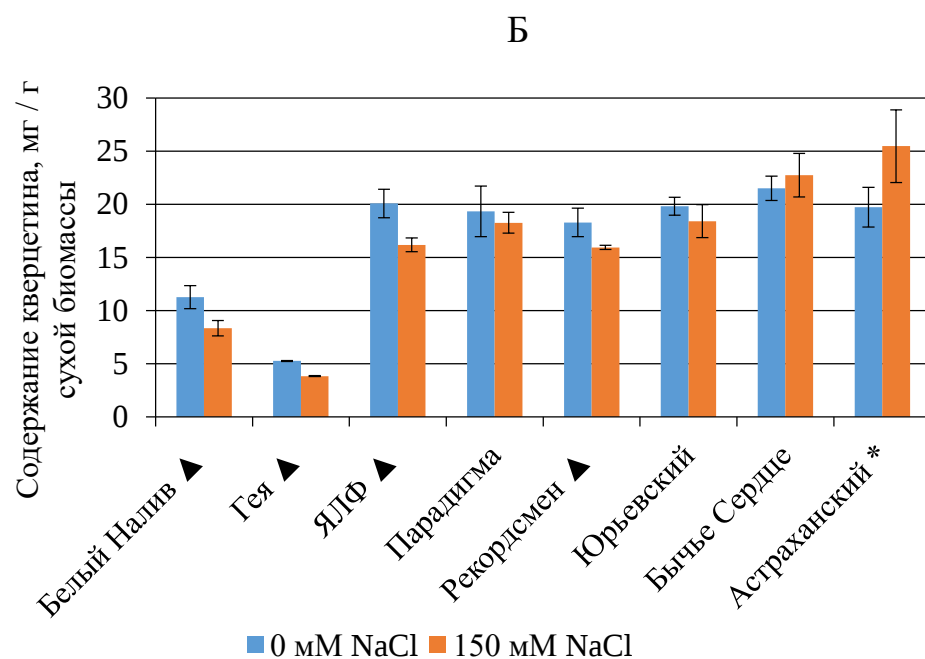


Рисунок 11 – Влияние NaCl засоления на содержание полифенолов (А), кверцетина (Б) и рутина (В) в листьях проростков различных генотипов томата. Представлены средние значения $\pm$ ошибка средней согласно ANOVA при $\alpha = 0,05$ ($n=30$). Варианты, статистически значимо отличающиеся увеличением или уменьшением данного показателя по сравнению с контролем (0 NaCl) обозначены * или $\blacktriangle$ соответственно.

Фенольные соединения, включая флавоноиды, являются наиболее широко распространенными вторичными метаболитами, которые обладают антиоксидантной активностью. Они обнаружены в высоких концентрациях в растениях при действии стрессовых условий (Weidner et al., 2018; Farghaly et al., 2021). Al Hassan с соавторами (Al Hassan et al., 2015) проанализировали общее содержание полифенолов, общее количество флавоноидов у *Solanum cerasiforme* Mill Dunal при действии 150, 300 и 450 мМ NaCl. Результаты показали, что содержание общих флавоноидов повышалось через 25 суток после обработки всеми концентрациями стрессового агента, кроме 150 мМ NaCl. Содержание фенольных соединений в условиях 150 мМ NaCl засоления также увеличилось и у растений томата сорта Microtom (Bacha et al., 2017). В ряде исследований также отмечено, что достоверного изменения их количества в стрессовых условиях не происходит (Zuzunaga-Rosas et al., 2022).

Известно, что накопление рутина в цитозоле удаляет или ослабляет образование гидроксильных радикалов. Как у растений лебеды, так и у фасоли предварительная обработка листьев рутином приводила к значительному удержанию K^+ и усилению оттока Na^+ из клеток мезофилла листа (Shabala et al., 2014). Кверцетин представляет собой флавоноид, который принимает участие в прорастании семян и фотосинтезе, а также стимулирует рост и развитие растений (Singh et al., 2021). Кверцетин, являясь мощным антиоксидантом, обеспечивает устойчивость растений к ряду биотических и абиотических стрессов (Del Valle, 2020). Повышение содержания фенольных соединений и флавоноидов у двух сортов кукурузы (*Zea mays* L.) было продемонстрировано в исследовании Kiani и Arzani (Kiani, Arzani, 2021). Высказано предположение, что как снижение, так и увеличение содержания полифенолов может обуславливаться тем, что солевой стресс может вызывать ингибирующие и / или стимулирующие действие на синтез фенольных кислот (Sharma et al., 2019).

3.2.6. Комплексная сравнительная характеристика генотипов томата по устойчивости к NaCl засолению

Для определения солеустойчивости с применением рулонного метода с использованием различных критериев были отобраны генотипы томата различного эколого-географического происхождения. На основе комплексной сравнительной физиолого-биохимической оценки по различным показателям была проведена кластеризация исследуемых генотипов томата с использованием кластерного анализа, основанного на коэффициенте Жаккара. Разделение на группы проводили на основании всех изученных морфометрических (сырая и сухая биомасса, оводненность, площадь устьиц) и биохимических (содержание легкорастворимых солей, ионов Na^+ , Cl^- , фотосинтетических пигментов, пролина, полифенола, кверцетина и рутина) показателей. В результате исследуемые генотипы томата были разделены на две группы по устойчивости к засолению: условно устойчивые (Рекордсмен, Юрьевский, Бычье Сердце и Астраханский) и условно неустойчивые (ЯЛФ, Парадигма, Гея и Белый Налив) (Рис. 12). Впоследствии для разработки методологического подхода для сравнительной оценки генотипов томата в условиях засоления *in vitro* были отобраны контрастные по устойчивости к NaCl генотипы: линия ЯЛФ и сорт Рекордсмен. Другой причиной выбора данных генотипов послужило также то, что оба они характеризуются высокой способностью к индукции процессов морфогенеза *in vitro*, а также восприимчивостью к интеграции чужеродной ДНК методом агробактериальной трансформации (Халилуев, Долгов, 2010).

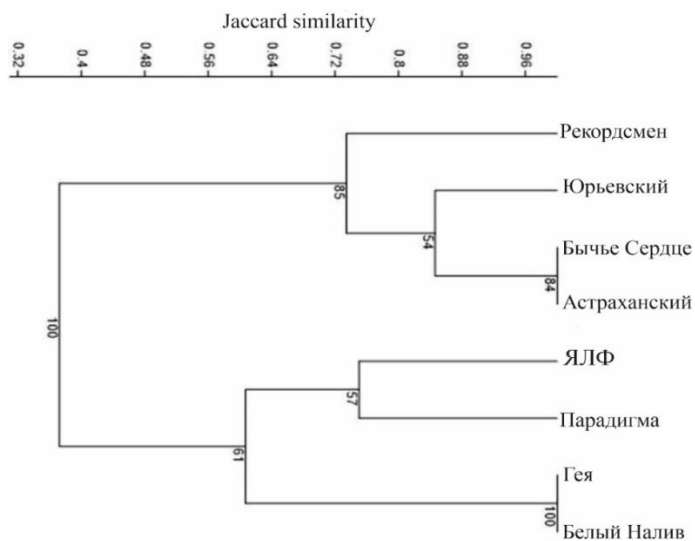


Рисунок 12 – Распределение изученных генотипов томата по степени устойчивости к засолению NaCl на основании комплекса показателей с применением рулонного метода.

Альтернативой рулонному методу является сравнительная оценка в стрессовых условиях засоления *in vitro*. К его достоинствам можно отнести возможность создания и поддержания постоянных контролируемых условий, а также проведение отбора устойчивых генотипов за короткий период времени на ранних этапах онтогенеза. Для растений томата обнаружена положительная корреляция между каллусной тканью *in vitro* и целым растением *in vivo* в условиях засоления (Pérez-Alfocea et al., 1994). Так, для оценки солеустойчивости культурного и дикого видов *Solanum* в качестве эксплантов *in vitro* была использована апикальная меристема побега (Cano et al., 1998). В ходе данного исследования авторами были сделаны выводы, что наиболее пригодными и информативными показателями для скрининга генотипов, устойчивых к засолению, являются показатель частоты ризогенеза, а также число регенерировавших *in vitro* корней. Важной составляющей является также получение максимально выравненного, однородного культивируемого *in vitro* материала, от которого существенно зависит корректность и достоверность результатов морфометрической, физиолого-биохимической и цитологической оценок. В большинстве исследований по

моделированию условий засоления *in vitro* авторы используют асептические семена, которые культивируют на питательных средах с добавлением NaCl (Kumar et al., 2021; Chakma et al., 2019). Однако даже качественный семенной материал различается по всхожести и выровненности, что не только может существенно исказить полученные экспериментальные данные, но, в ряде случаев, сделать их непригодными для интерпретации.

Таким образом, в настоящей работе был применен новый методологический подход – использование для сравнительной оценки на устойчивость к засолению фрагментов проростков, полученных из асептических семян, которые однородны по габитусу и стадии развития. Впоследствии фрагменты проростков переносили на питательную среду для индукции ризогенеза с добавлением различных концентраций NaCl. Данный подход подразумевает, что *de novo* образованные корни регенерируют непосредственно на среде с добавлением NaCl в константных контролируемых условиях, что крайне важно для получения достоверных качественных и количественных характеристик.

3.3. Влияние различных концентраций хлорида натрия на морфометрические параметры томата линии ЯЛФ и сорта Рекордсмен

3.3.1. Влияние хлорида натрия на число регенерированных корней и их длину

На первом этапе работы была проанализирована частота ризогенеза у проростков обоих исследуемых генотипов томата при культивировании на среде с различным содержанием стрессового фактора (Табл. 2). Так, у фрагментов проростков томата линии ЯЛФ на 5 сутки эксперимента в условиях 200 мМ NaCl наблюдалась некротизация фрагмента гипокотилия, находящегося в непосредственном контакте с питательной средой, что приводило к практически полному ингибированию корнеобразования. В отличие от линии ЯЛФ у фрагментов проростков томата сорта Рекордсмен незначительное снижение частоты ризогенеза до 93,3% наблюдалось на среде с бóльшим содержанием NaCl (250 мМ). Кроме того, высокие концентрации хлорида натрия (150 мМ и более) не только снижали частоту ризогенеза, но и увеличивали продолжительность периода времени с начала появления регенерируемых корней.

Таблица 2. Влияние различных концентраций хлорида натрия в составе питательной среды на частоту ризогенеза и продолжительность времени с начала образования корней у проростков томата линии ЯЛФ и сорта Рекордсмен.

Концентрация NaCl в питательной среде, мМ	Частота ризогенеза, %		Время начала органогенеза корней, сутки	
	ЯЛФ	Рекордсмен	ЯЛФ	Рекордсмен
0	100с	100с	4	4
25	100с	100с	4	4
50	100с	100с	4	4
75	100с	100с	4	4
100	100с	100с	4	4
150	100с	100с	5	5
200	16,7a	100с	7	6
250	—	93,3b	—	7
300	—	—	—	—

Примечание: «—» — отсутствие ризогенеза. Варианты, сопровождаемые одинаковыми буквами, статистически незначимо отличаются по критерию Дункана ($\alpha = 0,05$). Повторность трёхкратная по 10 эксплантов в каждой (n=30).

При культивировании проростков томата на среде для индукции ризогенеза с добавлением NaCl были выявлены различия по количеству образовавшихся корней и их длине (Рис. 13).

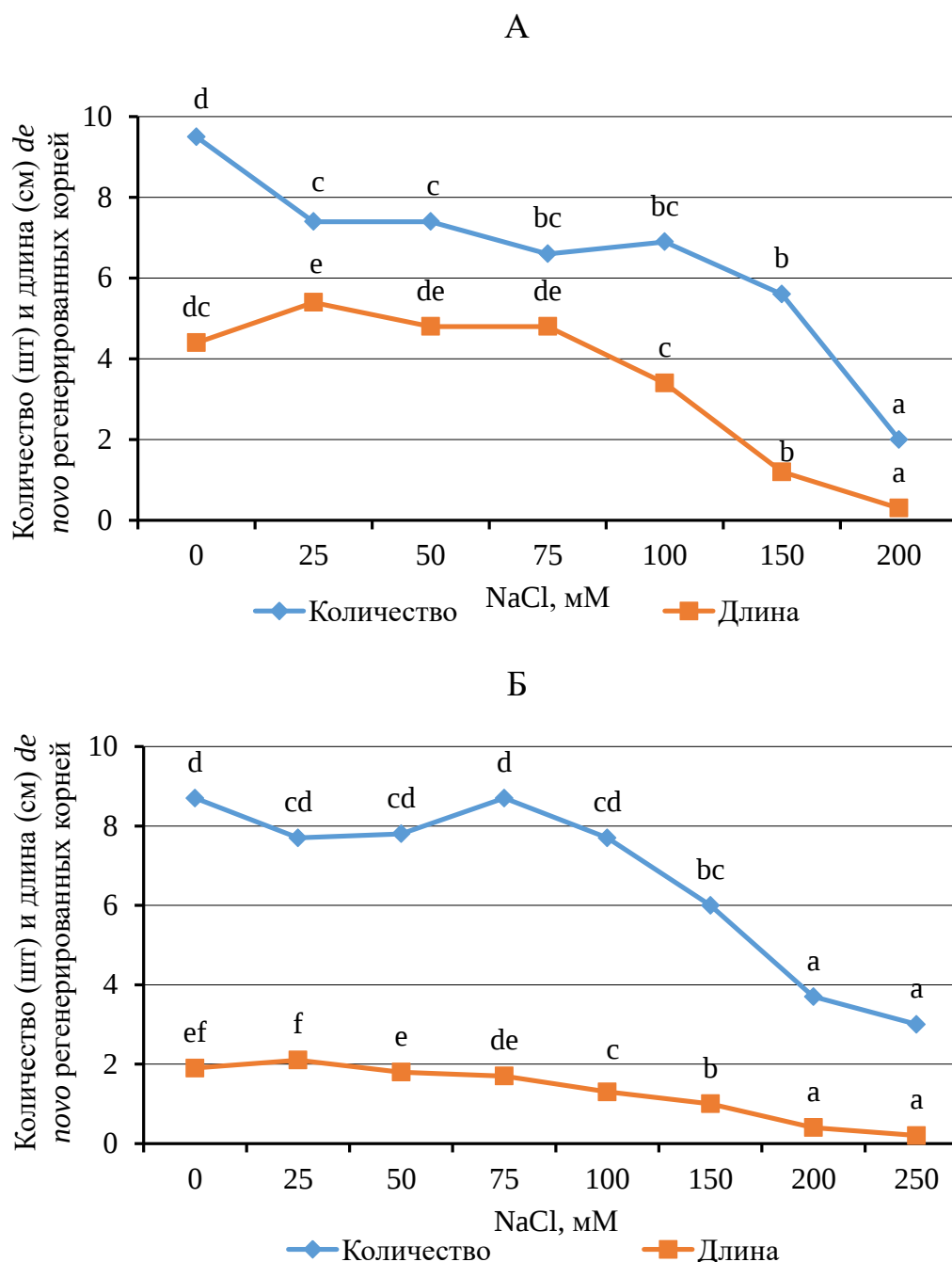


Рисунок 13 – Влияние различных концентраций хлорида натрия в составе питательной среды для индукции ризогенеза на число *de novo* регенерированных корней (шт) и их длину (см) у проростков томата линии ЯЛФ (А) и сорта Рекордсмен (Б). Варианты, сопровождаемые хотя бы одной одинаковой буквой, статистически незначимо отличаются по критерию Дункана при $\alpha = 0,05$.

Присутствие в среде NaCl в наименьшей концентрации (25 мМ) приводило к достоверному снижению числа регенерированных корней у проростков томата

линии ЯЛФ по сравнению с контролем. У сорта Рекордсмен же при минимальных концентрациях изменения числа регенерированных корней не наблюдалось. В условиях 150 мМ NaCl уменьшение числа корней отмечено и у томата линии ЯЛФ, и у сорта Рекордсмен (Рис. 13А,Б). Значительное увеличение длины корней у линии ЯЛФ показано при 25 мМ NaCl, тогда как при концентрациях 100 мМ и выше обнаружено достоверное снижение по данному показателю. У сорта Рекордсмен снижение длины корней показано при более высоких концентрациях NaCl. Таким образом, из этих результатов можно отметить, что инициация и рост корней в значительной степени зависели от концентрации NaCl в среде, что подтверждается и работами других исследователей. Так, в работе Ji с соавторами (Ji et al., 2013) было показано, что одной из реакций на солевой стресс является торможение инициации и роста первичных и боковых корней. Напротив, в работе Wang с соавторами (Wang et al., 2009) отмечено, что низкие концентрации NaCl приводили к увеличению ростовых показателей (Wang et al., 2009).

Полное ингибирование ризогенеза и некроз у проростков томата сорта Рекордсмен наблюдали на питательных средах, содержащих NaCl в концентрации 300 мМ. При действии 100 и 150 мМ NaCl у растений этого сорта происходило достоверное уменьшение числа и длины корней соответственно. При этом стимулирующего эффекта низких концентраций NaCl не обнаружено.

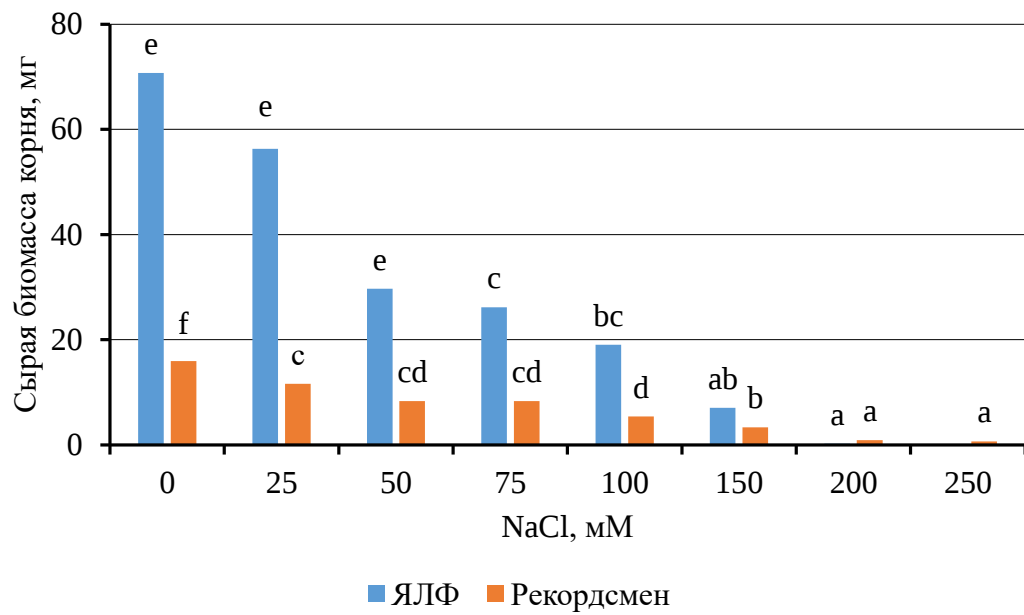
Известно что, ингибирование ростовых процессов в условиях засоления во многом обусловлено генетическими особенностями конкретного сорта или линии томата. Так, при изменении количества NaCl в среде были установлены различия между генотипами по показателю длины корней у томата сорта Roma и гибрида F1 Patio (Shibli et al., 2007). В настоящем исследовании уменьшение длины корня у линии ЯЛФ отмечено при 150 мМ NaCl, а у сорта Рекордсмен при 100 мМ NaCl. Торможение роста корней в условиях засоления может обуславливаться разными причинами, например, осмотическим стрессом, вызванным нарушением водного баланса, а также токсическим действием ионов Na^+ и Cl^- (Neang et al., 2020). Засоление также уменьшает пролиферативную активность клеток корневой меристемы, а также их растяжение в различных тканях корня (Samarajeewa et al.,

1999). В настоящем исследовании следует отметить, что у сорта Рекордсмен снижение данных показателей наблюдалось при более высоких концентрациях NaCl по сравнению с линией ЯЛФ. Продемонстрированные эффекты будут обсуждены ниже в разделе 3.7.

3.3.2. Влияние хлорида натрия на сырую и сухую биомассу корней

Отличия между генотипами по количеству и длине регенерированных корней приводили соответственно к отличиям в показателях сырой и сухой биомассы – наиболее распространённых критериев для сравнительной оценки при различных биотических и абиотических факторах (Neang et al., 2020). Так, присутствие NaCl в составе питательной среды оказывало существенное влияние на сырую биомассу регенерированных корней у проростков обоих генотипов томата (Рис. 14). В ходе исследования была установлена обратная зависимость между показателем сырой биомассы корней и интенсивностью NaCl засоления (Рис. 14А).

А



Б

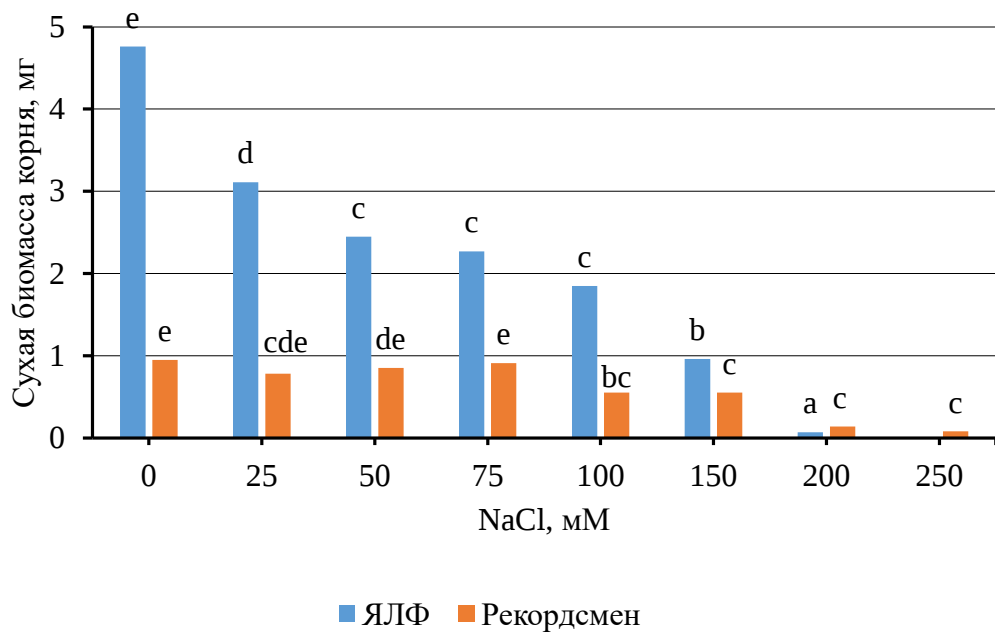


Рисунок 14 – Влияние различных концентраций хлорида натрия в составе питательной среды для индукции ризогенеза на сырую и сухую биомассу корня у проростков томата линии ЯЛФ (А) и сорта Рекордсмен (Б). Варианты, сопровождаемые хотя бы одной одинаковой буквой, статистически незначимо отличаются по критерию Дункана при $\alpha = 0,05$ ($n=30$).

Существенные отличия между генотипами выявлены и по показателю сухой биомассы регенерированных корней (Рис. 14Б). С увеличением концентрации NaCl в питательной среде у обоих генотипов томата было показано уменьшение сухой биомассы. Однако у линии ЯЛФ достоверное уменьшение данного показателя отмечалось уже при наименьшей концентрации NaCl (25 мМ) в питательной среде для индукции ризогенеза, тогда как у сорта Рекордсмен – только в условиях 100 мМ NaCl засоления.

В исследованиях, проведенных Ratnakar и Rai (Ratnakar, Rai, 2013) также продемонстрировано уменьшение сырой биомассы побегов и корней, которое согласуется с полученными нами исследованиями. Очевидно, что уменьшение сырой биомассы корня и ингибирование роста в целом обусловлено нарушением водного обмена (Whitmore, Whalley, 2009; Niakan, Ahmadi, 2014). Снижение сухой биомассы корней, продемонстрированное в исследовании Neangc соавторами при действии 100–250 мМ NaCl (Neang et al., 2020). Авторы отмечают, что подобного рода реакция обусловлена нарушением потребления минеральных солей (особенно K^+ и Ca^{2+}), органических веществ и/или повышенным расходом накопленных пластических соединений. Повышенный расход продуктов фотосинтеза (Flexas et al., 2007) или задержка поступления метаболитов в корневую систему (Lawlor, Cornic, 2002) также могут являться причинами снижения сухой биомассы корня.

3.3.3. Влияние различных концентраций хлорида натрия на морфометрическую характеристику побега

Морфометрическую характеристику побеговой части проростков томата осуществляли по показателям сырой и сухой биомассы (Рис. 15).

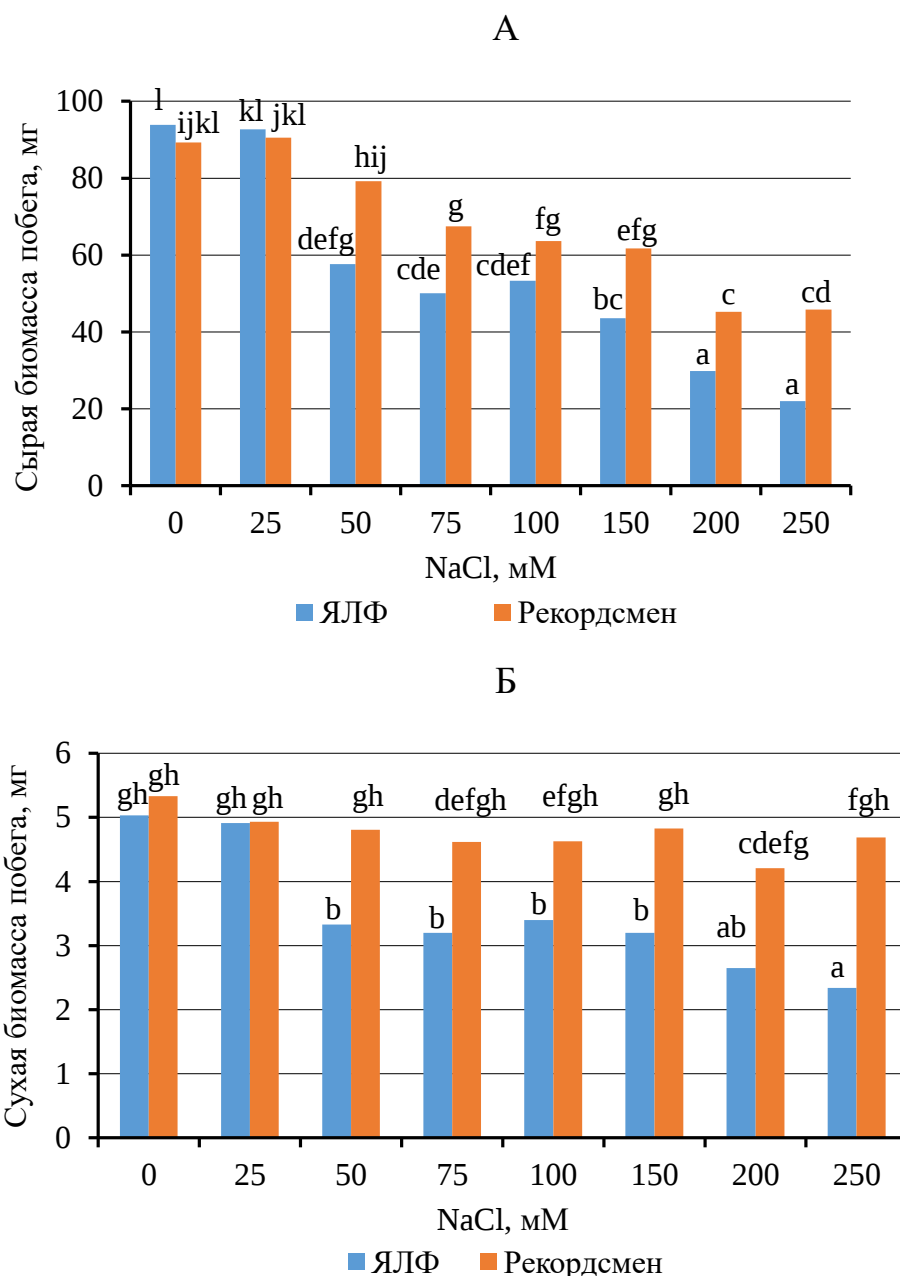


Рисунок 15 – Влияние различных концентраций хлорида натрия в составе питательной среды для индукции ризогенеза на сырую (А) и сухую (Б) биомассу побеговой части проростков томата линии ЯЛФ и сорта Рекордсмен. Варианты, сопровождаемые хотя бы одной одинаковой буквой, статистически незначимо отличаются по критерию Дункана при $\alpha = 0,05$ ($n=30$).

В целом, для обоих генотипов томата было характерно уменьшение сырой биомассы побеговой части проростка с увеличением концентрации NaCl в среде (Рис. 15А). Различия между исследуемыми генотипами томата были установлены в количественном содержании NaCl, при котором по сравнению с контролем

происходило достоверное снижение сырой биомассы побеговой части проростка. Так, для линии ЯЛФ и сорта Рекордсмен эти значения составили 50 мМ и 75 мМ NaCl соответственно. Кроме того, необходимо отметить, что на всех вариантах питательных сред с добавлением NaCl в концентрации 50 мМ и более, за исключением варианта, содержащего 100 мМ NaCl, сырая биомасса побеговой части проростка томата сорта Рекордсмен достоверно превышала соответствующее значение линии ЯЛФ.

Различия между генотипами томата также наблюдали и в отношении сухой биомассы (Рис. 15Б). Как и в случае сырой биомассы побега, снижение сухой биомассы у линии ЯЛФ происходило в условиях слабого засоления (50 мМ NaCl). Напротив, для сорта Рекордсмен статистически значимых отличий по данному показателю не установлено. При этом у проростков томата обоих генотипов на средах с добавлением NaCl в концентрациях 100 мМ и выше семядольные листья проявляли признаки хлороза. Причем его степень возрастала с увеличением концентрации NaCl. Кроме того, в условиях умеренного засоления (100–150 мМ NaCl) у проростков наблюдалось угнетение роста настоящего листа, тогда как в условиях сильного засоления (200–250 мМ NaCl) их образования на 8 сутки культивирования не происходило вовсе.

3.3.4. Влияние различных концентраций хлорида натрия на оводненность тканей корня и побега

Оводненность растительных тканей является результирующим показателем, учитывающим сырую и сухую биомассы, который широко применяется для оценки водного статуса в условиях стрессовых факторов (Zahra et al., 2020; Ghosh et al., 2022). Используя данный показатель, установлены существенные различия между исследуемыми генотипами томата в различных NaCl условиях (Табл. 3). Так, у линии ЯЛФ при минимальной концентрации обнаружено увеличение оводненности тканей корня по сравнению с контролем; при дальнейшем повышении концентрации NaCl отмечено достоверное снижение данного показателя. Напротив, уменьшение оводненности тканей корня у сорта Рекордсмен обнаружено при большей концентрации стрессового фактора (50 мМ NaCl и более).

Что касается оводненности тканей побега, то для обоих генотипов томата достоверное снижение показателя продемонстрировано при действии 75 мМ NaCl и более. Следует отметить, что добавление NaCl в низкой концентрации (25 мМ NaCl) приводило к увеличению оводненности тканей побега сорта Рекордсмен, тогда как для линии ЯЛФ значение данного варианта было сопоставимо с контролем (0 мМ NaCl).

Таблица 3. Влияние различных концентраций хлорида натрия в составе питательной среды на оводненность у проростков томата линии ЯЛФ и сорта Рекордсмен.

Концентрация NaCl, мМ	Оводненность, %			
	Корень		Побег	
	ЯЛФ	Рекордсмен	ЯЛФ	Рекордсмен
0 (контроль)	93,2±0,49	94,0±0,14	94,7±0,21	94,0±0,07
25	94,5±0,25*	93,2±0,83	94,7±0,07	94,6±0,08*
50	91,0±0,68*	89,8±0,53*	94,2±0,18	93,9±0,01
75	91,3±0,44*	89,0±1,38*	93,6±0,02*	93,2±0,17*
100	90,2±0,40*	89,0±2,71*	93,6±0,31*	92,7±0,08*
150	86,3±0,95*	83,4±1,78*	92,6±0,22*	92,2±0,12*
200	75,0±0,2*	84,6±1,31*	91,1±0,18*	90,7±0,07*
250	—	88,5±4,95*	89,4±0,20*	89,8±0,37*
300	—	—	—	90,7±0,50*

Примечание: «—» – нет ризогенеза. * обозначены варианты, имеющие достоверные отличия от контроля.

Таким образом, на основании совокупности представленных выше морфометрических данных было установлено, что исследуемые генотипы томата существенно отличаются по устойчивости (чувствительности) к засолению. При культивировании фрагментов асептических проростков томатов, максимально выровненных по габитусу и стадии развития, на среде для индукции ризогенеза были экспериментально установлены сублетальные концентрации, которые для линии ЯЛФ и сорта Рекордсмен составили 150 и 250 мМ соответственно. Таким

образом, сублетальные и промежуточные (75 мМ NaCl) концентрации NaCl были использованы в дальнейших исследованиях по физиолого-биохимической и цитологической оценке. Кроме того, использованная ранее концентрация 150 мМ NaCl для сравнительной оценки генотипов томата рулонным методом соответствует одной из пороговых концентраций, отобранных экспериментально в условиях *in vitro*.

3.4. Влияние различных концентраций хлорида натрия на фотосинтетический и дыхательный CO₂-газообмен

В эксперименте по определению дыхательного и фотосинтетического CO₂-газообмена у проростков томата в условиях засоления *in vitro* были использованы экспериментально установленные для каждого генотипа промежуточные и сублетальные концентрации NaCl. При определении ИТД и ИИФ линии ЯЛФ было установлено, что в условиях 75 мМ NaCl происходило достоверное снижение показателей в 1,3 и 1,1 раза соответственно. Последующее уменьшение ИИФ у проростков томата селекционной линии ЯЛФ отмечено на среде, содержащей сублетальную концентрацию 150 NaCl. В отличие от линии ЯЛФ достоверных различий по показателям ИТД и ИИФ у проростков томата сорта Рекордсмен при действии 75 и 150 мМ NaCl установлено не было. Изменение дыхательного и фотосинтетического CO₂-газообмена у данного генотипа происходило только в условиях сильного засоления 250 мМ NaCl (Рис. 16).

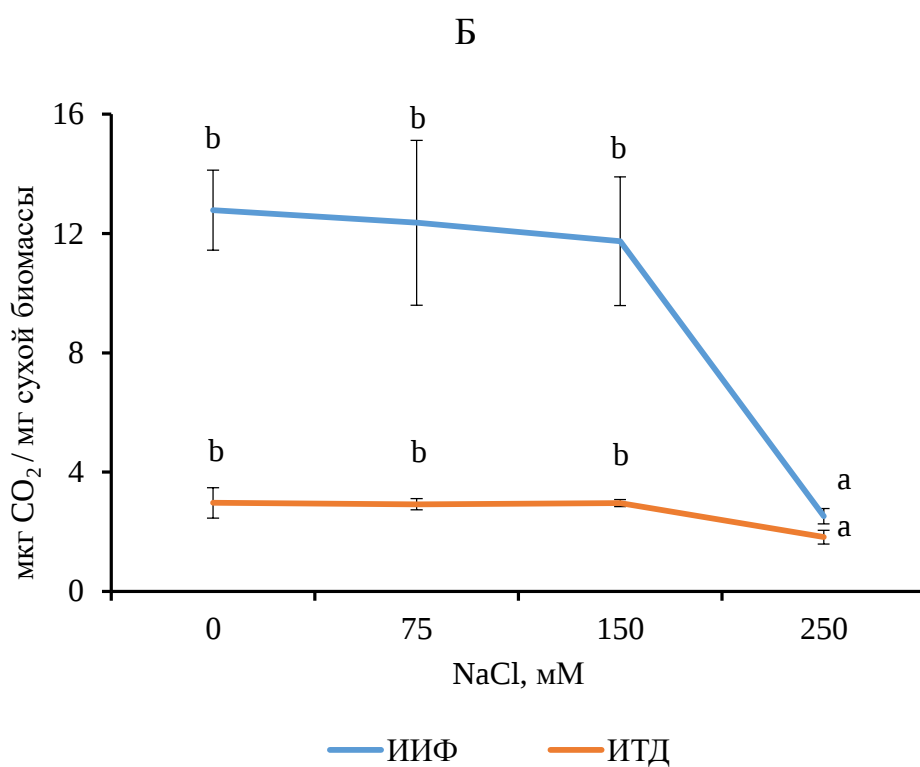
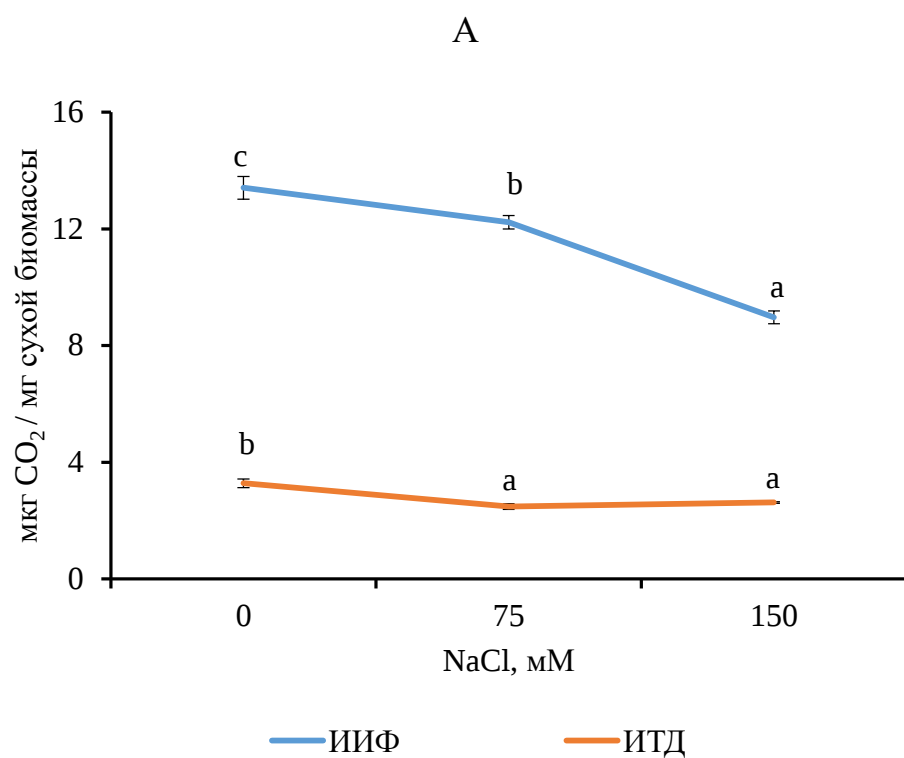


Рисунок 16 – Влияние хлорида натрия на интенсивность истинного фотосинтеза (ИИФ) и темнового дыхания (ИТД) проростков томата линии ЯЛФ (А) и сорта Рекордсмен (Б). Варианты, сопровождаемые хотя бы одной одинаковой буквой, статистически незначимо отличаются по критерию Дункана при $\alpha = 0,05$ ($n=30$).

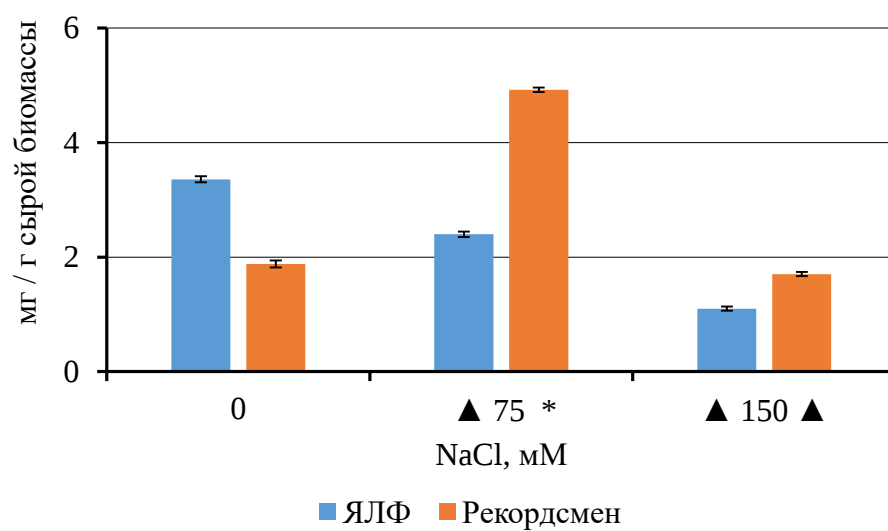
Данные, полученные по измерениям ИТД и ИИФ, согласуются с результатами, полученными другими исследователями. Так, показано стимулирование или ингибирование дыхания в условиях засоления (Баранова и др., 2016; Малышев, 1982; Slavtcheva, Dmitrova, 2001). Полученные данные по ингибированию ИТД согласуются также с результатами и других авторов (Аббасова, Касумов, 1986; Климачев и др., 2011). Кроме того, ИИФ может положительно коррелировать с содержанием хлорофилла (Gummuluru et al., 1989), отражая скорость фотосинтеза (Мао et al., 2007). Таким образом, на организменном уровне установлены существенные различия между генотипами томата по дыхательному и фотосинтетическому CO_2 -газообмену.

3.5. Влияние хлорида натрия на биохимические показатели

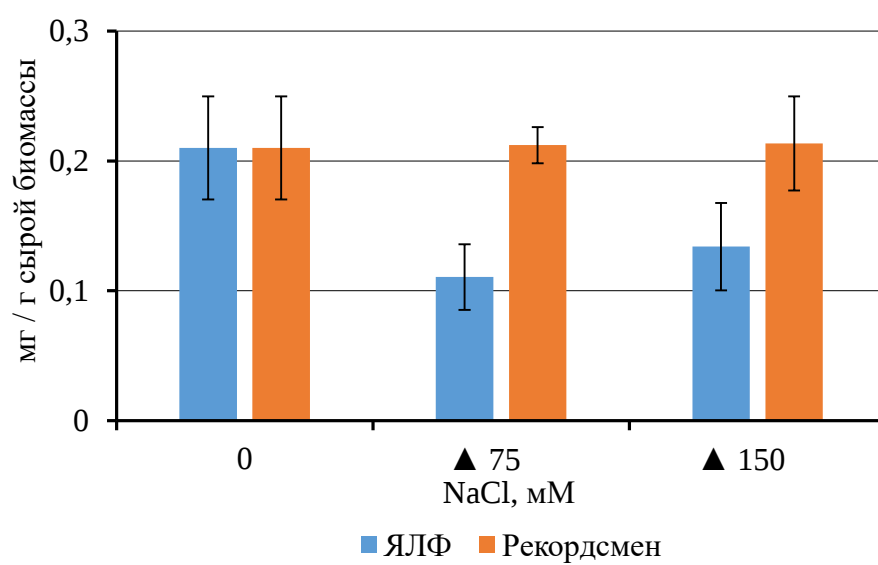
Рядом авторов (Bacha, Tet, 2017; Noreen et al., 2009) была обнаружена прямая корреляция между скоростью фотосинтеза и содержанием хлорофиллов в тканях листа. В связи с этим, дальнейшая работа была связана с определением количества фотосинтетических пигментов, содержащихся в семядольных листьях у проростков, выращенных в различных условиях NaCl засоления. Кроме того, было измерено содержание пролина, который синтезируется в растениях при различных стрессовых воздействиях, в частности, при засолении (Parvin et al., 2019).

Как видно из рисунка 17 А,Б между генотипами томата наблюдали резкие различия по изменению содержания пролина и хл а при засолении. Достоверное снижение содержания пролина (в 1,4 и 3,1 раза) и хл а (в 1,9 и 1,6 раза) происходило при культивировании проростков томата линии ЯЛФ в присутствии 75 и 150 мМ NaCl соответственно. Содержание пролина в семядолях проростков сорта Рекордсмен достоверно увеличивалось при 75 мМ NaCl, а содержание хл а при 75 и 150 мМ NaCl не отличалось от контрольных значений. Кроме того, засоление не приводило к изменению содержания хл b (Рис. 17В), а также значительно повысило содержание каротиноидов (Рис. 17Г) в семядольных листьях томатов обоих генотипов.

А



Б



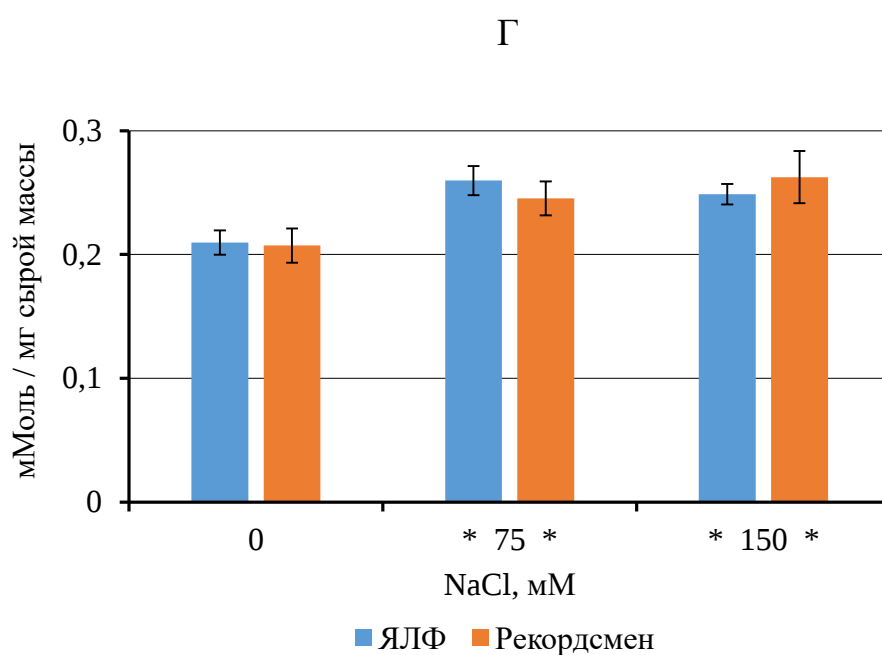
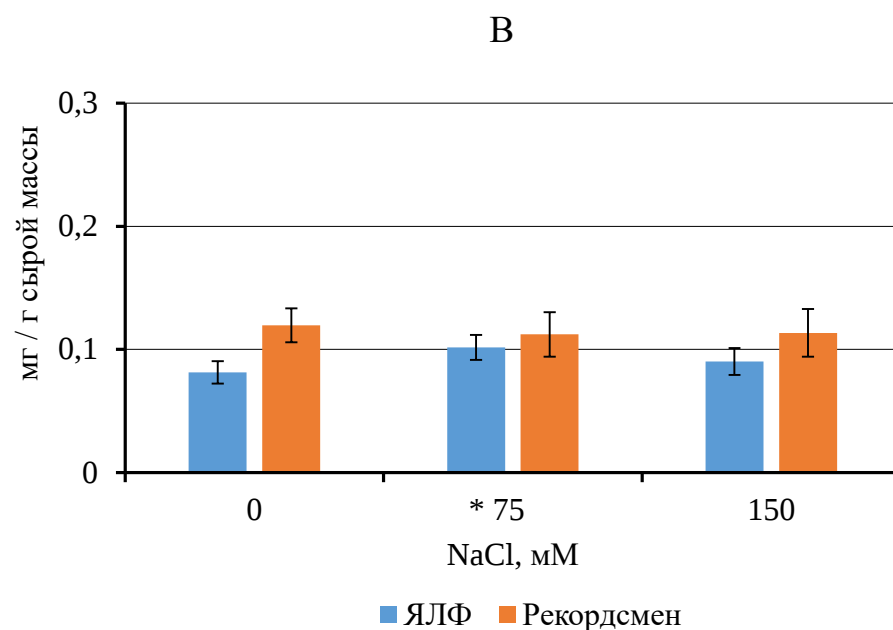


Рисунок 17 – Влияние хлорида натрия на содержание пролина (А), хл а (Б) и хл б (В), а также каротиноидов (Г) в семядольных листьях томата. Представлены средние значения $\pm$ ошибка средней согласно ANOVA при $\alpha = 0,05$ ($n=30$). Варианты, статистически значимо отличающиеся увеличением или уменьшением данного показателя по сравнению с контролем (0 NaCl) обозначены * или ▲ соответственно.

Мао с соавторами (Mao et al., 2007) и Gummuluru с соавторами (Gummuluru et al., 1989) показали, что изменение содержания хлорофилла в тканях отражает скорость фотосинтеза и положительно коррелирует с фотосинтетической активностью. Другими исследователями была показана тесная корреляция в разных видах растений между содержанием хлорофилла и истинной скоростью фотосинтеза (Bacha et al., 2017; Noreen et al., 2009). Parvin с соавторами (Parvin et al., 2019) и Dogan с соавторами (Dogan et al., 2010) обнаружили, что содержание хлорофилла в листьях томата снижалось при повышении засоления. Masmoudi с соавторами (Masmoudi et al., 2021) показали, что добавление NaCl снижало количество хл *a* и *b*, а также каротиноидов. Уменьшение содержания фотосинтетических пигментов может быть связано со стабилизацией мембран хлоропластов, снижая их текучесть и восприимчивость мембранных липидов к перекисному окислению (Borghesi et al., 2011). Увеличение количества каротиноидов может обусловлено нейтрализацией АФК (Ziaf et al., 2009). Некоторые исследователи предлагают применять количественные значения фотосинтетических пигментов в качестве биохимического маркера при оценке солеустойчивости различных культур (Akram, Ashraf, 2011). Так, например, у томата сорта Nail 747 при 150 мМ NaCl сохранялось повышенное содержание хл *a*, *b* по сравнению с контролем (Alzahib et al., 2021). У томата сорта Microtom после 7-суточной обработки 50 или 150 мМ NaCl показано небольшое снижение количества хлорофилла (Bacha, 2017). Обнаруженные в настоящей работе изменения содержания хлорофиллов в листьях могут быть связаны с нарушением биосинтеза или ускоренной деградацией пигмента, как об этом говорится в работе Delfine с соавторами (Delfine et al., 1998). Изменения также могут быть обусловлены повышенным содержанием Na^+ (Yang et al., 2011).

Растения адаптируются к солевому стрессу с помощью различных механизмов, включая синтез пролина как осмопротектора (Parvin et al., 2019). Накопление осмолитов обеспечивает сохранение клеточного тургора и нейтрализуют избыток АФК (Loukehaich et al., 2011; Soshinkova et al., 2013). Проллин способствует стабилизации субклеточных структур, поддержанию окислительно-восстановительного гомеостаза клеток, а также функционирует в качестве

сигнальной молекулы (Sharma et al., 2011; Szabados, Savoure, 2010). В ранее проведённых исследованиях отчетливо продемонстрировано, что уровень пролина у более солеустойчивых генотипов томата значительно выше по сравнению с неустойчивыми (Gharbi et al., 2018; Tekaya et al., 2017; Gharsallah et al., 2016; Parvin et al., 2019; Alzahib et al., 2021). Данный факт согласуется с полученными нами данными для сорта Рекодсмен.

3.6. Влияние хлорида натрия на анатомо-морфологическую структуру клеток корня

3.6.1. Влияние хлорида натрия на степень вакуолизации, а также среднюю площадь клеток первичной коры и центрального цилиндра корня

Следующим этапом исследования было изучение влияния NaCl-засоления на анатомо-морфологическую структуру клеток корня с использованием методов световой микроскопии. На ранее определённых промежуточной и сублетальной концентрациях (для линии ЯЛФ составляют 75 и 150 мМ NaCl, а для сорта Рекордсмен – 75 и 250 мМ NaCl соответственно) на анатомических срезах кончика корня были оценены следующие показатели: степень вакуолизации клеток корневого чехлика и клеток первичной коры корня, средняя площадь клеток на срезе (СПКС) первичной коры и центрального цилиндра корня.

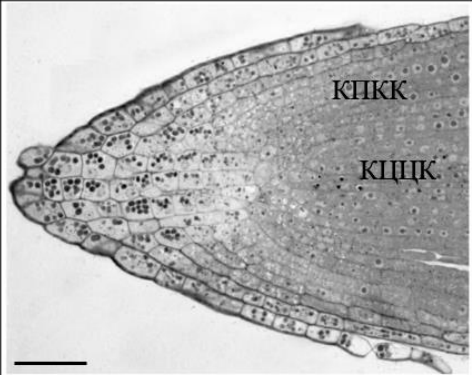
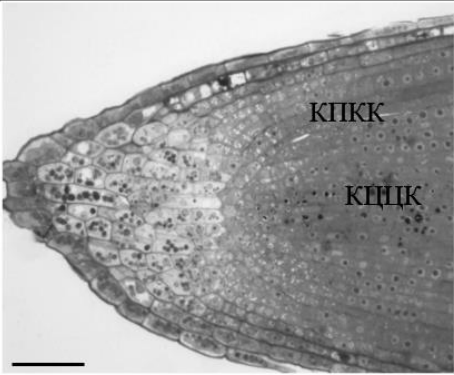
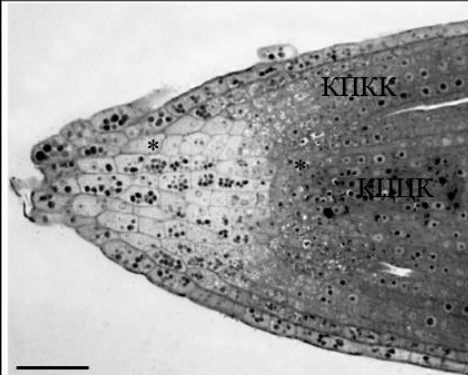
Средняя площадь клеток на срезе (СПКС), мкм ²		
Концентрация NaCl, mM		
0	75	150
 КПКК – 147,2 ± 4,91 КЦЦК – 98,3 ± 2,6	 КПКК – 138,8 ± 5,0 КЦЦК – 86,9 ± 2,1	 КПКК – 146,6 ± 4,1 КЦЦК – 112,9 ± 3,5

Рисунок 18 – Продольный срез корней проростков томата линии ЯЛФ при культивировании на среде для индукции ризогенеза с добавлением 0, 75 и 150 mM NaCl. Масштаб – 50 мкм. КПКК – клетки паренхимы коры корня, КЦЦК – клетки центрального цилиндра корня. * отмечены вакуолизированные клетки различных тканей корня. Приведена средняя площадь клеток на срезе (СПКС) (n=300) ± ошибка средней.

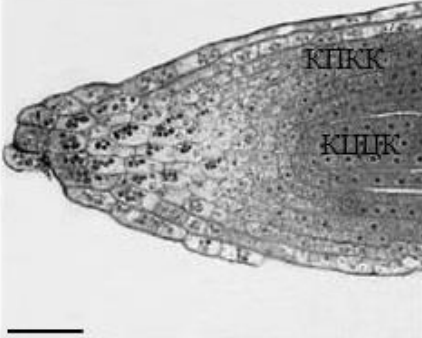
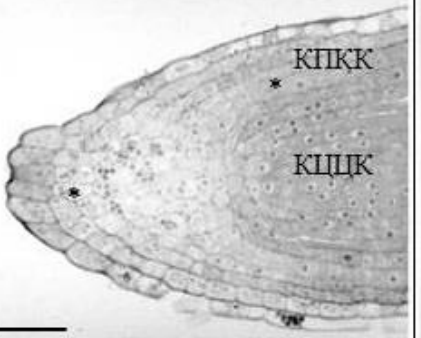
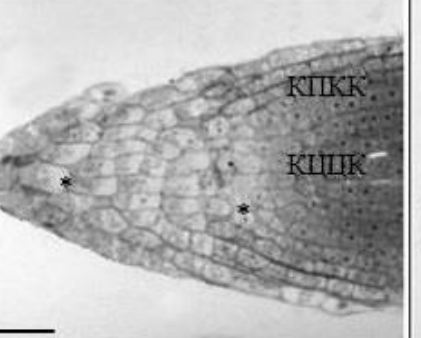
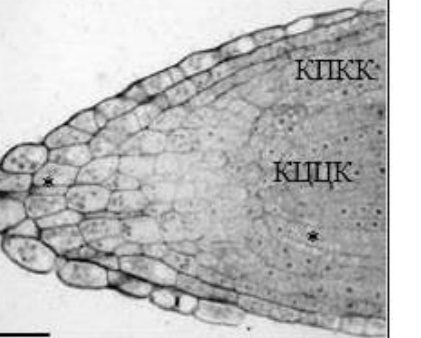
Генотип	Средняя площадь клеток на срезе (СПКС), мкм ²			
	Концентрация NaCl, мМ			
	0	75	150	250
Рекордсмен				
	КПКК – $139,2 \pm 4,5$ КЦЦК – $111,9 \pm 2,6$	КПКК – $137,8 \pm 4,1$ КЦЦК – $123,9 \pm 4,3$	КПКК – $130,4 \pm 5,7$ КЦЦК – $131,5 \pm 4,2$	КПКК – $147,5 \pm 4,4$ КЦЦК – $95,9 \pm 3,4$

Рисунок 19 – Продольный срез корней проростков томата сорта Рекордсмен при культивировании на среде для индукции ризогенеза с добавлением различных концентраций NaCl. Масштаб – 50 мкм. КПКК – клетки паренхимы корня, КЦЦК – клетки центрального цилиндра корня. * отмечены вакуолизированные клетки различных тканей корня. Приведена средняя площадь клеток на срезе (СПКС) (n=300) ± ошибка средней.

Визуально была оценена степень вакуолизации клеток чехлика и клеток первичной коры. Было обнаружено, что у линии ЯЛФ при 75 мМ NaCl происходило увеличение степени вакуолизации цитоплазмы клеток чехлика по сравнению с контрольным вариантом, тогда как при 150 мМ NaCl сопоставим с контролем (Рис. 20). В клетках первичной коры корня линии ЯЛФ при 75 мМ NaCl изменения вакуолизации не наблюдалось, тогда как при 150 мМ NaCl отмечено увеличение этого показателя по сравнению с контрольным вариантом. У сорта Рекордсмен увеличение степени вакуолизации было установлено в клетках корневого чехлика при 250 мМ NaCl, а первичной коры корня при условиях 150 и 250 мМ NaCl (Рис. 21).

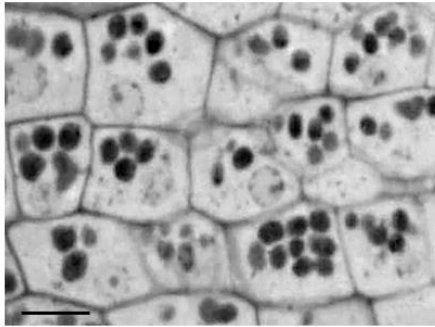
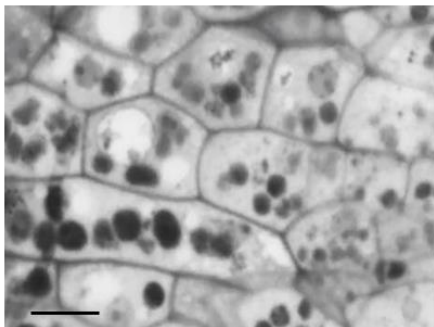
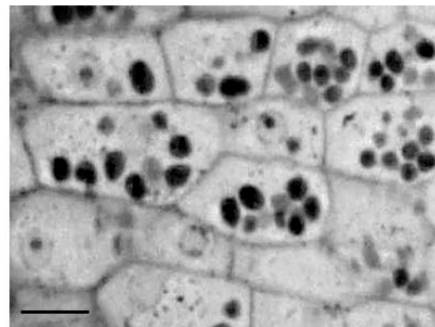
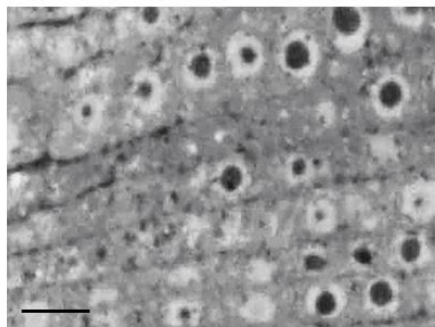
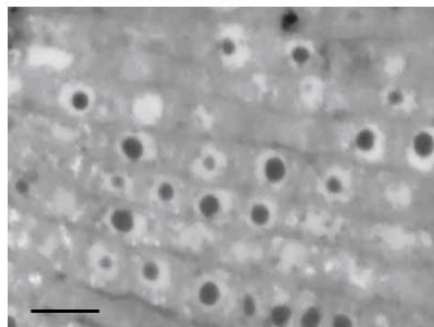
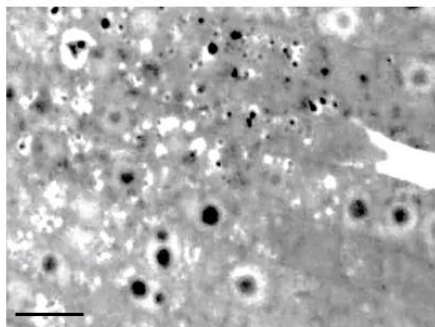
Тип тканей	Степень вакуолизации клеток линии ЯЛФ		
	Концентрация NaCl, mM		
	0	75	150
Корневой чехлик			
Первичная кора корня			

Рисунок 20 –. Вакуолизация клеток корней томата линии ЯЛФ при различных концентрациях NaCl. Масштаб – 10 мкм.

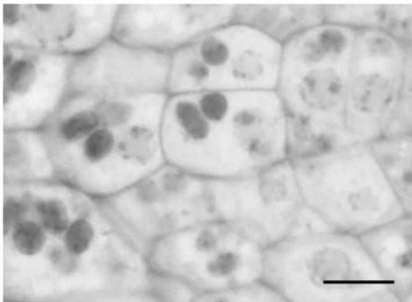
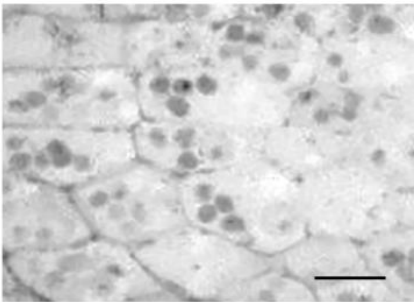
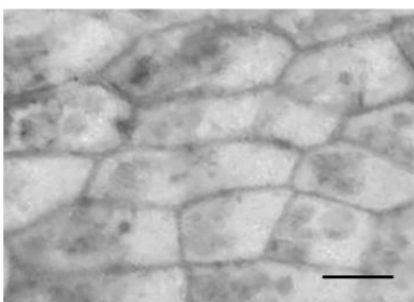
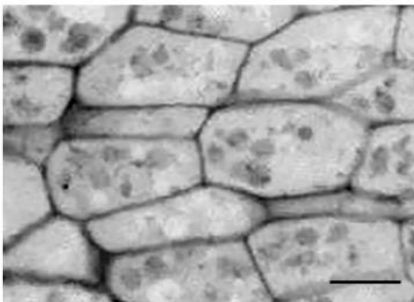
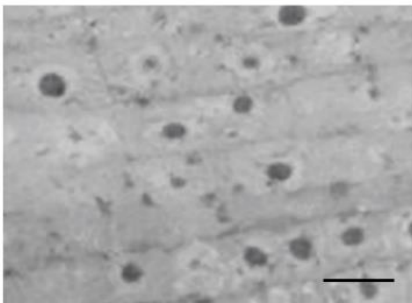
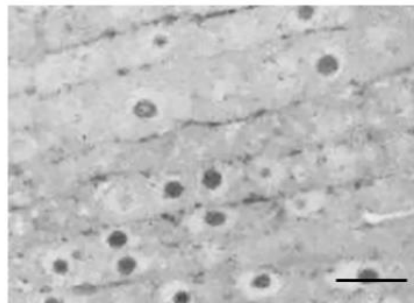
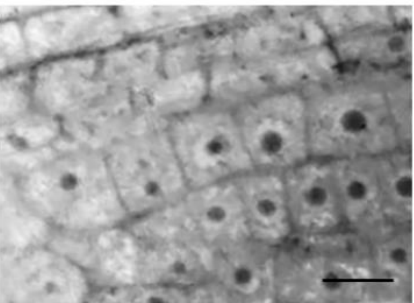
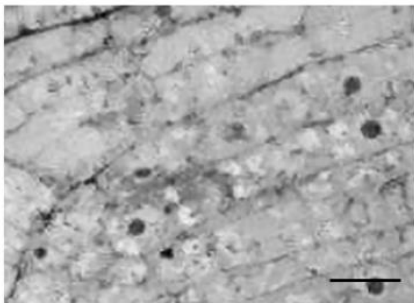
Тип тканей	Степень вакуолизации клеток сорта Рекордсмен			
	Концентрация NaCl, mM			
	0	75	150	250
Корневой чехлик				
Первичная кора корня				

Рисунок 21 – Вакуолизация клеток корней томата сорта Рекордсмен при различных концентрациях NaCl. Масштаб – 10 мкм.

Одним из ключевых защитных механизмов адаптации клеток к избыточному содержанию NaCl считается компартиментализация ионов натрия в вакуолях (Jiang et al., 2000). Так, в работе Барановой с соавторами (Baranova et al., 2011) также было показано образование дополнительных вакуолей под влиянием NaCl в клетках корня, что может быть обусловлено накоплением запасных белков. Вакуолизация в клетках корня томата сорта Рекордсмен и линии ЯЛФ при засолении также может быть связана с различиями в свойствах вакуолярной мембраны, изменением осмотического потенциала клетки, транспорта и активности ферментов, а также с дезорганизацией цитоскелета (Parida, Das, 2005).

Поскольку изменение размера клеток может быть обусловлено изменением степени вакуолизации клеток, в дальнейшем оценили СПКС различных тканей. Так, на всех проанализированных концентрациях NaCl СПКС первичной коры корня у линии ЯЛФ не изменялась (Рис. 18), тогда как у сорта Рекордсмен при 250 мМ NaCl СПКС первичной коры корня увеличилась по сравнению с контролем (от 139,2 мкм² до 147,5 мкм² при 0 и 250 мМ NaCl соответственно) (Рис. 19).

В условиях 75 мМ NaCl засоления СПКС центрального цилиндра корня у линии ЯЛФ уменьшалась и, напротив, увеличивалась (в 1,1 раза) при действии 150 мМ NaCl (Рис. 18). У сорта Рекордсмен увеличение СПКС центрального цилиндра корня происходило при действии 75 и 150 мМ NaCl, а при 250 мМ NaCl – уменьшение данного показателя по сравнению с контролем (в 1,1 раза) (Рис. 20).

Увеличение размеров клеток корня может быть связано с повышением степени вакуолизации цитоплазмы, которая, в свою очередь, регулирует осмолярность среды (Wang, 2010). Напротив, уменьшение размеров клеток разных тканей корня при солевом стрессе можно рассматривать с разных позиций. Во-первых, как положительную реакцию клеток на засоление, поскольку оводненность тканей при действии NaCl приводит к уменьшению размера клеток и, тем самым, понижает осмотический потенциал клеточного

сока (Кудоярова и др., 2013). Во-вторых, уменьшение размера клеток в условиях засоления может быть обусловлено нарушением роста клеток растяжением из-за дезорганизации цитоскелета (Wang, 2010).

3.6.2. Влияние хлорида натрия на длину клеток колумеллы и эпидермиса чехлика

Цитологическое исследование выявило изменение длины клеток колумеллы у обоих генотипов томата. Так, увеличение размеров клеток колумеллы наблюдали в условии 150 мМ NaCl (линия ЯЛФ), а также 150 и 250 мМ NaCl (сорт Рекордсмен) (Рис.18, 19; Табл. 4).

Кроме того, при измерении длины эпидермальных клеток корня после воздействия 75 и 150 мМ NaCl было показано, что у линии ЯЛФ этот параметр не изменялся, тогда как у сорта Рекордсмен увеличение длины клеток эпидермиса происходило только в условиях сильного засоления (250 мМ NaCl) (Рис.18, 19; Табл. 4). Islam с соавторами (Islam et al., 2015) связывают изменения длины клеток колумеллы и эпидермиса корневого чехлика именно с нарушением роста клеток путем их растяжения.

Таблица 4. Длина клеток колумеллы (% к контролю) томата линии ЯЛФ и сорта Рекордсмен при воздействии различных концентраций хлорида натрия.

Содержание NaCl в среде (мМ)	Длина клеток, % относительно контроля (0 NaCl)			
	Колумелла		Эпидермис	
	ЯЛФ	Рекордсмен	ЯЛФ	Рекордсмен
75	98,6	118,9	95,9	82,0
150	130,5	155,1	102,5	74,6
250	—	156,7	—	95,1

Примечание: «—» – отсутствие ризогенеза.

3.7. Влияние хлорида натрия на S ядрышка / S ядра в клетках первичной коры и центрального цилиндра корня

Соотношение площади ядрышка и общей площади ядра клетки характеризует метаболическое и функциональное состояние растительной клетки (Безрукова и др., 2016). У линии ЯЛФ в клетках паренхимы коры корня

ядрышко-ядерное соотношение не менялось при добавлении NaCl в питательную среду (Рис. 22А). В клетках центрального цилиндра у линии ЯЛФ увеличение S ядрышка / S ядра отмечено только при 75 мМ NaCl. У сорта Рекордсмен в клетках паренхимы коры корня S ядрышка / S ядра увеличивалось по сравнению с контролем при 75 мМ NaCl, а также в клетках центрального цилиндра при более высокой концентрации (150 мМ NaCl) (Рис. 22Б).

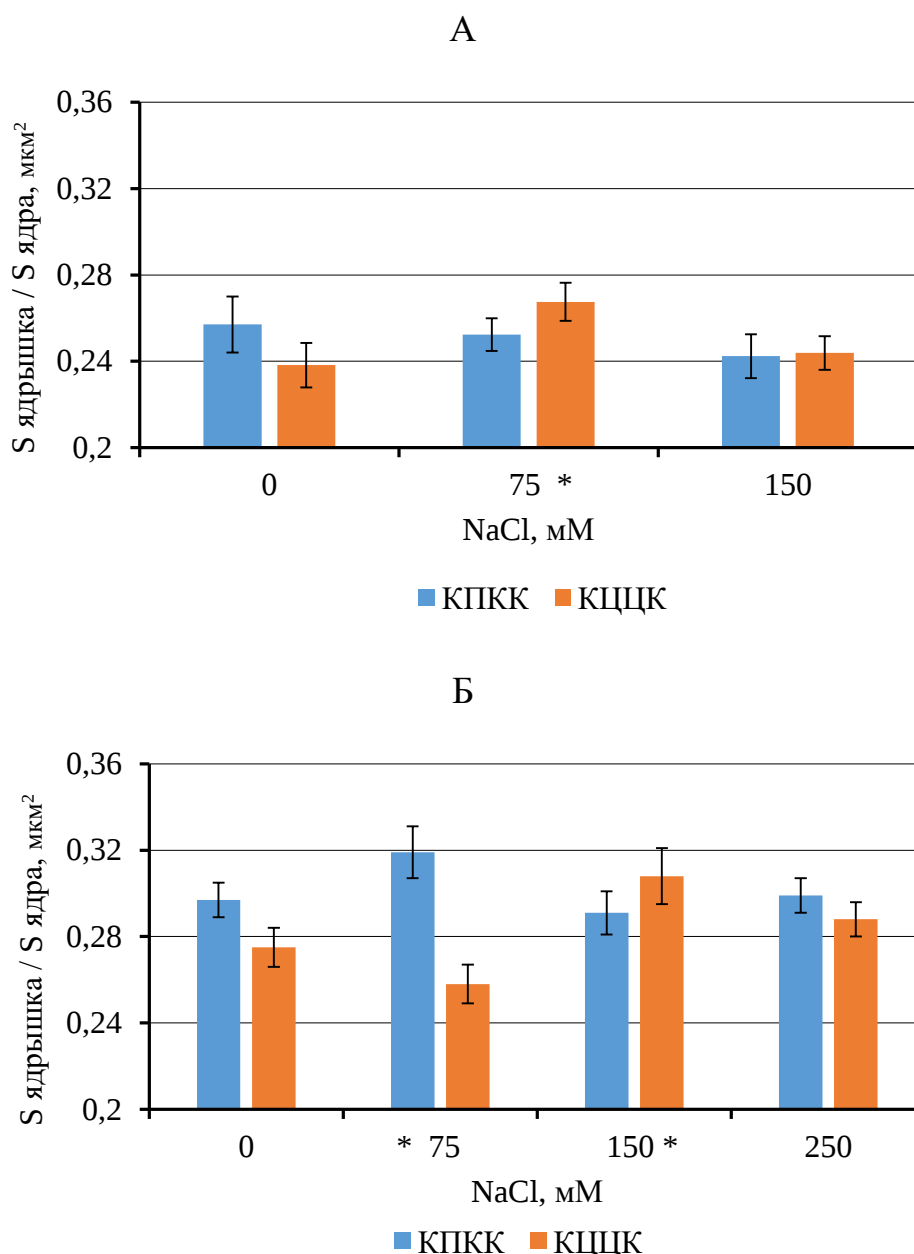


Рисунок 22 – Влияние хлорида натрия на S ядрышка / S ядра томата линии ЯЛФ (А) и сорта Рекордсмен (Б) в клетках первичной коры (КПКК) и центрального цилиндра (КЦЦК) корня. Представлены средние значения $\pm$

ошибка средней согласно ANOVA при $\alpha = 0,05$ ($n=300$). Варианты, статистически значимо отличающиеся от контроля (0 mM NaCl) обозначены *.

В ряде работ было показано, что изменение формы ядра, ядерной мембраны и инвагинации мембраны могли формироваться под действием абиотических стрессовых факторов (температура, засоление) (Baranova et al., 2014; Weiner et al., 2015). Засоление приводило к изменению размеров ядрышка и ядра в клетках первичной коры и центрального цилиндра корня, что согласуется с работой Teerarak с соавторами (Teerarak et al., 2009). Так, снижение показателя S ядрышка / S ядра в клетках корней пшеницы наблюдалось под воздействием 1 mM ацетата кадмия, что свидетельствовало об уменьшении активности ядрышкового организатора (Безрукова и др., 2016). Минимальные из изученных нами концентраций хлорида натрия приводили к снижению настоящего показателя, тогда как при последующем повышении концентрации NaCl S ядрышка / S ядра не отличалось от контроля (Рис. 22Б). Считается, что увеличение ядерно-ядрышкового соотношения свидетельствует об усилении биосинтетических процессов в клетке, тогда как его снижение – об уменьшении активности ядрышкового организатора (Безрукова и др., 2016).

3.8. Влияние NaCl на распределение клеток корневой меристемы по фазам клеточного цикла

Уменьшение длины и количества регенерировавших корней при действии NaCl может быть связано с уменьшением пролиферативной активности корневой меристемы (Samarajeewa et al., 1999) и/или ингибированием клеточного растяжения и деления (West et al., 2004). В связи с этим, было изучено влияние различных концентраций хлорида натрия на клеточный цикл (Рис. 23). У растений линии ЯЛФ как при 75 mM NaCl, так и при 150 mM NaCl наблюдалось снижение клеток в G_1 -фазе, при этом количество клеток в S-фазе уменьшилось только при 150 mM NaCl. С добавлением NaCl количество клеток в G_2 -фазе увеличилось (Рис. 23А).

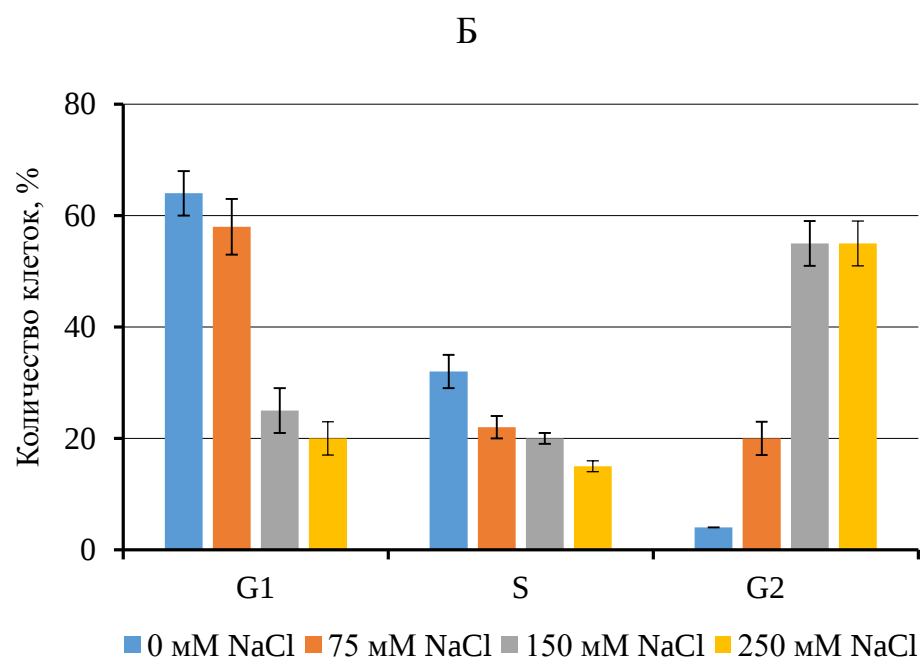
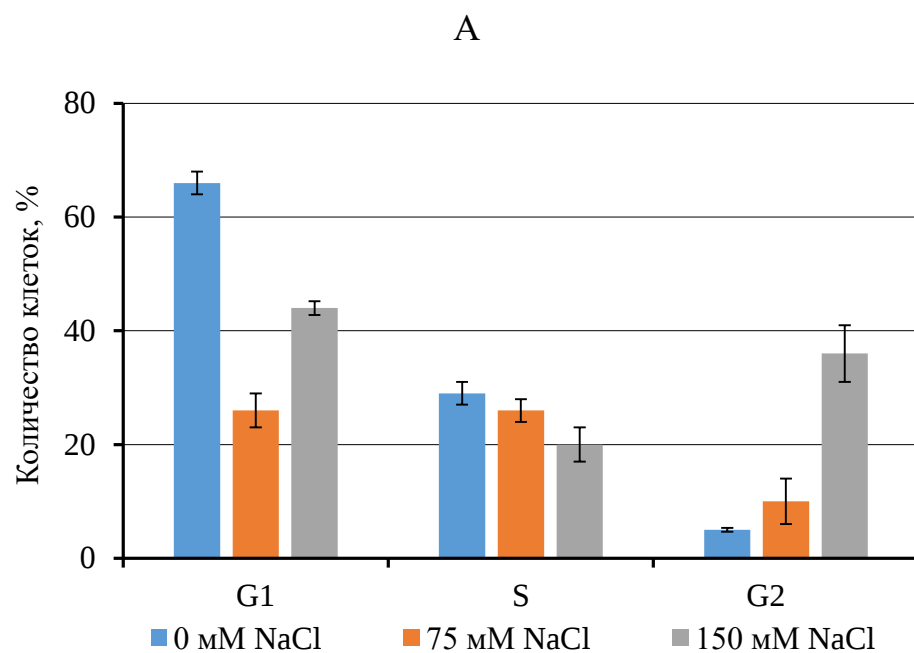


Рисунок 23 – Влияние 0–200 мМ NaCl в составе питательной среды на распределение клеток корневой меристемы томата линии ЯЛФ (А) и сорта Рекордсмен (Б) по фазам клеточного цикла. Представлены средние значения $\pm$ ошибка средней согласно ANOVA при $\alpha = 0,05$ ($n=300$).

У томата сорта Рекордсмен при концентрациях 150 и 250 мМ NaCl происходило снижение количества клеток в G_1 -фазе по сравнению с контролем

и значительное повышение клеток в G_2 -фазе. Существенные отличия между генотипами томата выявлены при концентрации 150 мМ NaCl: количество клеток в G_1 -фазе у томата линии ЯЛФ было соответственно в 1,8 больше, чем у сорта Рекордсмен (Рис. 23Б).

Ингибирование роста корней в условиях стресса происходит за счет изменения параметров клеточного цикла (Samarajeewa et al., 1999; Burssens et al., 2000). Одними из факторов, влияющих на это, являются видовые особенности, возраст и условия окружающей среды (Гудков, 1986). Известно, что при температуре 23 °C продолжительность клеточного цикла в клетках корня томата в среднем составляет 11 ч, из которых 4 ч приходится на S-фазу (Francis et al., 1985). Могут возникать также временные задержки при переходах от G_1 - к S-фазе и от G_2 -фазы к митозу, что может быть связано со снижением экспрессии генов клеточного цикла (Узбеков, 2004). Результаты цитофотометрического анализа показали, что в условиях сильного засоления наблюдалось перераспределение клеток по фазам клеточного цикла в сторону увеличения числа клеток в G_2 -фазе при одновременном уменьшении в G_1 -фазе, что может быть признаком подавления митотической активности.

3.9. Иммуноцитохимическое выявление α -тубулина в интерфазных клетках корня проростков томата при действии NaCl

Изменение такого клеточного параметра, как размер клеток, может быть связано со многими факторами, включая дезорганизацию цитоскелета и, в первую очередь, микротрубочек. (Wang, 2010). Иммуноцитохимический анализ установил, что в интерфазных клетках корня проростков томата линии ЯЛФ и сорта Рекордсмен в норме выявлялась четкая и упорядоченная сеть пучков кортикальных микротрубочек (Рис. 24А,Г). В присутствии 75 мМ NaCl происходили изменения сети кортикальных микротрубочек у обоих генотипов томата (Рис. 24Б,Д). Отмечалась фрагментация некоторых пучков микротрубочек, прореживание сети и нарушение их упорядоченной ориентации. При увеличении концентрации NaCl до 150 мМ в клетках корня

обоих генотипов томата кортикальная сеть микротрубочек была еще более прореженной и дезорганизованной (Рис. 24В,Е).

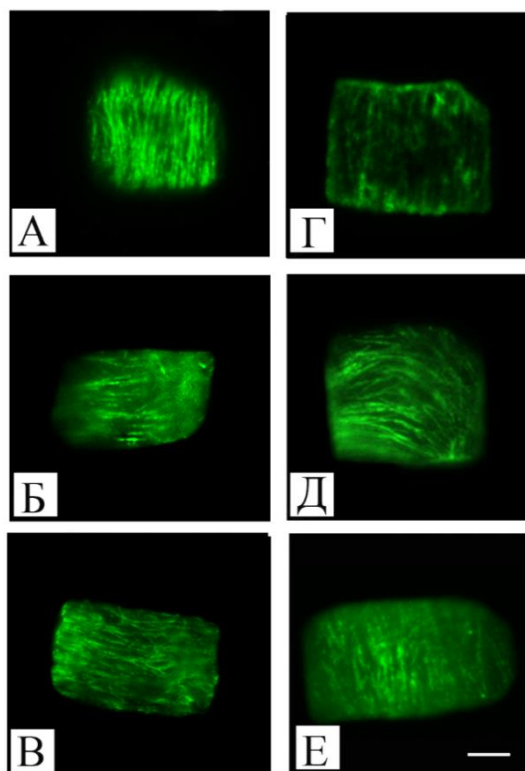


Рисунок 24 – Иммуноцитохимическое выявление микротрубочек с помощью антител к α -тубулину в интерфазных клетках корня проростков томата линии ЯЛФ (А–В) и сорта Рекордсмен (Г–Е) в контрольных условиях (А, Г), а также при действии 75 мМ NaCl (Б, Д) и 150 мМ NaCl (В, Е). Масштаб – 5 мкм.

Повреждающее действие солевого стресса на организацию α -тубулинового цитоскелета, отмеченное в ходе данного исследования, согласуется с ранее проведенными исследованиями (Blancaflor, Hasenstein, 1995; Dhonukshe et al., 2003; Baranova et al., 2016). Известно, что микротрубочки за счёт изменения их расположения и структурной организации могут обуславливать изменения размеров клеток, поэтому и играют важную роль в стрессовых условиях (Onelli et al., 2018; Bogoutdinova et al., 2020). Так, в работе Baranova с соавторами (Baranova et al., 2016) обнаружены атипичные компоненты цитоскелета в клетках корня томата, подвергнутых воздействию

NaCl и Na₂SO₄, а в цитоплазме клеток корня табака отмечено укорачивание и утоньшение микротрубочек. В настоящем исследовании для обоих генотипов томата показано прореживание кортикальной сети и нарушение упорядоченного расположения микротрубочек. Такого рода изменения в сети кортикальных микротрубочек может быть связано с MAP белками (Microtubule-associated protein), участвующие в их организации, динамическом состоянии, тем самым способствуя адаптации клеток к воздействию стрессовых условий засоления (Onelli et al., 2018).

3.10. Влияние хлорида натрия на анатомо-морфологическую характеристику клеток эпидермиса и паренхимы коры гипокотилия

Первичный ответ клеток на избыточное содержание ионов натрия и хлора – регуляция водного и осмотического гомеостаза, которая обеспечивается взаимодействием процессов, протекающих в цитоплазме клетки и ее оболочке (Горшкова, 2007). Нами были исследованы ткани гипокотилия томата сорта Рекордсмен и линии ЯЛФ при культивировании ювенильных проростков *in vitro* на питательной среде для индукции ризогенеза с добавлением различных концентраций (0–250 мМ) NaCl (Рис. 25) и получена анатомо-морфологическая характеристика тканей

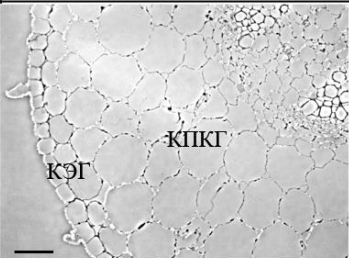
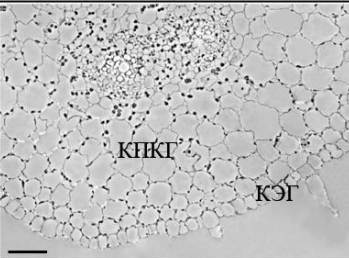
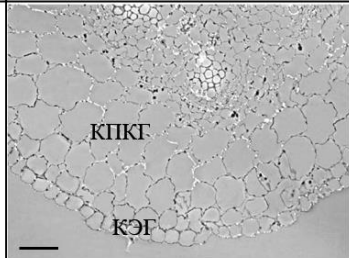
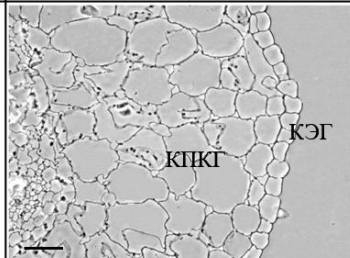
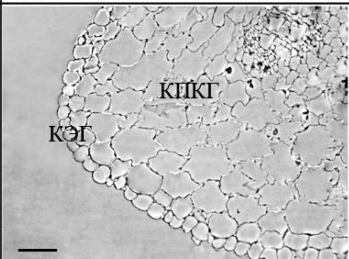
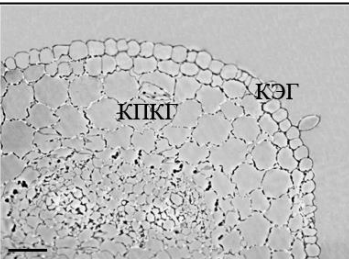
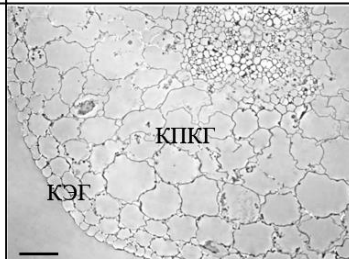
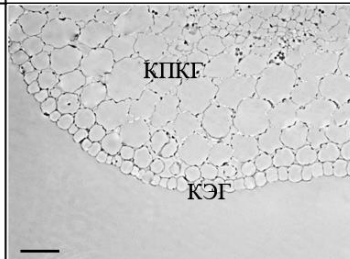
Генотип	Средняя площадь клеток на срезе (СПКС), мкм ²			
	Концентрация NaCl, mM			
	0	75	150	250
ЯЛФ				
	КЭГ – $843,5 \pm 43,7$ КПКГ – $5894,9 \pm 230,3$	КЭГ – $685,0 \pm 60,95$ КПКГ – $5054,0 \pm 606,9$	КЭГ – $637,9 \pm 19,5$ КПКГ – $3746,1 \pm 145,2$	КЭГ – $1225,5 \pm 41,4$ КПКГ – $7318,8 \pm 266,7$
Рекордсмен				
	КЭГ – $645,4 \pm 23,3$ КПКГ – $3740,4 \pm 140,5$	КЭГ – $603,0 \pm 38,1$ КПКГ – $4064,9 \pm 299,0$	КЭГ – $463,6 \pm 16,6$ КПКГ – $2473,1 \pm 84$	КЭГ – $562,0 \pm 22,0$ КПКГ – $3673,6 \pm 141,1$

Рисунок 25 – Поперечный срез гипокотилия проростков томата линии ЯЛФ и сорта Рекордсмен при культивировании на среде для индукции ризогенеза с добавлением различных концентраций NaCl. Масштаб – 50 мкм. КЭГ – клетки эпидермиса гипокотилия, КПКГ – клетки паренхимы коры гипокотилия. Приведена средняя площадь клеток на срезе (СПКС) ($n=300$) $\pm$ ошибка средней.

В результате цитологического исследования были установлены различия в реакции клеток гипокотыля по размеру и форме. Так, культивирование проростков томата линии ЯЛФ на среде с добавлением 75 и 150 мМ NaCl приводило к уменьшению размера клеток эпидермиса гипокотыля, тогда как в условиях максимального хлоридного засоления наблюдалось существенное увеличение СПКС эпидермиса гипокотыля. Округлые клетки эпидермиса гипокотыля в условиях 250 мМ NaCl приобретали угловатые контуры.

При концентрациях 150 и 250 мМ NaCl отмечено снижение СПКС эпидермиса гипокотыля у сорта Рекордсмен. При концентрации NaCl 150 мМ и более эпидермальные клетки гипокотыля томата сорта Рекордсмен приобретали овально-продолговатую форму.

Реакция клеток паренхимы коры гипокотыля различалась между генотипами и зависела от степени засоления. Добавление 150 мМ NaCl приводило к существенному уменьшению СПКС паренхимы коры гипокотыля у томата линии ЯЛФ. При больших концентрациях наблюдалось сильное уплощение клеток линии ЯЛФ. В условиях 250 мМ NaCl отмечено существенное увеличение СПКС паренхимы коры гипокотыля у линии ЯЛФ. В отличие от линии ЯЛФ, 75 мМ NaCl не приводило к увеличению СПКС паренхимы коры гипокотыля томата сорта Рекордсмен. Уменьшение СПКС паренхимы коры гипокотыля сорта Рекордсмен наблюдалось при добавлении 150 мМ NaCl. Тем не менее, 250 мМ NaCl не приводило к существенным изменениям конфигурации паренхимных клеток коры гипокотыля у этого сорта.

Уменьшение СПКС в сочетании с изменением их формы в условиях умеренного хлоридного засоления можно рассматривать с нескольких позиций: как положительную адаптивную реакцию клеток на стрессовые условия и снижении оводненности тканей, что приводит к уменьшению размера клеток и, тем самым, понижает осмотический потенциал клеточного сока (Холодова и др., 2001). С другой стороны, уменьшение размеров клеток может быть связано с ингибированием их роста растяжением за счет дезорганизации цитоскелета. В исследовании Wang с соавторами (Wang et al., 2010) показано, что в условиях

12-часового культивирования при 150 и 250 мМ NaCl наблюдалось увеличение количества полимерного актина и увеличение диаметра пучков филаментов в эпидермальных клетках корня, гипокотилия и семядольного листа у *Arabidopsis thaliana* L. Heynh. Данные настоящей работы согласуются с исследованием Al-Tardeh и Iraki с соавторами (Al-Tardeh, Iraki, 2013), в котором выявили уменьшение толщины клеток коры при концентрациях 50 и 100 мМ NaCl гипокотилия томата сорта Ram.

Увеличение СПКС эпидермиса и паренхимы коры гипокотилия томата линии ЯЛФ при 250 мМ NaCl может быть связано с их гибелью, о чём может свидетельствовать некроз участка гипокотилия, находящегося в контакте с питательной средой.

Присутствие в среде токсичных ионов Na^+ и Cl^- вызывало также изменение размеров межклетников в паренхиме коры гипокотилия, причем реакция у генотипов отличалась (Рис. 26).

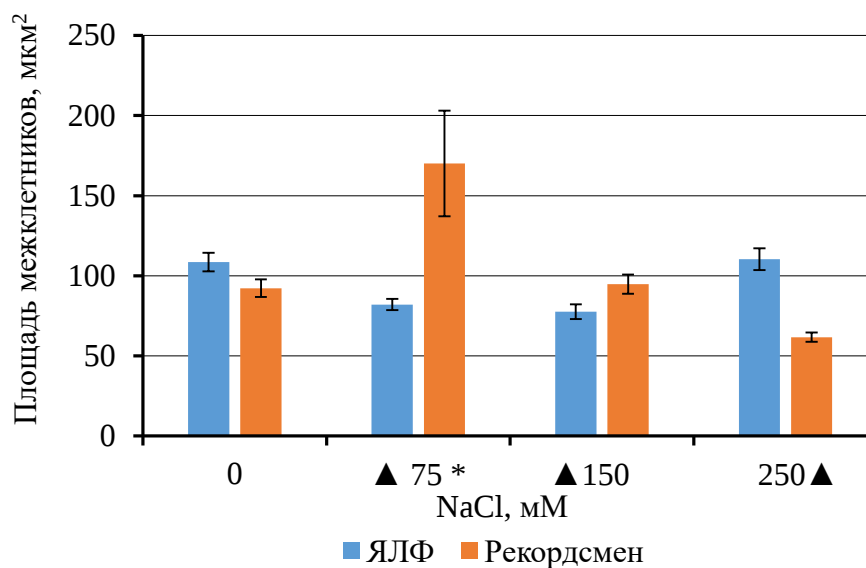


Рисунок 26 – Влияние хлорида натрия в составе питательной среды на размер межклетников в паренхиме коры гипокотилия у изученных генотипов томата. Представлены средние значения $\pm$ ошибка средней согласно ANOVA при $\alpha = 0,05$. Варианты, статистически значимо отличающиеся увеличением или уменьшением данного показателя по сравнению с контролем (0 NaCl) обозначены * или ▲ соответственно.

При оценке площади межклеточного пространства у проростков томата линии ЯЛФ размер межклетников паренхимных клеток коры гипокотилия при 75 и 150 мМ NaCl был существенно меньше по сравнению с контролем. У сорта Рекордсмен же при 75 мМ NaCl наблюдалось увеличение площади межклетников, а при 150 мМ засоления она была сравнима с контролем (Рис. 28). Схожая реакция, выражающаяся в увеличении объема межклетников в палисадном мезофилле настоящего листа отмечена ранее у проростков томата сортов Mariela и Cambell-28, выращенных в условиях 75 и 150 мМ NaCl почвенного засоления (Sam et al., 2003). Максимально изученная концентрация стрессового агента (250 мМ NaCl) приводила к значительному увеличению площади межклетников у линии ЯЛФ, тогда как у сорта Рекордсмен значение было в 1,5 раза меньше по сравнению с контролем. Очевидно, изменения межклетников могут быть обусловлены нарушением водного баланса растений при действии NaCl, которое приводит к уменьшению размера клеток и, тем самым, понижает осмотический потенциал клеточного сока (Kudoyarova et al., 2013).

3.11. Влияние хлорида натрия на анатомо-морфологические показатели семядолей томата

Анатомо-морфологическая характеристика семядольного и настоящего листа служит важным структурным показателем при изучении влияния стрессовых факторов, поскольку этот орган является очень чувствительным к различным изменениям окружающей среды (Ahmad et al., 2011). В условиях засоления для клеток верхнего эпидермиса семядолей томата линии ЯЛФ было характерно постепенное уменьшение СПКС (Рис. 27). Схожая реакция клеток верхнего эпидермиса семядолей на засоление наблюдалась и у томата сорта Рекордсмен.

Кардинальные отличия между генотипами томата были установлены и в отношении реакции клеток столбчатого и губчатого мезофилла семядольных листьев на NaCl засоление (Рис. 27). Так, у линии ЯЛФ в условиях 75, 150 и 250

мМ NaCl отмечено существенное изменение формы клеток столбчатого мезофилла (уменьшение клеток в длину и ширину), что привело к достоверному изменению их размера. Данные концентрации NaCl вызывали существенное уменьшение (практически в 2 раза) СПКС губчатого мезофилла. У сорта Рекордсмен не наблюдалось изменений размера СПКС столбчатого и губчатого мезофилла семядольного листа при действии 75 мМ NaCl. В отличие от линии ЯЛФ в условиях 150 и 250 мМ NaCl у сорта Рекордсмен наоборот происходило существенное увеличение (практически в 1,5 раза) СПКС клеток столбчатого мезофилла по сравнению с контролем. СПКС губчатого мезофилла семядольного листа сорта Рекордсмен уменьшалось с добавлением всех испытанных концентраций NaCl.

Продemonстрированные в работе изменения размеров различных тканей семядольного листа согласуются с ранее проведенными исследованиями других авторов. Так, солевой стресс увеличивал размеры клеток столбчатого и губчатого мезофилла, а также верхнего эпидермиса у *S. chinense* (Dimitrova et al., 2017). Авторы предположили, что это может быть обусловлено увеличением объема хлоропластов и, как следствие, увеличением размеров клеток мезофилла (Коуго, 2002), а также увеличением объема вакуолей при депонировании токсичных ионов и осмолитов (Ali et al., 2009). В работах ряда исследователей сообщалось об уменьшении в условиях солевого стресса толщины листа (Delorge et al., 2014; Akhtar et al., 2017). В других исследованиях, как и в настоящей работе, обнаружены клетки изменённой формы. Например, Gapinska и Glinska (Gapinska, Glinska, 2014) наблюдали это на растениях томата после 5 суток обработки 50 и 150 мМ NaCl. Carcamo с соавторами (Carcamo et al., 2012) обнаружили изменение формы клеток в мезофилле листа при осмотическом стрессе.

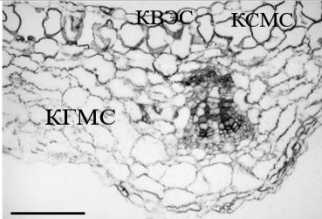
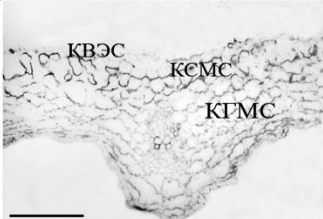
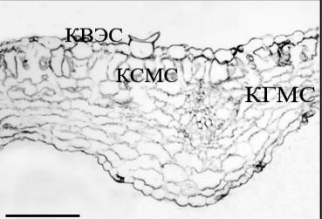
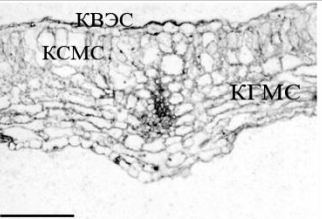
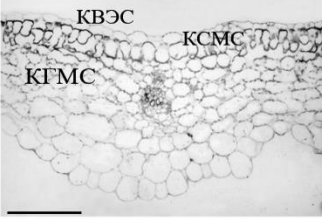
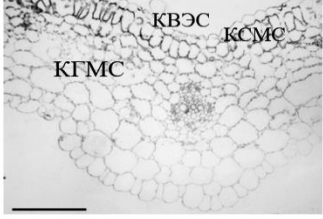
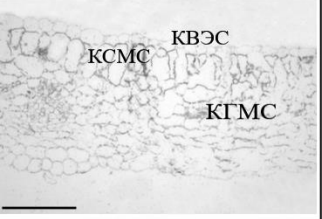
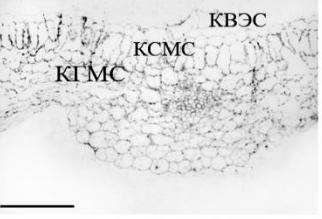
Генотип	Средняя площадь клеток на срезе (СПКС), мкм ²			
	Концентрация NaCl, мМ			
	0	75	150	250
ЯЛФ				
	KVЭC – $834,9 \pm 66,8$ КСМС – $2866,5 \pm 237$ КГМС – $2631,0 \pm 200,9$	KVЭC – $702,4 \pm 34,9$ КСМС – $1108,2 \pm 58,9$ КГМС – $1317,0 \pm 86,5$	KVЭC – $580,8 \pm 41,5$ КСМС – $1068,0 \pm 61,1$ КГМС – $1333,8 \pm 91$	KVЭC – $520,8 \pm 31,5$ КСМС – $988,0 \pm 41,1$ КГМС – $1133,8 \pm 71$
Рекордсмен				
	KVЭC – $776,8 \pm 67,5$ КСМС – $1027,5 \pm 85,4$ КГМС – $1287,1 \pm 71,3$	KVЭC – $511,9 \pm 20,7$ КСМС – $1024,0 \pm 46,1$ КГМС – $1319,8 \pm 64,7$	KVЭC – $585,3 \pm 37,0$ КСМС – $1530,5 \pm 120,8$ КГМС – $1131,9 \pm 72,0$	KVЭC – $605,1 \pm 30,8$ КСМС – $1480,3 \pm 81$ КГМС – $939,8 \pm 60,5$

Рисунок 27 – Поперечный срез срединной части семядольного листа у проростков томата линии ЯЛФ и сорта Рекордсмен при культивировании на среде для индукции ризогенеза с добавлением различных концентраций NaCl. Масштаб – 100 мкм. KVЭC – верхний эпидермис, КСМС – столбчатый мезофилл, КГМС – губчатый мезофилл. Приведены средняя площадь клеток на срезе (СПКС) ($n=300$) $\pm$ ошибка средней.

Методом СЭМ у обоих генотипов была изучена абаксиальная поверхность семядольного листа на предмет изменения формы клеток верхнего эпидермиса. В результате было обнаружено изменение формы клеток эпидермиса с характерной (контрольные условия), на аморфную (150 мМ NaCl) у обоих генотипов томата (Рис. 28).

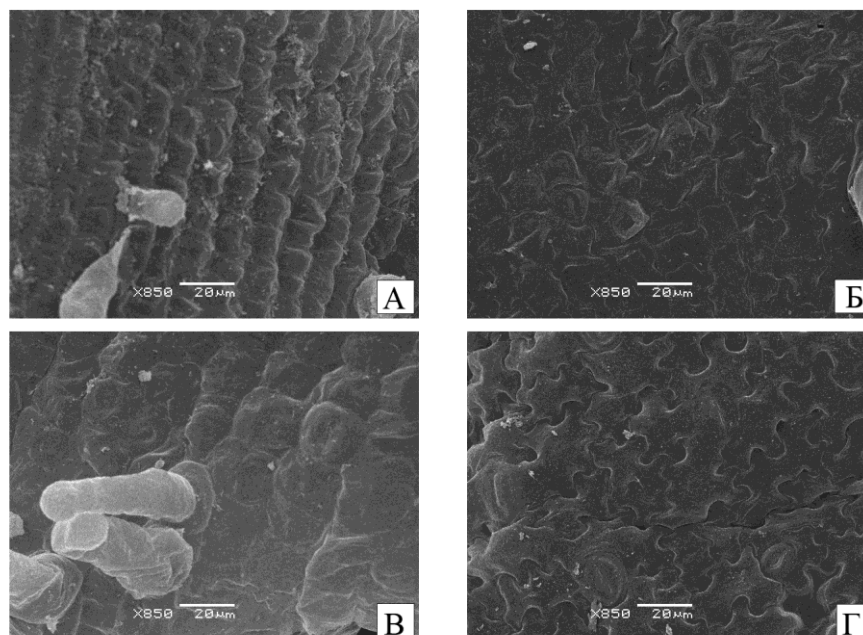


Рисунок 28 – Изучение поверхностной организации верхнего эпидермиса семядолей томата линии ЯЛФ (А, В) и сорта Рекордсмен (Б, Г) в условиях 0 (А, Б) и 150 мМ NaCl (В, Г).

3.12. Влияние хлоридного засоления на ультраструктурную организацию клеток губчатого мезофилла семядолей томата

Известно, что в условиях засоления, в том числе и хлоридного, происходит нарушение фотосинтетического аппарата, которое выражается в изменении структуры пластид. В проведенных другими авторами исследованиях в условиях хлоридного засоления наблюдалась агрегация хлоропластов в настоящих листьях томата. При этом в хлоропластах не просматривались граны или тилакоидные структуры (Khavari-Nejad, Mostofi, 1998). На Рисунке 29А, В, Д представлены хлоропласты в клетках губчатого

мезофилла семядольного листа томата линии ЯЛФ в контрольных условиях. Узкая линзовидная форма хлоропласта, расположенного в тонком слое цитоплазмы между клеточной стенкой и крупной центральной вакуолью, является типичной для данного вида ткани. В хлоропласте отчетливо видны стопки тилакоидов гран и расположенные между ними тилакоиды стромы, а также крахмальные зерна и пластоглобулы.

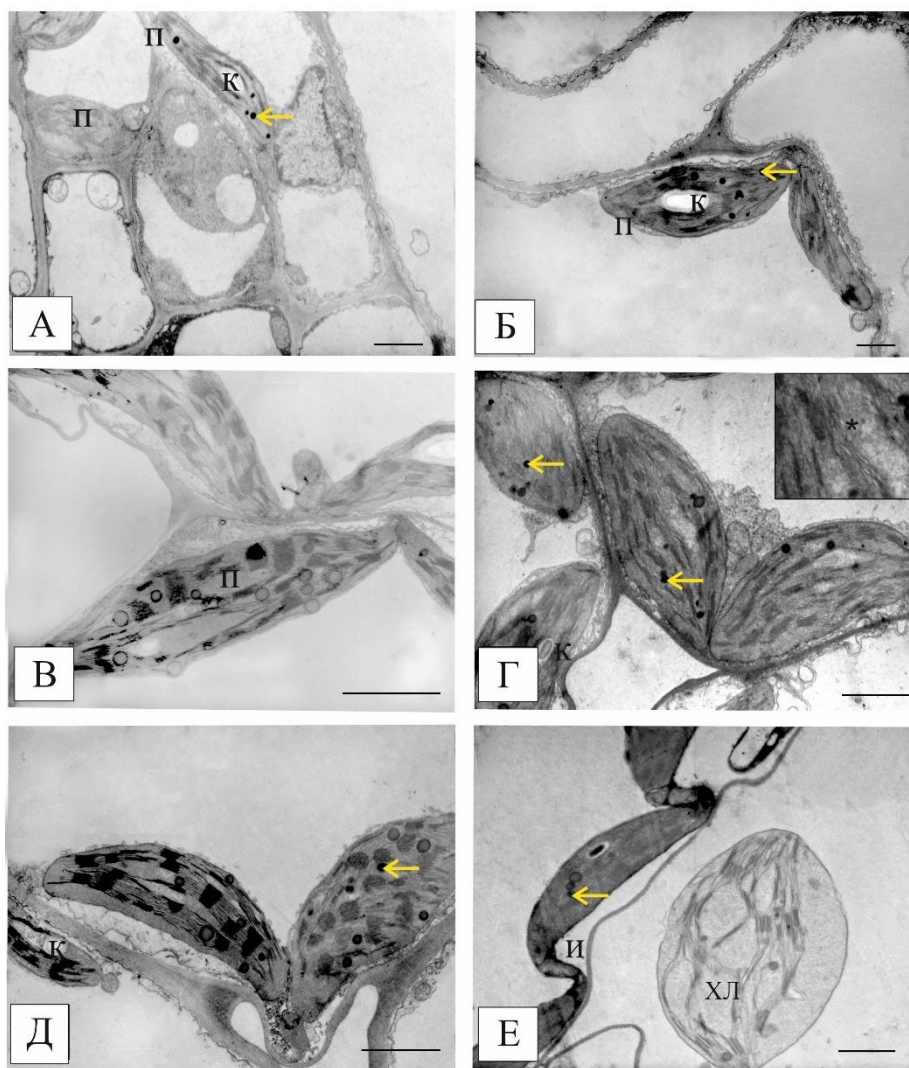


Рисунок 29 – Ультраструктурная организация хлоропластов в клетках губчатого мезофилла семядольных листьев, полученных от проростков томата селекционной линии ЯЛФ при их культивировании на среде без добавления NaCl (А, В, Д) и при действии 150 мМ NaCl (Б, Г, Е). Стрелками обозначены пластоглобулы; * – дефекты стромальных и гранальных тилакоидов, вызванные действием NaCl; К – крахмальные зёрна; И – инвагинация; П – пластиды; ХЛ – набухший хлоропласт погибшей клетки. Масштаб – 1 мкм.

В условиях 150 мМ NaCl наблюдается уменьшение числа пластоглобул на срезе хлоропласта, а также существенное уменьшение их размера. Жизнеспособные хлоропласты приобретали форму выгнутой линзы (уменьшение хлоропласта в длину при увеличении в ширину). У большинства хлоропластов отмечено изменение структурной организации гранальных и стромальных тилакоидов, которые выражались в увеличении межмембранного пространства. В ряде клеток губчатого мезофилла томата линии ЯЛФ в условиях 150 мМ NaCl засоления были отмечены необратимые структурные изменения (Рис. 29Д, Е). Так, на Рисунке 29Е у края погибшей клетки расположен набухший хлоропласт округлой формы. В некоторых клетках губчатого мезофилла наблюдались явные признаки необратимого плазмолиза: цитоплазма имеет заметные инвагинации, отсутствует ассоциация мембраны с клеточной стенкой, хлоропласты сильно уплотнены, хотя сохраняют целостность мембран. Отмеченные нарушения свидетельствуют, что 150 мМ NaCl засоление приводит к значительным повреждениям клеток фотосинтезирующих тканей семядолей у томата линии ЯЛФ.

На Рисунке 30 приведены электронно-микроскопические фотографии ультратонких срезов клеток губчатого мезофилла в семядольном листе томата сорта Рекордсмен. В контрольных условиях хлоропласты имеют характерную форму и структурную организацию, описанную ранее для томата линии ЯЛФ (Рис. 30А, В). В них содержатся включения запасных веществ, расположенных в тонком слое цитоплазмы непосредственно между клеточной стенкой и вакуолью.

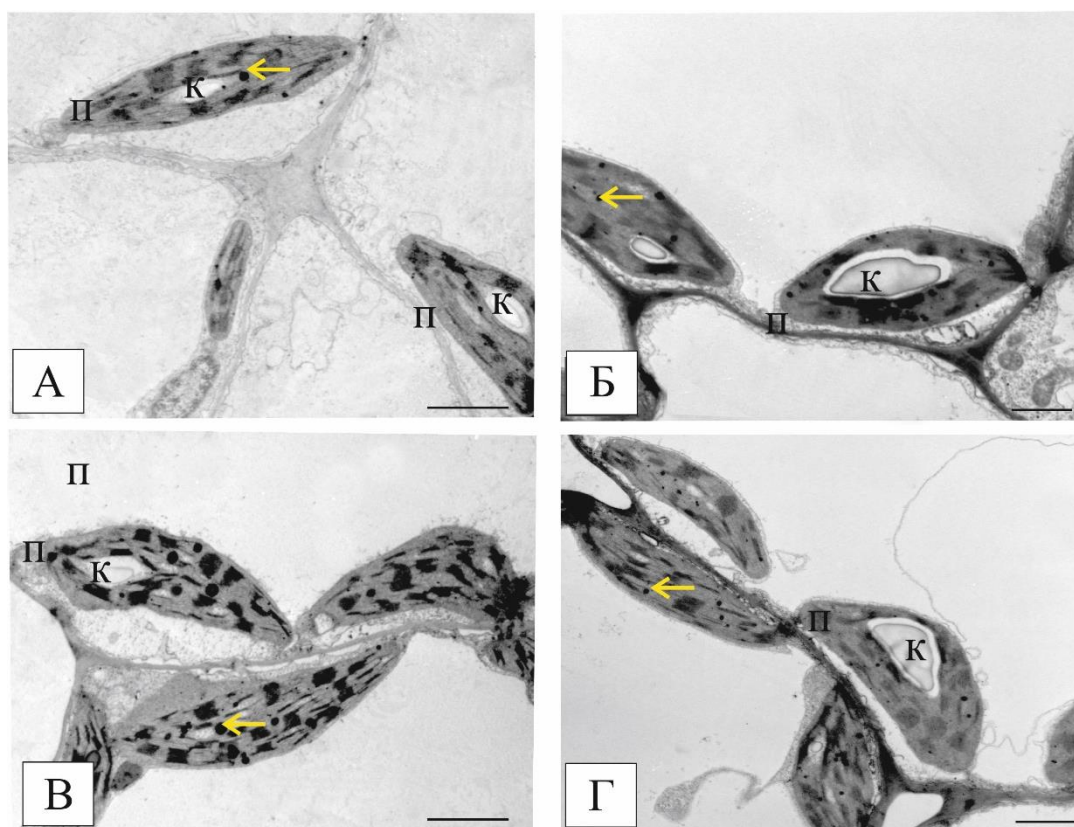


Рисунок 30 – Ультраструктурная организация хлоропластов в клетках губчатого мезофилла семядольных листьев, полученных от проростков томата сорта Рекордсмен при их культивировании на среде без добавления NaCl (А, В) и при действии 150 мМ NaCl (Б, Г). Стрелками обозначены пластоглобулы; К – крахмальные зёрна П – пластиды. Масштаб – 1 мкм.

По сравнению с линией ЯЛФ в условиях 150 мМ NaCl хлоропласты губчатого мезофилла в семядольном листе томата сорта Рекордсмен не претерпевали значительных изменений по форме и структуре. Отличия отмечены только в уменьшении размера пластоглобул (Рис. 30Б, Г). Таким образом, можно сказать, что по сравнению с линией ЯЛФ в условиях 150 мМ NaCl в клетках губчатого мезофилла семядолей томата сорта Рекордсмен не происходит существенной структурной дезорганизации хлоропластного компартмента, приводящих к их разрушению. Отмеченные структурные особенности обусловлены метаболическими изменениями, вызванными действием стрессовым фактором.

Ранее отмечено, что одним из первых признаков повреждения клеток листьев является набухание тилакоидов в хлоропластах и последующее разрушение их оболочки, а также образование многочисленных пластоглобул (Rahman et al., 2002). По данным ультраструктурного анализа установлено, что при культивировании проростков томата линии ЯЛФ на питательной среде с добавлением 150 мМ NaCl происходят необратимые повреждения в клетках мезофилла семядольных листьев. Однако в аналогичных стрессовых условиях в клетках губчатого мезофилла семядолей томата сорта Рекордсмен подобных изменений не наблюдалось. В ранее проведенных исследованиях было также показано, что в настоящих листьях растений томата, выращенных в стрессовых условиях хлоридного засоления, наблюдалась агрегация хлоропластов. При этом в хлоропластах не просматривались граны или тилакоидные структуры (Khavari-Nejad, 1998).

3.13. Влияние хлоридного засоления на ультраструктурную организацию различных компартментов в клетках корня

Мобилизация крахмала в клетках корня важна в условиях нарушения водного обмена и рассматривается как механизм адаптации растений к солевому стрессу (Krasensky, Jonak, 2012). Его защитная роль во время солевого стресса включает в себя поддержание клеточного тургора (Kaplan et al. 2004). С помощью ТЭМ была проанализирована ультраструктурная организация клеток корней в контрольных условиях и при засолении. Так, у растений линии ЯЛФ и сорта Рекордсмен, культивированных на среде без засоления, пластиды в клетках чехлика, первичной коры и центрального цилиндра имели характерную округлую форму (Рис. 31А, В, Д, Ж; Рис. 32А, В, Д, Ж).

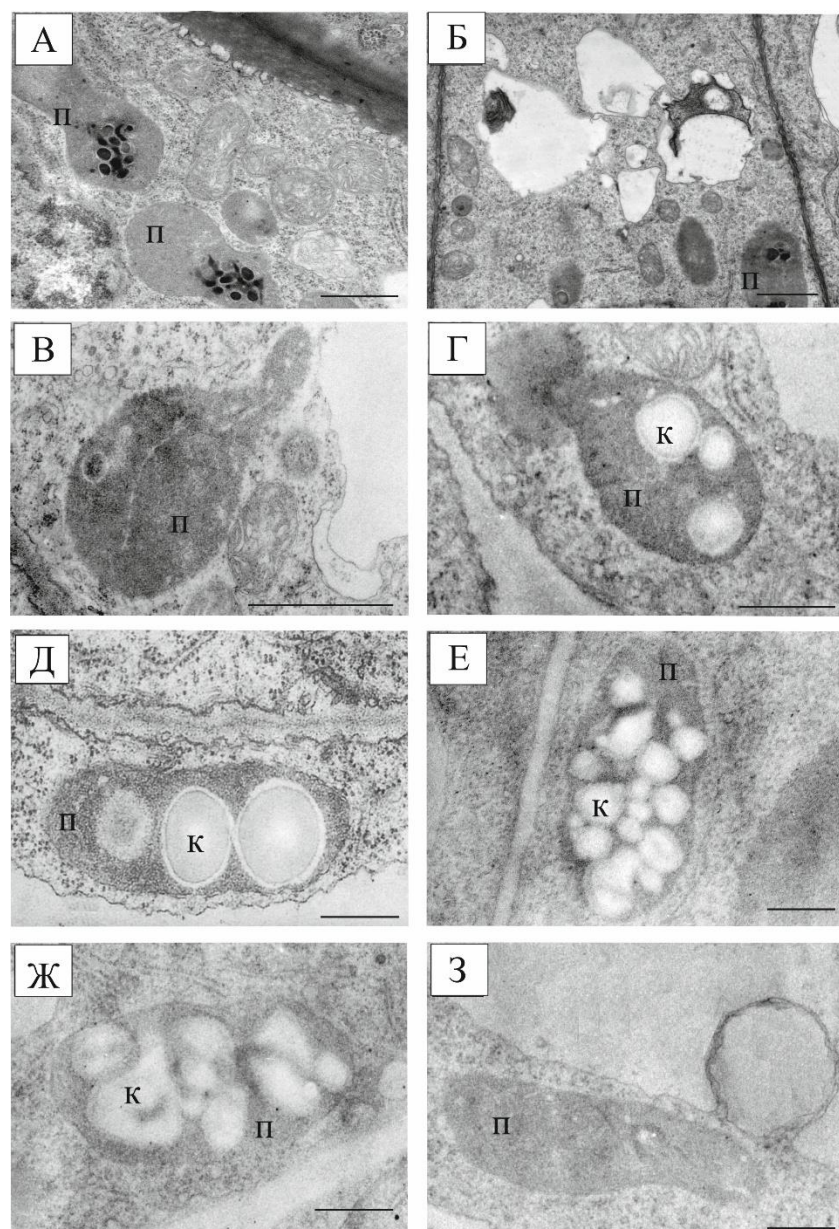


Рисунок 31 – Ультраструктурная организация пластид в клетках чехлика корня (А–Г), первичной коры корня (Д, Е) и центрального цилиндра корня (Ж, З) у проростков томата линии ЯЛФ в контрольных условиях (А, В, Д, Ж), а также при действии 150 мМ NaCl (Б, Г, Е, З). Условные обозначения: К – крахмальные зерна, П – пластиды. Масштаб – 1 мкм.

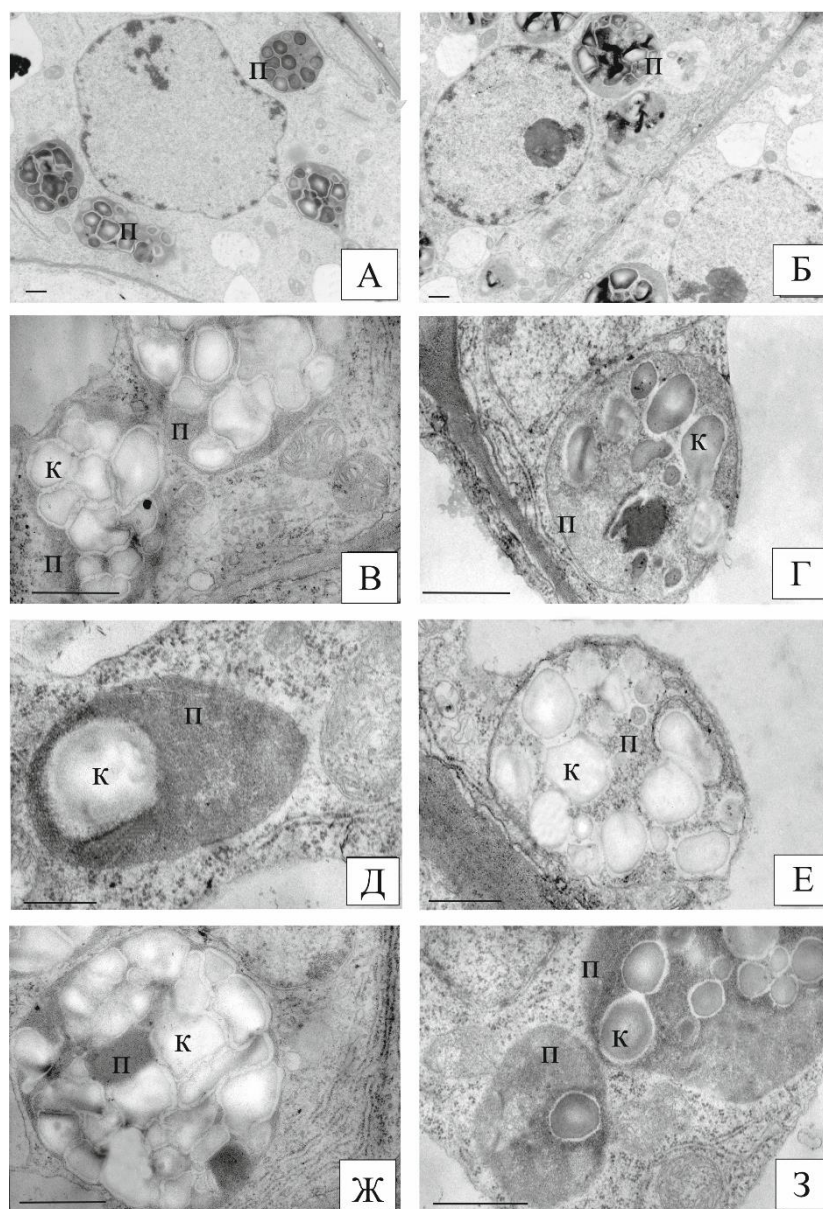


Рисунок 32 – Ультраструктурная организация пластид в клетках чехлика корня (А – Г), первичной коры корня (Д, Е) и центрального цилиндра корня (Ж, З) у проростков томата сорта Рекордсмен в контрольных условиях (А, В, Д, Ж), а также при действии 150 мМ NaCl (Б, Г, Е, З). Условные обозначения: К – крахмальные зерна, П – пластиды. Масштаб – 1 мкм.

Структурно-функциональные преобразования в условиях засоления пластид, расположенных в различных тканях корня обоих генотипов, касались изменения их формы и размера, а также включений. В клетках чехлика томата линии ЯЛФ наблюдалось изменение числа крахмальных включений по сравнению с контролем (Рис. 31Г). У сорта Рекордсмен в клетках корневого

чехлика при действии 150 мМ NaCl (Рис. 32Г) отмечается усиление степени окраски крахмальных зерен, при этом также происходит изменение их формы.

В клетках первичной коры корня засоление приводило к увеличению размера пластид за счет появления в них крахмальных зерен у обоих генотипов (Рис. 31Е; Рис. 32Е). При этом у линии ЯЛФ форма пластид менялась с округлой на удлиненную (Рис. 32Е). В клетках центрального цилиндра в контрольных условиях пластиды представляли собой амилопласты со множеством крахмальных включений (Рис. 31Ж; Рис. 31Ж). В условиях засоления у линии ЯЛФ амилопласты были вариабельны по форме и содержали существенно меньшее число включений (Рис. 31З), а у сорта Рекордсмен при солевом стрессе показано образование темноокрашенных крахмальных зерен (Рис. 32З).

Таким образом, в условиях засоления наблюдались структурные и функциональные изменения пластид, которые выражались в изменении их формы и размера, а также качественных характеристик включений. Первые две характеристики могут быть связаны с нарушением водного баланса (Munns, Tester, 2008; Horie et al., 2012), что согласуется с полученными данными об изменении сырой биомассы и площади клеток фотосинтетической ткани.

Другие изменения касались качественных характеристик крахмальных зерен, образование которых в клетках первичной коры корня может быть обусловлено накоплением запасных веществ и/или нарушением их транспорта (Cuellar-Ortiz et al., 2008). При действии 150 мМ NaCl в клетках центрального цилиндра корня наблюдалось качественное изменение включений, что может быть вызвано повышенным расходом крахмала (González-Cruz, Pastenes, 2012) и/или снижением скорости синтеза запасных веществ (Borek et al., 2006).

Ранее с использованием специально разработанной системы для оценки дыхательного и фотосинтетического газообмена растений *in vitro* было зафиксировано снижение ИТД у обоих генотипов в условиях 150 мМ NaCl (раздел 3.4). Возможными причинами данного наблюдения могут являться изменения, происходящие в митохондриях под воздействием солевого стресса.

В контрольных условиях у регенерированных корней томата обоих генотипов митохондрии в клетках первичной коры и клетках центрального цилиндра корня имели характерную форму с выраженными кристами, а также электронно-светлый неплотный матрикс (Рис. 33А, В, Д; Рис. 34А, В, Д).

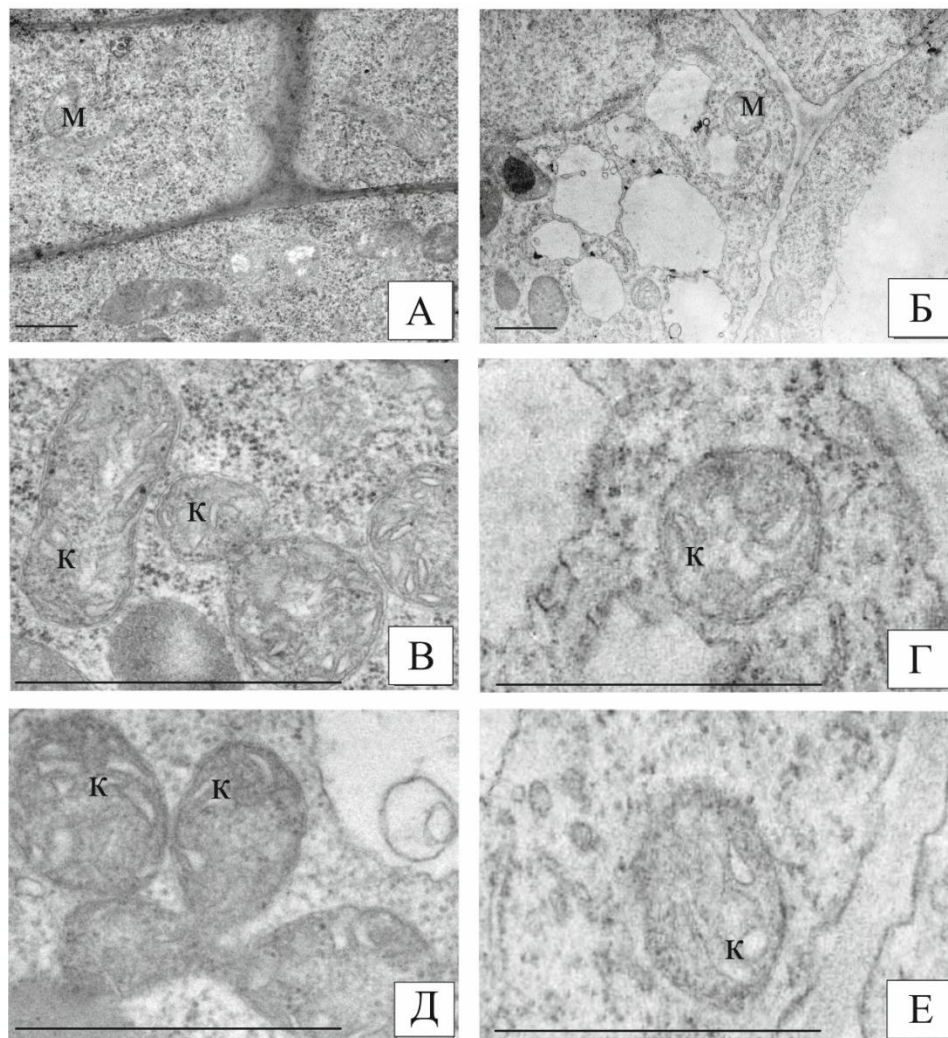


Рисунок 33 – Ультраструктурная организация митохондрий в клетках первичной коры (А–Г) и центрального цилиндра (Д, Е) корня у проростков томата линии ЯЛФ в контрольных условиях (А, В, Д) а также при действии 150 мМ NaCl (Б, Г, Е). Условные обозначения: М – митохондрия, К – кристы. Масштаб – 1 мкм.

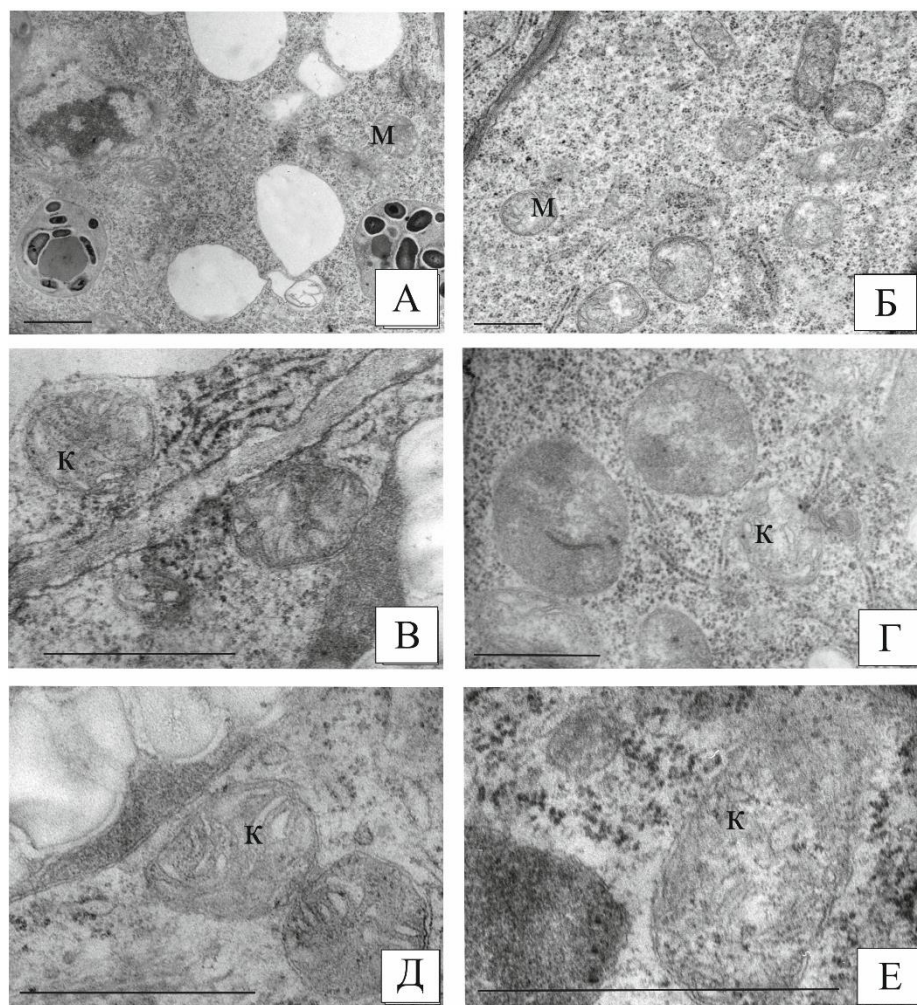


Рисунок 34 – Ультраструктурная организация митохондрий в клетках первичной коры (А – Г) и центрального цилиндра (Д, Е) корня у проростков томата сорта Рекордсмен в контрольных условиях (А, В, Д) а также при действии 150 мМ NaCl (Б, Г, Е).

В присутствии 150 мМ NaCl установлены отличия в структурной организации митохондрий по сравнению с контролем у обоих генотипов томата, которые выражались в месте их расположения как в клетках первичной коры (Рис. 33Б, Г; Рис. 34Б, Г), так и центрального цилиндра (Рис. 33Е; Рис. 34Е) корня. Так, и у линии ЯЛФ (Рис. 33Г), и у сорта Рекордсмен (Рис. 34Г) отмечено набухание митохондрий в клетках первичной коры корня. В отличие от линии ЯЛФ (Рис. 33Е), у сорта Рекордсмен при воздействии NaCl (Рис. 34Е) митохондрии в клетках центрального цилиндра характеризовались электронно-плотным матриксом. В отличие от сорта Рекордсмен, в условиях засоления в

клетках центрального цилиндра корня линии ЯЛФ отмечено нарушение структурной организации крист, которое выражалось в их набухании.

Митохондрии играют важную роль в устойчивости растений к засолению (Tang, Zhu, 2022) и принимают ключевое участие в поддержании энергетического гомеостаза и уменьшении повреждений, вызванных окислительным стрессом (Navrot et al., 2007). При солевом стрессе может изменяться структура митохондрий и формироваться митохондриальная сеть путем соединения наружной мембраны или при непосредственном контакте митохондрий друг с другом (Steiner et al., 2018). Такая сеть предотвращает разрыв наружной мембраны, а итоговый увеличенный объем матрикса может повышать синтез АТФ. Продемонстрированное в настоящем исследовании набухание митохондрий и их крист может быть обусловлено увеличением объема матрикса. Помимо изменённой структуры каких-либо других изменений при засолении, например, формирования митохондриальной сети, у исследованных генотипов обнаружено не было.

В условиях засоления существуют и другие факторы, которые могут влиять на структурно-функциональную организацию митохондрий, например, комплексы, связанные с актином, или факторы транскрипции. Известно, что у *Arabidopsis thaliana* L. комплекс actin-related Protein2/3 (ARP2/3) регулирует связанную с митохондриями передачу сигналов Ca^{2+} во время солевого стресса. У растений, не имеющих данного комплекса, отмечено увеличенное содержание цитозольного Ca^{2+} при видимой агрегации митохондрий (Zhao et al., 2013). Семейство белков митохондриального фактора терминации транскрипции (mTERF) влияет на экспрессию генов в пластидном и митохондриальном геномах (Linder et al., 2005). Потеря функции mTERF27 приводит к дефектам развития митохондрий при солевом стрессе в виде неправильной структуры крист (Hiang, D. et al., 2021).

Кроме того, была изучена ультраструктурная организация ядра в клетках первичной коры корня (Рис. 35). Засоление приводило не только к изменению размеров ядрышка и ядра, которое ранее было отмечено по соотношению их

площадей (Раздел 3.7), но и их структурной организации. В контрольных условиях ядро обоих генотипов имеет структуру, характерную для клеток первичной коры корня (Рис. 35А, Б). Оно содержит небольшое гранулярное ядрышко, слой конденсированного хроматина, ассоциированного с ядерной мембраной, а также нуклеоплазму, заполненную диспергированным эухроматином.

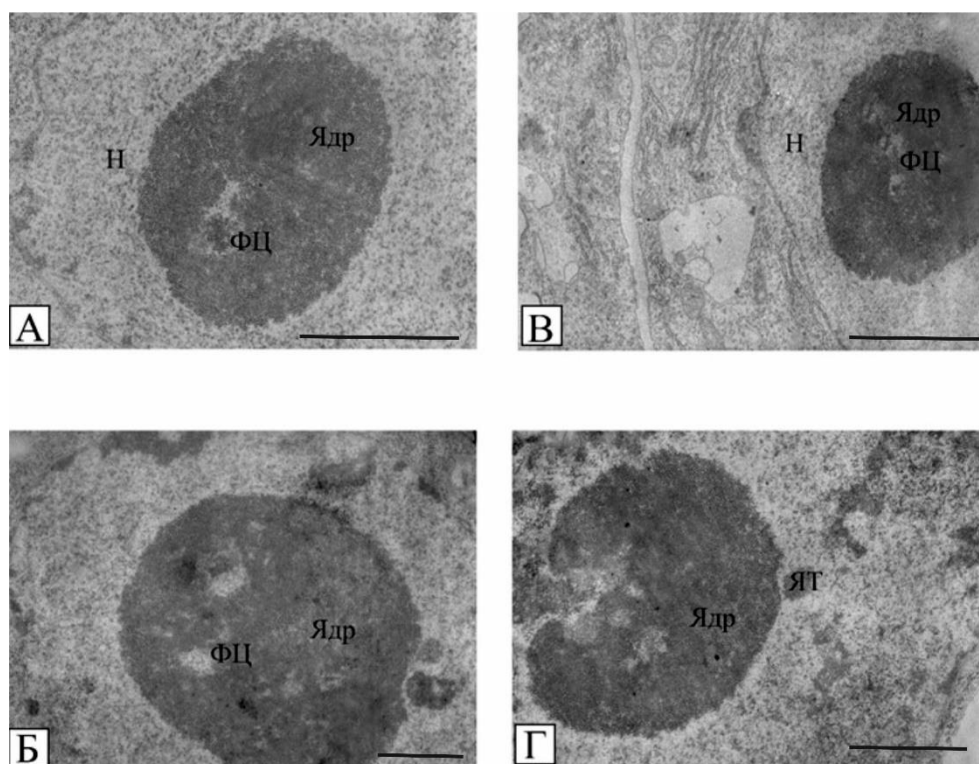


Рисунок 35 – Ультраструктурная организация ядра клеток корня у проростков томата линии ЯЛФ (А – контроль, В – 150 мМ NaCl) и сорта Рекордсмен (Б – контроль, Г – 150 мМ NaCl) в клетках первичной коры корня. Условные обозначения: ЯТ – ядерное тельце, Н – нуклеоплазма, ФЦ – фибриллярный центр, Ц – цитоплазма. Масштаб – 2 мкм.

Под воздействием 150 мМ NaCl в ядрышке указанного выше типа клеток обнаружены фибриллярные центры, образование которых при стрессовых условиях было характерно для обоих генотипов (Рис. 35В, Г). При действии 150 мМ NaCl наблюдались изменения структуры ядерного компартмента, которые выражались в увеличении степени конденсации хроматина, ассоциированного с ядерной оболочкой. Другой характерной особенностью являлось и то, что в

клетках первичной коры корня у обоих генотипов томата формировались инвагинации ядерной мембраны (Рис. 35В, Г). Данные ультраструктурные преобразования происходят при обмене белков между нуклеоплазмой и цитоплазмой, что подтверждается расположением инвагинаций вблизи ядрышка (Collings et al., 2000). Изменение степени конденсации хроматина может свидетельствовать о повышении синтетической активности (Thuleau et al. 2013). Возможно, конденсация хроматина при солевом стрессе является одним из признаков программируемой клеточной гибели (Wang et al., 2010).

Заключение

В рамках выполнения диссертационной работы был проведен сравнительный анализ хозяйственно-ценных генотипов томата по солеустойчивости, в ходе которого была разработана комплексная система для оценки устойчивости к засолению томата в условиях *in vitro*. Таким образом, выполнена основная цель настоящего исследования, заключающаяся в проведении сравнительной физиолого-биохимической оценки генотипов томата на ранних этапах онтогенеза с помощью лабораторных методов на организменном, органном, тканевом и клеточном уровнях в условиях засоления.

В результате исследования, проведенного методом рулонной культуры, 8 изученных генотипов томата были кластеризованы на две группы по устойчивости к засолению: условно устойчивые (Рекордсмен, Юрьевский, Бычье Сердце и Астраханский) и условно неустойчивые (ЯЛФ, Парадигма, Гея и Белый Налив). Впоследствии 2 контрастных по устойчивости к NaCl засолению генотипов томата (линия ЯЛФ и сорт Рекордсмен) были использованы при разработке методологического подхода для сравнительной в условиях засоления *in vitro*.

Разработанный методологический подход для сравнительной оценки генотипов томата в условиях NaCl засоления *in vitro* позволяет получать выровненный растительный материал по габитусу и стадии развития, что крайне важно для получения достоверных экспериментальных данных. Различия между генотипами томата на органном уровне были установлены по показателям частоты ризогенеза, числу регенерированных корней и их длине у проростков в зависимости от концентрации стрессового агента. Так, ингибирование корнеобразования томата линии ЯЛФ наблюдали при 200 мМ NaCl, а у сорта Рекордсмен – при 250 мМ NaCl. Снижение числа регенерированных корней и их длины у проростков томата линии ЯЛФ показано при меньшей концентрации, чем у сорта Рекордсмен. В результате

установлена обратная зависимость между показателем сырой биомассы корней и интенсивностью NaCl засоления у проростков обоих генотипов томата.

Уменьшение сухой биомассы корней с увеличением концентрации NaCl было характерно для обоих генотипов томата, однако, для линии ЯЛФ уменьшение данного показателя в 1,5 раза обнаружено при 25 мМ NaCl, а для сорта Рекордсмен в 1,7 раз при 100 мМ NaCl. Для обоих генотипов томата показано, что с увеличением концентрации NaCl, происходило уменьшение сырой биомассы побеговой части (у линии ЯЛФ в 1,7 раз при 50 мМ NaCl, у сорта Рекордсмен в 1,3 раза при 70 мМ NaCl). Снижение сухой биомассы побега у линии ЯЛФ происходило уже в условиях слабого засоления (при 50 мМ NaCl), а для сорта Рекордсмен изменений по данному показателю установлено не было.

О различиях на организменном уровне между исследуемыми генотипами томата свидетельствуют изменения по показателям ИТД и ИИФ, а также на органном уровне по содержанию фотосинтетических пигментов (хл а, хл б и каротиноидов) и пролина. У линии ЯЛФ изменения ИТД и ИИФ установлены в условиях 75 мМ NaCl (в 1,1 и 1,3 раза соответственно). У сорта Рекордсмен изменения данных характеристик происходили только в условиях сильного засоления (250 мМ NaCl). Изменение содержания пролина при 75 мМ NaCl у линии ЯЛФ снизилось в 1,4 раза, тогда как у сорта Рекордсмен содержание пролина увеличилось в 2,7 раза. Кроме того, у линии ЯЛФ показано снижение содержания хл а, в то время как у сорта Рекордсмен изменений не обнаружено. Изменения по содержанию хл б отмечено только при 75 мМ NaCl у линии ЯЛФ – увеличением в 1,2 раза. Однако показатель количественного содержания каротиноидов не позволил выявить различий между изученными генотипами томата.

В ходе цитологического исследования в условиях солевого стресса отмечены различия между генотипами томата на клеточном уровне. Так, СПКС первичной коры корня у линии ЯЛФ в условиях засоления не изменялась, тогда как у сорта Рекордсмен при 250 мМ NaCl СПКС первичной коры корня

увеличилась. Таким образом, отмечена различная реакция клеток данного типа ткани при действии NaCl. При меньших концентрациях NaCl СПКС первичной коры корня сорта Рекордсмен не менялась. При 75 мМ NaCl СПКС центрального цилиндра корня у линии ЯЛФ уменьшалась в 1,1 раза и при 150 мМ NaCl увеличивалась в 1,1 раза. У сорта Рекордсмен происходило увеличение СПКС центрального цилиндра корня при 75 и 150 мМ NaCl (в 1,1 и 1,2 раза соответственно), а при 250 мМ NaCl показано уменьшение данного показателя в 1,1 раза.

У обоих генотипов обнаружены различия по показателю увеличение S ядрышка / S ядра в клетках паренхимы коры и центрального цилиндра корня. У линии ЯЛФ изменения обнаружены только при 75 мМ NaCl, при которой в клетках центрального цилиндра корня показатель S ядрышка / S ядра увеличился в 1,1 раз. У сорта Рекордсмен показано увеличение данного показателя при 75 мМ NaCl в клетках паренхимы коры (в 1,3 раза), и в клетках центрального цилиндра корня при 150 мМ NaCl (в 1,5 раза). Таким образом можно констатировать, что данный показатель может быть также эффективно использован для сравнительной оценки генотипов томата в условиях стресса.

Метод цитофотометрического анализа позволил выявить существенные отличия между генотипами томата в отношении перераспределения клеток корневой меристемы по фазам клеточного цикла в условиях NaCl засоления *in vitro*. Так, у обоих генотипов наблюдалось снижение клеток в G₁-фазе по сравнению с контролем (питательная среда без добавления NaCl) и значительное их повышение в G₂-фазе. Существенные отличия между генотипами томата выявлены при концентрации 150 мМ NaCl: количество клеток в G₁-фазе у томата линии ЯЛФ было соответственно в 1,8 больше, чем у сорта Рекордсмен.

Иммуноцитохимический анализ тубулинового цитоскелета позволяет выявить структурную реорганизацию сети кортикальных микротрубочек в зависимости от концентрации стрессового агента. Так, при действии 75 мМ NaCl отмечено прореживание сети кортикальных микротрубочек и нарушение

их упорядоченной ориентации по сравнению с контролем. При последующим увеличении концентрации NaCl до 150 мМ в клетках корня обоих генотипов томата происходили дезорганизация и прореживание кортикальной сети микротрубочек.

Методом световой микроскопии установлены существенные отличия между генотипами томата в реакции клеток различных тканей и органов на NaCl засолению по изменению их формы и размеров. Культивирование проростков томата линии ЯЛФ на среде с добавлением 75 и 150 мМ NaCl приводило к уменьшению размера клеток эпидермиса гипокотыля, тогда как при 250 мМ NaCl наблюдалось существенное увеличение СПКС эпидермиса гипокотыля. При концентрациях 150 и 250 мМ NaCl отмечено снижение СПКС эпидермиса гипокотыля у сорта Рекордсмен. Реакция клеток паренхимы коры гипокотыля различалась между генотипами. При 150 мМ NaCl происходило существенное уменьшение СПКС паренхимы коры гипокотыля у томата линии ЯЛФ (в 1,5 раза) и увеличение в условиях 250 мМ NaCl (в 1,2 раза). Тем не менее, уменьшение СПКС паренхимы коры гипокотыля сорта Рекордсмен наблюдалось только при добавлении 150 мМ NaCl. Определение площади межклеточного пространства у проростков томата линии ЯЛФ позволило установить его существенное уменьшение при действии 75 и 150 мМ NaCl по сравнению с контролем. У сорта Рекордсмен же в условиях 75 мМ NaCl наблюдалось увеличение площади, а при действии 150 мМ NaCl она была сравнима с контролем.

Добавление NaCl уменьшало СПКС эпидермальных клеток семядолей томата линии ЯЛФ (в 1,6 раза) и сорта Рекордсмен (в 1,3 раза). У исследуемых генотипов наблюдалась различная реакция на засоление клеток столбчатого и губчатого мезофилла. Так, у линии ЯЛФ в условиях 75, 150 и 250 мМ NaCl установлено существенное уменьшение (практически в 2 раза) СПКС столбчатого и губчатого мезофилла по сравнению с контролем. В условиях 150 и 250 мМ NaCl у сорта Рекордсмен наоборот происходило существенное увеличение (практически в 1,5 раза) СПКС клеток столбчатого мезофилла.

СПКС губчатого мезофилла семядольного листа сорта Рекордсмен также уменьшалось с добавлением NaCl.

Методом ТЭМ установлено, что у линии ЯЛФ 150 mM NaCl приводило к высокому уровню повреждений клеток фотосинтезирующих тканей, вызывая не только структурные изменения пластид, но и гибель части клеток. Тем не менее, можно сказать, что при действии 150 mM NaCl в клетках мезофилла семядолей томата сорта Рекордсмен не происходит существенных нарушений хлоропластов. Влияние солевого стресса отражалось и на ультраструктурной организации пластид корня, что, прежде всего, выражалось в изменении их формы, размера, а также качественных характеристик включений (крахмальных зерен). В отличие от клеток чехлика и первичной коры, в клетках центрального цилиндра корня наблюдалось изменение качественных характеристик крахмальных зерен при действии 150 mM NaCl. Изменение электронной плотности матрикса митохондрий, а также структуры крист были отмечены у обоих генотипов томата в условиях стрессового воздействия.

На основании представленных материалов исследования можно сделать следующие **выводы**:

1. Использование метода рулонной культуры позволило разделить 8 изученных генотипов томата различного эколого-географического происхождения на 2 группы по ряду морфометрических и физиолого-биохимических показателей: условно устойчивые (Рекордсмен, Юрьевский, Бычье Сердце и Астраханский) и условно неустойчивые (ЯЛФ, Парадигма, Гея и Белый Налив).

2. На модели контрастных по устойчивости к NaCl линии ЯЛФ и сорта Рекордсмен разработана эффективная система сравнительной оценки генотипов томата по устойчивости к засолению NaCl *in vitro* на стадии проростков, выровненных по габитусу и стадии развития, при их культивировании на средах для индукции ризогенеза. Предложенный методологический подход может быть эффективно применен не только для томата, но и для других культур, у которых отсутствуют трудности в индуцированном ризогенезе, а

также других стрессовых воздействий абиотической природы (например, тяжелые металлы, засуха и другие), имитируемых в условиях *in vitro*.

3. Обнаруженные различия между линией ЯЛФ и сортом Рекордсмен в условиях NaCl засоления *in vitro* по морфометрическим (число и длина *de novo* регенерированных корней, сырая и сухая биомасса корней и побегов) и физиолого-биохимическим (оводненность, дыхательный и фотосинтетический CO₂-газообмен, содержание пролина, и фотосинтетических пигментов) показателям могут быть эффективно использованы для сравнительной оценки других генотипов томата на органном и организменном уровнях.

4. Установленные анатомо-морфологические различия в реакции клеток на NaCl засоление *in vitro* различных тканей корня, гипокотилия и семядолей у проростков линии ЯЛФ и сорта Рекордсмен позволяют проводить эффективный скрининг генотипов томата на тканевом (размеры клеток, изменения прохождения клеточного цикла) и клеточном (ультраструктурная организация пластид, митохондрий) уровнях.

5. Распределение клеток корней меристемы по фазам клеточного цикла, а также реорганизация тубулинового цитоскелета у *de novo* корней, регенерированных в различных условиях NaCl засоления *in vitro*, являются эффективными цитологическими критериями для сравнительной оценки генотипов томата на клеточном уровне.

Список использованных источников:

1. Аббасова, З. И. Реакция ферментов дыхания в проростках пшеницы (*Triticum aestivum*) на биогумус и засоление субстрата / З. И. Аббасова, С. Р. Аллахвердиев, Э. М. Зейналова // Теоретические и практические проблемы агропромышленного комплекса. – 2010. – № 2. – С. 19–24.
2. Алиева, З. М. Реакция проростков и изолированных органов томатов и фасоли на NaCl-засоление / З. М. Алиева, Л. Д. Прусакова, Н. Х. Самедова, А. Г. Юсуфов // Агрохимия. – 2008. – №. 6. – С. 45–51.
3. Анохина Н. С. Микрোকлональное размножение карельской березы и триплоидной осины *in vitro* / Н. С. Анохина, В. Ф. Коновалов, Э. Р. Ханова // Экобиотех. – 2021. – Т. 4. – №. 2. – С. 101–106.
4. Астахова, Н. В. Влияние гена *desA Δ12*-ацил-липидной десатуразы на структуру хлоропластов и устойчивость к гипотермии растений картофеля / Н. В. Астахова, И. Н. Дёмин, Н. В. Нарайкина, Т. И. Трунова // Физиология растений. – 2011. – Т. 58. – №. 1. – С. 21–27.
5. Балнокин, Ю. В. Структурно-функциональное состояние тилакоидов у галофита *Suaeda altissima* в норме и при нарушении водно-солевого режима под действием экстремально высоких концентраций NaCl / Ю. В. Балнокин, Е. Б. Куркова, Н. А. Мясоєдов, Р. В. Луньков, Н. З. Шамсутдинов, Е. А. Егорова, Н. Г. Бухов // Физиология растений. – 2004. – Т. 51. – С. 905–912.
6. Бараненко, В. В. Супероксиддисмутаза в клетках растений / В. В. Бараненко // Цитология. – 2006. – Т. 48. – №. 6. – С. 465–474.
7. Баранова, Е. Н. Проблемы и перспективы генно-инженерного подхода в решении вопросов устойчивости растений к засолению (обзор) / Е. Н. Баранова, А. А. Гулевич // Сельскохозяйственная биология. – 2006. – Т. 41. – №. 1. – С. 39–56.
8. Баранова, Е. Н. Система контроля фотосинтетического и дыхательного CO₂-газообмена растений, изолированных органов и тканей *in*

vitro / Е. Н. Баранова, М. Р. Халилуев, Э. Н. Аканов, А. А. Гулевич, Н. М. Халилуева, Л. В. Куренина // Пат. 2572349. – 2016.

9. Безрукова, М. В. Защитное действие агглютинаина зародыша пшеницы на протекание митоза в корнях проростков *Triticum aestivum* при воздействии кадмия / М. В. Безрукова, Р. А. Фатхутдинова, Ф. М. Шакирова // Физиология растений. – 2016. – Т. 63. – №. 3. – С. 382–389.

10. Белова, Т. А. Физиологические основы адаптации растений к воздействию солевого стресса / Т. А. Белова, А. С. Кравченко // Auditorium. – 2018. – Т. 17. – №. 1. – С. 6.

11. Бородулина, И. Д. Устойчивость к NaCl-засолению детерминантных сортов томата в культуре *in vitro* / И. Д. Бородулина, Е. Д. Корнейчук // От биопродуктов к биоэкономике материалы IV межрегиональной научно-практической конференции (с международным участием). – 2021. – С. 105–106.

12. Гарифзянов, А. Р. Окислительный стресс и устойчивость растений / А. Р. Гарифзянов, С. В. Горелова // Тульский экологический бюллетень. – 2006. – №. 2. – С. 364–368.

13. Гармаш, Н. Ю. Микроэлементы в интенсивных технологиях производства зерновых культур / Н. Ю. Гармаш, Г. А. Гармаш, А. В. Берестов, Г. Б. Морозова // Агрохимический вестник. – 2011. – №. 5. – С. 14–16.

14. Гончарова Э. А. Стратегия диагностики и прогноза устойчивости сельскохозяйственных растений к погодно-климатическим аномалиям / Э. А. Гончарова // Сельскохозяйственная биология. – 2011. – Т. 1. – С. 24–31.

15. Горшкова, Т. А. Растительная клеточная стенка, как динамичная система / Т. А. Горшкова // М.: Наука. – 2007. – С. 429.

16. Государственный реестр сортов и гибридов сельскохозяйственных растений, допущенных к использованию: официальное издание. – М.: ФГБНУ «Росинформагротех», 2024. – С. 620.

17. Гудков, И. Н. Регуляция физиологических функций растений / И. Н. Гудков // Киев: Наукова думка. – 1986. – С. 18–30.

18. Гуцалова, А. А. Механизм толерантности растений к засолению: физиологическая, биохимическая и молекулярная характеристика / А. А. Гуцалова, А. С. Улесов // Методы и технологии в селекции растений и растениеводстве. – 2021. – С. 65–69.
19. Ефимова, М. В. Физиологические механизмы устойчивости растений *Solanum tuberosum* L. к хлоридному засолению / М. В. Ефимова, Л. В. Коломейчук, Е. В. Бойко, М. К. Малофий, А. Н. Видершпан, И. Н. Плюснин, В. В. Кузнецов // Физиология растений. – 2018. – Т. 65. – №. 3. – С. 196–206.
20. Иванищев, В. В. О механизмах солеустойчивости растений и специфике влияния засоления / В. В. Иванищев // Известия Тульского государственного университета. Естественные науки. – 2019. – №. 4. – С. 76–88.
21. Иванов, А. А. Влияние световых условий выращивания пшеницы на чувствительность фотосинтетического аппарата к солевому стрессу / А. А. Иванов // Физиология растений. – 2010. – Т. 57. – №. 6. – С. 826–834.
22. Иванова, Т. И. Дыхательный газообмен некоторых представителей галофитной флоры араратской долины / Т. И. Иванова, О. С. Юдина // Физиология растений. – 1992. – Т. 39. – №. 5. – С. 996–1001.
23. Карташов, А. В. Роль систем антиоксидантной защиты при адаптации дикорастущих видов растений к солевому стрессу / А. В. Карташов, Н. Л. Радюкина, Ю. В. Иванов, П. П. Пашковский, Н. И. Шевякова, В. В. Кузнецов // Физиология растений. – 2008. – Т. 55. – №. 4. – С. 516–522.
24. Климачев, Д. А. Изменение интенсивности дыхания растений в условиях солевого стресса / Д. А. Климачев С. А. Кузнецова, В. Т. Старикова // Географическая среда и живые системы. – 2011. – №. 1. – С. 30–33.
25. Климов, С. В. Адаптация растений к стрессам через изменение донорно-акцепторных отношений на разных уровнях структурной организации / С. В. Климов // Успехи современной биологии. – 2008. – Т. 128. – №. 3. – С. 281–299.
26. Креславский, В. Д. Молекулярные механизмы устойчивости фотосинтетического аппарата к стрессу / В. Д. Креславский, Р. Карпентиер, В.

В. Климов, Н. Мурата, С. И. Аллахвердиев // Биологические мембраны. – 2007. – Т. 24. – №. 3. – С. 195–217.

27. Кудоярова, Г. Р. Современное состояние проблемы водных отношений у растений в условиях дефицита воды / Г. Р. Кудоярова, В. П. Холодова, Д. С. Веселов // Российский журнал физиологии растений. – 2013. – Т. 60. – С. 165–175.

28. Кузнецов В. В. Физиология растений / В. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева // М.: Высш. шк. – 2006. – С. 742.

29. Кузнецова, С. А. Влияние засоления на показатели фотосинтетической активности растений / С. А. Кузнецова и др. // Географическая среда и живые системы. – 2014. – №. 1. – С. 63–68.

30. Ламан, Н. А. Проращивание мелких, плоских и долго прорастающих семян рулонным методом с использованием синтетической вентиляционной сетки / Н. А. Ламан, С. И. Будай, О. Э. Барнатович // Известия Акад. аграр. наук Респ. Беларусь. – 2000. – № 4. – С. 57–61.

31. Малышев, В.Ф. Интенсивность дыхания растений риса и содержание в них углеводов в зависимости от уровня азотного питания при засолении / В. Ф. Малышев // Труды Кубанского сельскохозяйственного института. – 1982. – Т. 210. – № 238. – С. 144–147.

32. Миттова, В. О. Солеустойчивость томата ассоциирована с увеличением активности антиоксидантных ферментов в митохондриях / В. О. Миттова // Центральный научный вестник. – 2018. – Т. 3. – №. 24. – С. 6–7.

33. Николаева, Т. Н. Способ определения суммарного содержания фенольных соединений в растительных объектах / Т. Н. Николаева, П. В. Лапшин, Т. Л. Нечаева, Н. В. Загоскина // Пат. – 2019.

34. Обручева, Н. В. Запуск роста осевых органов и его подготовка при прорастании семян, находящихся в вынужденном покое. 2. Инициация “кислого” роста в осевых органах семян кормовых бобов / Н. В. Обручева, О. В. Антипова, И. М. Иванова // Физиология растений. – 1994. – Т. 41. – №. 3. – С. 443–447.

35. Соколик, А. И. Потеря калия корнями пшеницы при окислительном стрессе / А. И. Соколик, А. С. Палтарак, В. В. Демидчик // Минск, Беларусь. – 2024.
36. Узбекиов, Р. Э. Анализ клеточного цикла и методика исследования динамики уровня экспрессии белков на его различных фазах с использованием синхронизированных клеток / Р. Э. Узбекиов // Биохимия. – 2004. – Т. 69. – №. 5. – С. 597–611.
37. Уикли, Б. Электронная микроскопия для начинающих / Б. Уикли // Москва. – 1975.
38. Усатов, А. В. Ультраструктура клеток корневой меристемы пшеницы в условиях хлоридного засоления / А. В. Усатов, Э. К. Луценко, А. Г. Федоренко, Г. М. Федоренко // Евразийский Союз Ученых. – 2014. – №. 64. – С. 103-106
39. Халилова, Л. А. Ультраструктура и жирнокислотный состав липидов клеток вегетативных органов *Chenopodium album* L. в условиях солевого стресса / Л. А. Халилова, Н. А. Мясоедов, Ю. В. Балнокин, В. Д. Цыдендамбаев // Физиология растений. – 2016. – Т. 63. – №. 6. – С. 1–13.
40. Халилуев М. Р. Генетическая трансформация томата (*Solanum lycopersicum* L.) генами защитных хитинсвязывающих белков и антимикробных пептидов //Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии / М. Р. Халилуев, С. В. Долгов // – 2010. – №. 6. – С. 75–83.
41. Хамрабаева, З. М. Протекторное действие комплексного соединения на содержание фотосинтетических пигментов проростков ячменя при засолении / З. М. Хамрабаева, Х. Н. Хамидов, М. М. Якубова // Endless light in science. – 2024. – Т. 2. – №. февраль. – С. 655–660.
42. Холодова, В. П. Исследование неспецифической стрессорной реакции растений на шоковое действие абиотических факторов / В. П. Холодова, А. Б. Мещеряков, С. Н. Александрова, В. В. Кузнецов // Вестник Нижегородского университета им. НИ Лобачевского. Серия: Биология. – 2001. – №. 1. – С. 151–154.

43. Чиркова, Т. В. Физиологические основы устойчивости растений: учеб. Пособие / Т. В. Чиркова // СПб.: Изд-во СПбГУ. – 2002. – С. 58–68.
44. Шапигузов, А. Ю. Аквапорины: строение, систематика и особенности регуляции / А. Ю. Шапигузов // Физиология растений. – 2004. – Т. 51. – С. 142–152.
45. Шарипова, Г. В. Влияние засоления на устьичную и гидравлическую проводимость, а также на уровень аквапоринов в клетках листьев растений ячменя, различающихся по солеустойчивости / Г. В. Шарипова, Р. Иванов, Л. Высоцкая, Г. Ахиярова // Биомика Учредители: Уфимский федеральный исследовательский центр РАН. – 2021. – Т. 13. – №. 3. – С. 280–287.
46. Шахов А. А. Солеустойчивость растений / А. А. Шахов // М. – 1956. – С. 850.
47. Яо, Ц. Влияние солевого стресса на экспрессию в корнях томата генов транспорта и ассимиляции нитратов / Ц. Яо, И. М. Ши, В. Ф. Су // Физиология растений. – 2008. – Т. 55. – №. 2. – С. 253–261.
48. Ясар, Ф. Действие засоления на антиокислительные защитные системы, перекисное окисление липидов и содержание хлорофилла в листьях фасоли / Ф. Ясар, С. Элиальтиглу, К. Ильдис // Физиология растений. – 2008. – Т. 55. – №. 6. – С. 869–873.
49. Abbasi S. Streptomyces alleviate drought stress in tomato plants and modulate the expression of transcription factors ERF1 and WRKY70 genes / S. Abbasi, A. Sadeghi, N. Safaie // Scientia Horticulturae. – 2020. – V. 265. – P. 109206.
50. Abdelaal, K. Physiological and biochemical changes in vegetable and field crops under drought, salinity and weeds stresses: control strategies and management / K. Abdelaal, M. S. Alsubeie, Y. Hafez, A. Emeran, F. Moghanm, S. Okasha, F. Ibraheem // Agriculture. – 2022. – V. 12. – №. 12. – P. 2084.
51. Abdel-Farid, I. B. Effect of Salinity Stress on Growth and Metabolomic Profiling of Cucumis sativus and Solanum lycopersicum / I. B. Abdel-

Farid, M. R. Marghany, M. M. Rowezeek, M. G. Sheded // *Plants*. – 2020. – V. 9. – №. 11. – P. 1626.

52. Abdelkader, M. Investigation the activities of photosynthetic pigments, antioxidant enzymes and inducing genotoxicity of cucumber seedling exposed to copper oxides nanoparticles stress / M. Abdelkader, R. A. Geioushy, O. A. Fouad, A. G. Khaled // *Sci. Hortic.* – 2022. – №. 305. – P. 111364.

53. Abdelkader, M. Seed Priming with Exogenous Amino Acids Improves Germination Rates and Enhances Photosynthetic Pigments of Onion Seedlings (*Allium cepa* L.) / M. Abdelkader, L. Voronina, M. Puchkov, N. Shcherbakova, E. Pakina, M. Zargar, M. Lyashko // *Horticulturae*. – 2023 –№. 80 – P. 111364.

54. Abogadalla, G. M. Insights into the significance of antioxidative defense under salt stress / G. M. Abogadallah // *Plant signaling & behavior*. – 2010. – V. 5. – №. 4. – P. 369–374.

55. Abouelsaad I. Salinity tolerance of tomato plants: the role of jasmonic acid and root ammonium transporters / I. Abouelsaad // A Thesis submitted to the Faculty of Graduate Studies of The University of Manitoba in partial fulfilment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy. – 2016. – P. 42–52.

56. Ábrahám, E. Methods for determination of proline in plants // Plant stress tolerance: methods and protocols / E. Ábrahám, C. Hourton-Cabassa, L. Erdei, L. Szabados // – 2010. – P. 317–331.

57. Acosta-Motos, J. R. Plant responses to salt stress: adaptive mechanisms / J. R. Acosta-Motos, M. F. Ortuño, A. Bernal-Vicente, P. Diaz-Vivancos, M. J. Sanchez-Blanco, J. A. Hernandez // *Agronomy*. – 2017. – V. 7. – №. 1. – P. 18.

58. Ahmad, K. S. Morpho-anatomical and physiological adaptations to high altitude in some Aveneae grasses from Neelum Valley, Western Himalayan Kashmir / K. S. Ahmad, M. Hameed, S. Fatima, M. Ashraf, F. Ahmad, M. Naseer, N. Akhtar // *Acta physiologiae plantarum*. – 2016. – V. 38. – P. 1–14.

59. Ahmad, S. GABA mitigates NaCl toxicity by enhancing photosynthesis, chloroplast structure, and redox balance in salt-tolerant and sensitive tomato varieties

/ S. Ahmad, Q. Fariduddin // Environ Sci Pollut Res. – 2025. – №. 32. – P. 9676–9696.

60. Akhtar, N. Leaf anatomical and biochemical adaptations in *Typha domingensis* Pers. ecotypes for salinity tolerance / N. Akhtar, M. Hameed, F. Nawaz, K. S. Ahmad, A. Hamid, C. Segovia-Salcedo, M. M. Shahnaz // Botanical Sciences. – 2017. – V. 95. – №. 4. – P. 807–821.

61. Akram, N. A. Improvement in growth, chlorophyll pigments and photosynthetic performance in salt-stressed plants of sunflower (*Helianthus annuus* L.) by foliar application of 5-aminolevulinic acid / N. A. Akram, M. Ashraf // Agrochimica. – 2011. – V. 55. – №. 2. – P. 94–104.

62. Aktas, H. Genotypic variation in the response of pepper to salinity / H. Aktas, K. Abak, I. Cakmak // Scientia horticulturae. – 2006. – V. 110. – №. 3. – P. 260–266.

63. Al Hassan, M. Effects of salt and water stress on plant growth and on accumulation of osmolytes and antioxidant compounds in cherry tomato / M. Al Hassan, M. Martinez Fuertes, F. J. Ramos Sanchez, O. Vicente, M. Boscaiu // Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca. – 2015. – V. 43. – №. 1. – P. 1–11.

64. Alaguero-Cordovilla, A. Morphological characterization of root system architecture in diverse tomato genotypes during early growth / A. Alaguero-Cordovilla, F. J. Gran-Gómez, S., Tormos-Moltó, J. M. Pérez-Pérez // International journal of molecular sciences. – 2018. – V. 19. – №. 12. – P. 3888.

65. Albaladejo, I. Unravelling the strategies used by the wild tomato species *Solanum pennellii* to confront salt stress: from leaf anatomical adaptations to molecular responses / I. Albaladejo, V. Meco, F. Plasencia, F. B. Flores, M. C. Bolarin, I. Egea // Environmental and Experimental Botany. – 2017. – V. 135. – P. 1–12.

66. Alfocea, F. P. Response of tomato cultivars to salinity / F. P. Alfocea, M. T. Estan, M. Caro, M. C. Bolarin // Plant and soil. – 1993. – V. 150. – P. 203–211.

67. Ali, A. A. M. Analysis of salinity tolerance in tomato introgression lines based on morpho-physiological and molecular traits / A. A. M. Ali, W. B. Romdhane,

M. Tarroum, M. Al-Dakhil, A. Al-Doss, A. A. Alsadon, A. Hassairi // *Plants*. – 2021. – V. 10. – №. 12. – P. 2594.

68. Ali, I. Leaf anatomical adaptations in some exotic species of *Eucalyptus* L'Hér.(Myrtaceae) / I. Ali, S. Q. Abbas, M. Hameed, N. Naz, S. A. R. A., Zafar, S. Kanwal // *Pakistan Journal of Botany*. – 2009. – V. 41. – №. 6. – P. 2717–2727.

69. Almeida, P. Differences in shoot Na⁺ accumulation between two tomato species are due to differences in ion affinity of HKT1;2 / P. Almeida // *Journal of Plant Physiology*. – 2014. – V. 171. – №. 6. – P. 438–447.

70. Alsadon, A. A. et al. Tomato under salinity stress: Correlation between growth and yield components and responsive genes / A. A. Alsadon, A. A. Ibrahim, M. A. Wahb-Allah, A. A. M. Ali, M. T. Sadler // *XIII International Symposium on Processing Tomato* 1081. – 2014. – P. 111–119.

71. Alsafari, S. A. Growth and anatomy of tomato (*Solanum lycopersicum* Mill.) cultivars marmande and oria under salinity stress / S. A. Alsafari, H. K. Galal, S. O. Bafeel // *Pak. J. Bot.* – 2019. – V. 51. – №. 4. – P. 1199–1207.

72. Altaf, M. A. Phytohormones mediated modulation of abiotic stress tolerance and potential crosstalk in horticultural crops / M. A. Altaf, R. Shahid, R. Kumar, M. M. Altaf, A. Kumar, L. U. Khan, S. Naz // *Journal of Plant Growth Regulation*. – 2023. – V. 42. – №. 8. – P. 4724–4750.

73. Al-Tardeh, S. Morphological and anatomical responses of two Palestinian tomato (*Solanum lycopersicon* L.) cultivars to salinity during seed germination and early growth stages / S. Al-Tardeh, N. Iraki // *African Journal of Biotechnology*. – 2013. – P. 42.

74. Alzahib, R. H. Assessment of morpho-physiological, biochemical and antioxidant responses of tomato landraces to salinity stress / R. H. Alzahib, H. M. Migdadi, A. A. Al Ghamdi, M. S. Alwahibi, A. A. Ibrahim, W. A. Al-Selwey // *Plants*. – 2021. – V. 10. – №. 4. – P. 696.

75. Amjad, M. Characterization of comparative response of fifteen tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) genotypes to NaCl stress / M. Amjad, J. Akhtar, M.

Anwar-ul-Haq, R. Ahmad, M. Zaid // Journal of Agricultural Science and Technology. – 2014. – V. 16. – №. 4. – P. 851–862.

76. Amthor, J. G. Stress responses in plants: Adaptation and acclimation mechanisms / J. S. Amthor, K. J. McCree // Ann. Botany. – 1990. – V. 12. – P. 1.

77. Anschütz, U. Going beyond nutrition: regulation of potassium homeostasis as a common denominator of plant adaptive responses to environment / U. Anschütz, D. Becker, S. Shabala // Journal of plant physiology. – 2014. – V. 171. – №. 9. – P. 670–687.

78. Arif, Y. Salinity induced physiological and biochemical changes in plants: An omic approach towards salt stress tolerance / Y. Arif, P., Singh, H. Siddiqui, A. Bajguz, S. Hayat // Plant Physiology and Biochemistry. – 2020. – V. 156. – P. 64–77.

79. Ashraf, M. Interactive effects of gibberellic acid (GA 3) and salt stress on growth, ion accumulation and photosynthetic capacity of two spring wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars differing in salt tolerance / M. Ashraf, F. Karim, E. Rasul // Plant growth regulation. – 2002. – V. 36. – P. 49–59.

80. Assimakopoulou, A. Growth, ion uptake, and yield responses of three indigenous small-sized greek tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) cultivars and four hybrids of cherry tomato under NaCl salinity stress / A. Assimakopoulou, K. Nifakos, I. Salmas, P. Kalogeropoulos // Communications in Soil Science and Plant Analysis. – 2015. – V. 46. – №. 18. – P. 2357–2377.

81. Babu, M. A., The effect of salinity on growth, hormones and mineral elements in leaf and fruit of tomato cultivar PKM1 / A. Babu, M. D. Singh, K. M. Gothandam // J. Anim. Plant Sci. – 2012. – V. 22. – P. 159–164.

82. Bacha, H. Impact of salt stress on morpho-physiological and biochemical parameters of *Solanum lycopersicum* cv. Microtom leaves / H. Bacha, M. Tekaya, S. Drine, F. Guasmi, L. Touil, H. Enneb, A. Ferchichi // South African Journal of Botany. – 2017. – V. 108. – P. 364–369.

83. Balasubramaniam, T. Plants' response mechanisms to salinity stress / T. Balasubramaniam, G. Shen, N. Esmaili, H. Zhang // *Plants*. – 2023. – V. 12. – №. 12. – P. 2253.
84. Balibrea, M. E. Carbon partitioning and sucrose metabolism in tomato plants growing under salinity / M. E. Balibrea, J. Dell'Amico, M. C. Bolarín, F. Pérez-Alfocea // *Physiologia Plantarum*. – 2000. – V. 110. – №. 4. – P. 503–511.
85. Bang, T. C. The molecular–physiological functions of mineral macronutrients and their consequences for deficiency symptoms in plants / T. C. de Bang, S. Husted, K. H. Laursen, D. P. Persson, J. K. Schjoerring // *New Phytologist*. – 2021. – V. 229. – №. 5. – P. 2446–2469.
86. Barage, M. Identificación de fuentes de tolerancia a la salinidad y al estrés hídrico en especies silvestres de la familia Cucurbitaceae / M. Barage // *Universitat Politècnica de València*. – 2002. – P. 52.
87. Baranova, E. N. Effects of NaCl, Na₂SO₄ and mannitol on utilization of storage protein and transformation of vacuoles in the cotyledons and seedling roots of alfalfa (*Medicago sativa* L.) / E. N. Baranova, I. A. Chaban, N. V. Kononenko, M. R. Khaliluev, N. K. Christov, A. A. Gulevich, E. G. Todorovska // *Russian Agricultural Sciences*. – 2011. – V. 37. – P. 11–19.
88. Baranova, E. N. Formation of atypical tubulin structures in plant cells as a nonspecific response to abiotic stress / E. N. Baranova, N. K. Christov, L. V. Kurenina, M. R. Khaliluev, E. G. Todorovska, E. A. Smirnova // *Bulgarian Journal of Agricultural Science*. – 2016. – V. 22. – №. 6. – P. 42.
89. Baranova, E. N. Ultrastructural organization of the domains in the cell nucleus of dicotyledonous and monocotyledonous plants under abiotic stress / E. N. Baranova, I. A. Chaban, N. V. Kononenko, M. R. Khaliluev, N. K. Christov, A. A. Gulevich, E. G. Todorovska // *Russian Agricultural Sciences*. – 2017. – V. 43. – P. 199–206.
90. Baranova, Y. N. Dark respiration rate of transgenic tomato plants expressing FeSOD1 gene under chloride and sulfate salinity / Y. N. Baranova, E. N.

Akanov, A. A. Gulevich, L. V. Kurenina, S. A. Danilova, M. R. Khaliluev // Russian Agricultural Sciences. – 2014. – V. 40. – №. 1. – P. 14–17.

91. Barrios-Masias, F. H. Advances in understanding vegetable physiology: root systems as the next frontier in improving sustainable vegetable production / F. H. Barrios-Masias, C. Lazcano, L. H. Espinoza // Achieving sustainable cultivation of vegetables. – 2019. – P. 3–34.

92. Barrios-Masias, F. H., Knipfer T., McElrone A. J. Differential responses of grapevine rootstocks to water stress are associated with adjustments in fine root hydraulic physiology and suberization / F. H. Barrios-Masias, T. Knipfer, A. J. McElrone // Journal of Experimental Botany. – 2015. – V. 66. – №. 19. – P. 6069–6078.

93. Basu, S. Regulation of nitro-oxidative homeostasis: An effective approach to enhance salinity tolerance in plants / S. Basu, G. Kumar // Plant Cell Reports. – 2024. – V. 43. – № 8. – P. 193.

94. Bates, L. S. Rapid determination of free proline for water-stress studies / L. S. Bates, R. P. A. Waldren, I. D. Teare // Plant and soil. – 1973. – V. 39. – P. 205–207.

95. Benjamin, J. J. Proteomics revealed distinct responses to salinity between the halophytes Suaeda maritima (L.) Dumort and Salicornia brachiata (Roxb) / J. J. Benjamin, B. Miras-Moreno, F. Araniti, H. Salehi, L. Bernardo, A. Parida, L. Lucini // Plants. – 2020. – V. 9. – №. 2. – P. 227.

96. Berger, B. Trait dissection of salinity tolerance with plant phenomics / B. Berger, B. De Regt, M. Tester // Plant salt tolerance: methods and protocols. – 2012. – P. 399–413.

97. Bhatia, P. Comparative performance of micropropagated and seed-grown tomato plants / P. Bhatia, N. Ashwath // Biologia plantarum. – 2004. – V. 48. – №. 4. – P. 625–628.

98. Bhusal, N. Evaluation of morphological, physiological, and biochemical traits for assessing drought resistance in eleven tree species / N. Bhusal, M. Lee, H.

Lee, A. Adhikari, A. R. Han, A. Han, H. S. Kim // Science of the Total Environment. – 2021. – V. 779. – P. 146466.

99. Blancaflor, E. B. Growth and microtubule orientation of *Zea mays* roots subjected to osmotic stress / E. B. Blancaflor, K. H. Hasenstein // International journal of plant sciences. – 1995. – V. 156. – №. 6. – P. 774–783.

100. Bogoutdinova, L. R. Characteristics of Root Cells during In Vitro Rhizogenesis under Action of NaCl in Two Tomato Genotypes Differing in Salt Tolerance / L. R. Bogoutdinova, E. N. Baranova, N. V. Kononenko, I. A. Chaban, L. N. Konovalova, A. A. Gulevich, E. M. Lazareva, M. R. Khaliluev // International Journal of Plant Biology. – 2023. – V. 14. – №. 1. – P. 104–119.

101. Bogoutdinova, L. R. Salt stress-induced structural changes are mitigated in transgenic tomato plants over-expressing superoxide dismutase / L. R. Bogoutdinova, E. M. Lazareva, I. A. Chaban, N. V. Kononenko, T. Dilovarova, M. R. Khaliluev, E. N. Baranova // Biology. – 2020. – V. 9. – №. 9. – P. 297.

102. Bonarota, M. S. Salt tolerance mechanisms in the *Lycopersicon* clade and their trade-offs / M. S. Bonarota, D. K. Kosma, F. H. Barrios-Masias // AoB Plants. – 2022. – V. 14. – №. 1. – P. Plab072.

103. Borbély, P. Changes in physiological and photosynthetic parameters in tomato of different ethylene status under salt stress: Effects of exogenous 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid treatment and the inhibition of ethylene signalling / P. Borbély, P. Poór, I. Tari // Plant Physiology and Biochemistry. – 2020. – V. 156. – P. 345–356.

104. Borek, S. Ultrastructural and enzymatic research on the role of sucrose in mobilization of storage lipids in germinating yellow lupine seeds / S. Borek, W. Ratajczak, L. Ratajczak // Plant science. – 2006. – V. 170. – №. 3. – P. 441–452.

105. Borghesi, E. Effects of salinity stress on carotenoids, anthocyanins, and color of diverse tomato genotypes / E. Borghesi, M. L. González-Miret, M. L. Escudero-Gilete, F. Malorgio, F. J. Heredia, A. J. Meléndez-Martínez // J. Agric. Food. Chem. – 2011. – №. 59. – P. 11676–11682.

106. Botella, M. A. Characterization and in situ localization of a salt-induced tomato peroxidase mRNA / M. A. Botella, M. A. Quesada, A. K. Kononowicz, R. A. Bressan, F. Pliego, P. M. Hasegawa, V. Valpuesta // *Plant Molecular Biology*. – 1994. – V. 25. – P. 105–114.
107. Boyer, J. S. Osmotic adjustment leads to anomalously low estimates of relative water content in wheat and barley / J. S. Boyer, R. A. James, R. Munns, T. A. Condon, J. B. Passioura // *Functional Plant Biology*. – 2008. – V. 35. – №. 11. – P. 1172–1182.
108. Bradford, K. J. Water relations in seed germination / K. J. Bradford // *Seed development and germination*. – Routledge. – 2017. – P. 351–396.
109. Burssens, S. Expression of cell cycle regulatory genes and morphological alterations in response to salt stress in *Arabidopsis thaliana* / S. Burssens, K. Himanen, B. Van de Cotte, T. Beeckman, M. Van Montagu, D. Inzé, N. Verbruggen // *Planta*. – 2000. – V. 211. – P. 632–640.
110. Cachorro, P. Absciscic acid and osmotic relations in *Phaseolus vulgaris* L. shoots under salt stress / P. Cachorro, R. Martínez, A. Ortiz, A. Cerdá // *Journal of plant growth regulation*. – 1995. – V. 14. – P. 99–104.
111. Campbell, M. T. Integrating image-based phenomics and association analysis to dissect the genetic architecture of temporal salinity responses in rice / M. T. Campbell, A. C. Knecht, B. Berger, C. J. Brien, D. Wang, H. Walia // *Plant physiology*. – 2015. – V. 168. – №. 4. – P. 1476–1489.
112. Cano, E. A. Evaluation of salt tolerance in cultivated and wild tomato species through in vitro shoot apex culture / E. A. Cano, F. Pérez-Alfocea, V. Moreno, M. Caro, M. C. Bolarín // *Plant Cell Tiss. Org. Cult.* – 1998. – №53. – P. 19–26.
113. Cárcamo, H. J. Mitigating effect of salicylic acid in the anatomy of the leaf of *Zea mays* L. lluteno ecotype from the Lluta Valley (Arica-Chile) under NaCl stress / H. J. Cárcamo, M. R. Bustos, F. E. Fernández, E. I. Bastías // *Idesia*. – 2012. – V. 30. – №3. – P. 55–63.
114. Cárcamo, H. J. Mitigating effect of salicylic acid in the anatomy of the leaf of *Zea mays* L. lluteno ecotype from the Lluta Valley (Arica-Chile) under NaCl

stress / H. J. Cárcamo, M. R. Bustos, F. E. Fernández, E. I. Bastías // *Idesia*. – 2012. – V. 30. – №. 3. – P. 55–63.

115. Chakma, P. Effects of salinity stress on seed germination and seedling growth of tomato / P. Chakma, M. M. Hossain, M. G. Rabbani // *J. Bangladesh Agric. Univ.* – 2019. – №17. – P. 490–499.

116. Chen, G. Effects of exogenous salicylic acid and abscisic acid on growth, photosynthesis and antioxidant system of rice / G. Chen, D. Zheng, N. Feng, H. Zhou, D. Mu, L. Liu, T. Li // *Chilean journal of agricultural research*. – 2022. – V. 82. – №1. – P. 21–32.

117. Chinnusamy, V. Understanding and improving salt tolerance in plants / V. Chinnusamy, A. Jagendorf, J. K. Zhu, Understanding and improving salt tolerance in plants // *Crop science*. – 2005. – V. 45. – №. 2. – P. 437–448.

118. Cho J. Y. Effects of salinity in nutrient solution after transplanting on the growth and fruit quality of aeroponically grown tomato / J. Y. Cho, S. J. Chung, B. S. Seo // *Journal of the Korean Society for Horticultural Science*. – 1996. – №. 37.

119. Christmann, A. Generation of active pools of abscisic acid revealed by in vivo imaging of water-stressed *Arabidopsis* / A. Christmann, T. Hoffmann, I. Teplova, E. Grill, A. Muller // *Plant physiology*. – 2005. – V. 137. – №. 1. – P. 209–219.

120. Čiamporová, M. The ultrastructural response of root cells to stressful conditions / M. Čiamporová, I. Mistrík // *Environmental and experimental botany*. – 1993. – V. 33. – №. 1. – P. 11–26.

121. Colin, L. The cell biology of primary cell walls during salt stress / L. Colin, F. Ruhnnow, J. K. Zhu, C. Zhao, Y. Zhao, S. Persson // *The plant cell*. – 2023. – V. 35. – №. 1. – P. 201–217.

122. Collings, D. A. Plant nuclei can contain extensive grooves and invaginations / D. A. Collings, C. N. Carter, J. C. Rink, A. C. Scott, S. E. Wyatt, N. S. Allen // *The Plant Cell*. – 2000. – V. 12. – №. 12. – P. 2425–2439.

123. Colmer. T. D. Interactive effects of Ca^{2+} and NaCl salinity on the ionic relations and proline accumulation in the primary root tip of *Sorghum bicolor* / T. D.

Colmer, T. W. M. Fan, R. M. Higashi, A. Läuchli // *Physiologia Plantarum*. – 1996. – V. 97. – №. 3. – P. 421–424.

124. Costan, A. Interactive effects of salinity and silicon application on *Solanum lycopersicum* growth, physiology and shelf-life of fruit produced hydroponically / A. Costan, A. Stamatakis, A. Chrysargyris, S. A. Petropoulos, N. Tzortzakis // *Journal of the Science of Food and Agriculture*. – 2020. – V. 100. – №. 2. – P. 732–743.

125. Cramer, G. R. Sodium-calcium interactions under salinity stress / G. R. Cramer // A. Läuchli, U. Lüttge eds. *Salinity: environment–plants–molecules*. – Dordrecht Springer Netherlands, 2002. – P. 205–227.

126. Cuartero J. et al. Increasing salt tolerance in the tomato / J. Cuartero, M.C. Bolarin, M.J. Asins, V. J. Moreno // *Exp. Bot.* – 2006. – №. 57. – P. 1045–1058.

127. Cuellar-Ortiz, S. M. Relationship between carbohydrate partitioning and drought resistance in common bean / S. M. Cuellar-ortiz, M. De La Paz Arrieta-Montiel, J. Acosta-gallegos, A. A. Covarrubias // *Plant, cell & environment*. – 2008. – V. 31. – №. 10. – P. 1399–1409.

128. Dariva, F. D. Evaluation of anatomical and physiological traits of *Solanum pennellii* Cor. associated with plant yield in tomato plants under water-limited conditions / F. D. Dariva, M. G. F. Copati, H. P. Pessoa, F. M. Alves, F. D. O. Dias, E. A. D. T. Picoli, C. Nick // *Scientific reports*. – 2020. – V. 10. – №. 1. – P. 16052.

129. de la Torre-González, A. Study of phytohormone profile and oxidative metabolism as key process to identification of salinity response in tomato commercial genotypes / A. de la Torre-González, E. Navarro-León, A. Albacete, B. Blasco, J. M. Ruiz // *Journal of plant physiology*. – 2017. – V. 216. – P. 164–173.

130. Del Valle, I. Soil organic matter attenuates the efficacy of flavonoid-based plant-microbe communication / I. Del Valle, T. M. Webster, H. Y. Cheng, J. E. Thies, A. Kessler, M. K. Miller, Z. T. Ball, K. R. MacKenzie, C. A. Masiello, J. J. Silberg, J. Lehmann // *Sci. Adv.* – 2020. – №. 6. – P. eaax8254.

131. Delfine, S. Consequences of salt stress on conductance to CO₂ diffusion, Rubisco characteristics and anatomy of spinach leaves / S. Delfine, A. Alvino, M. Zacchini, F. Loreto // *Functional Plant Biology*. – 1998. – V. 25. – №. 3. – P. 395–402.
132. Delorge, I. Fine tuning of trehalose biosynthesis and hydrolysis as novel tools for the generation of abiotic stress tolerant plants / I. Delorge, M. Janiak, S. Carpentier, P. Van Dijck // *Frontiers in plant science*. – 2014. – V. 5. – P. 86130.
133. Dhonukshe, P. Phospholipase D activation correlates with microtubule reorganization in living plant cells / P. Dhonukshe, A. M. Laxalt, J. Goedhart, T. W. Gadella, T. Munnik // *The Plant Cell*. – 2003. – V. 15. – №. 11. – P. 2666–2679.
134. Dimitrova, V. Effect of soil salinity on leaf anatomy and antioxidant defense in two *Lycium* species / V. Dimitrova, P. Petrov, M. Geneva, Y. Markovska // *Genetics and Plant Physiology*. – 2017. – V. 7. – №. 12. – P. 49–61.
135. Dogan, M. Salt resistance of tomato species grown in sand culture / M. Dogan, R.U.K.İ.Y.E. Tipirdamaz, Y. Demir // *Plant Soil Environ*. – 2010. – V. 7. – №. 56. – P. 499–507.
136. Dourado, P. R. M. Stomatal regulation and osmotic adjustment in sorghum in response to salinity / P. R. M. Dourado, E. R. de Souza, M. A. D. Santos, C. M. T. Lins, D. R. Monteiro, M. K. S. S. Paulino, B. Schaffer // *Agriculture*. – 2022. – V. 12. – №. 5. – P. 658.
137. Ebrahimi, R. Ion distribution measured by electron probe X-ray microanalysis in apoplastic and symplastic pathways in root cells in sunflower plants grown in saline medium / R. Ebrahimi, S. C. Bhatla // *Journal of Biosciences*. – 2012. – V. 37. – P. 713–721.
138. Elazab, D. In vitro culture studies for the mitigation of heavy metal stress in plants / Elazab, D., Lambardi, M., & Capuana, M. // *Plants*. – 2023. – V. 1237. – №. 19. – P. 3387.
139. El-Banna M. F. Exogenous application of proline mitigates deteriorative effects of salinity stress in NFT closed-loop system: An ultrastructural and physio-biochemical investigation on hydroponically grown tomato (*Solanum lycopersicon* L.) / M. F. El-Banna, A. Mosa // *Scientia Horticulturae*. – 2024. – V. 330. – P. 113061.

140. El-Banna, Y. Root Tip Meristematic Cell and Leaf Chloroplast Structure in Three Barley (*H. vulgare* L.) Genotypes Exposed to Salinity Stress / Y. El-Banna, T. Attia // *Cytologia*. – 1999. – V. 64. – №. 1. – P. 69–76.
141. Elkelish, A. A. Selenium protects wheat seedlings against salt stress-mediated oxidative damage by up-regulating antioxidants and osmolytes metabolism / A. A. Elkelish, M. H. Soliman, H. A. Alhaithloul, El- M. A. Esawi // *Plant Physiology and Biochemistry*. – 2019. – V. 137. – P. 144–153.
142. Fahlgren, N. Lights, camera, action: high-throughput plant phenotyping is ready for a close-up / N. Fahlgren, M. A. Gehan, I. Baxter // *Current opinion in plant biology*. – 2015. – V. 24. – P. 93–99.
143. Farber, M. Cytokinin activity increases stomatal density and transpiration rate in tomato / M. Farber, Z. Attia, D. Weiss // *Journal of Experimental Botany*. – 2016. – P. erw398.
144. Farghaly, F. A. The role of benzoic acid, gallic acid and salicylic acid in protecting tomato callus cells from excessive boron stress / F. A. Farghaly, H. K. Salam, A. M. Hamada, A. A. Radi // *Scientia Horticulturae*. – 2021. – V. 278. – P. 109867.
145. Fernández-García, N. Intrinsic water use efficiency controls the adaptation to high salinity in a semi-arid adapted plant, henna (*Lawsonia inermis* L.) / N. Fernández-García, E. Olmos, E. Bardisi, J. García-De la Garma, C. López-Berenguer, Rubio- J. S. Asensio // *Journal of Plant Physiology*. – 2014. – V. 171. – №. 5. – P. 64–75.
146. Flexas, J. Rapid variations of mesophyll conductance in response to changes in CO₂ concentration around leaves / J. Flexas, A. N. T. O. N. I. O. Diaz-espejo, J. Galmés, R. Kaldenhoff, H. Medrano, M. I. Q. U. E. L. Ribas-carbo // *Plant. Cell & Environment*. – 2007. – V. 30. – №. 10. – P. 1284–1298.
147. Flores, P. Influence of Nitrate Level on Nitrate Assimilation in Tomato (*Lycopersicon esculentum*) Plants under Saline Stress / P. Flores, M. Á. Botella, A. Cerdá, V. Martínez // *Canadian journal of botany*. – 2004. – V. 82. – №. 2. – P. 207–213.

148. Foolad, M. R. Current status of breeding tomatoes for salt and drought tolerance / M. R. Foolad // *Advances in molecular breeding toward drought and salt tolerant crops*. – 2007. – P. 669–700.
149. Foolad, M. R. Recent advances in genetics of salt tolerance in tomato // *Plant Cell, tissue and organ culture* / M. R. Foolad // – 2004. – V. 76. – P. 101–119.
150. Francis, D. Effects of psoralen on replicon size and mean rate of DNA synthesis in partially synchronised cells of *Pisum sativum* L / D. Francis, N. D. Davies, J. A. Bryant, P. Fitchett, R. Sibson, S. G. Hughes // *Experimental cell research*. – 1985. – V. 158. – №. 2. – P. 500–508.
151. Gama, P. B. S. Salt-induced stress effects on biomass, photosynthetic rate, and reactive oxygen species-scavenging enzyme accumulation in common bean / P. B. S. Gama, K. Tanaka, A. E. Eneji, A. E. Eltayeb, K. E. Siddig // *Journal of Plant Nutrition*. – 2009. – V. 32. – №. 5. – P. 837–854.
152. Gapinska, M. Salt-mediated changes in leaf mesophyll cells of *Lycopersicon esculentum* Mill. plants / M., Gapinska, S. Glinska // *Journal of Central European Agriculture*. – 2014.
153. Gapinska, M. Salt-mediated changes in leaf mesophyll cells of *Lycopersicon esculentum* Mill. plants / M. Gapinska, S. Glinska // *Journal of Central European Agriculture*. – 2014.
154. Gharbi, E. Comparison between the impacts of two different modes of salicylic acid application on tomato (*Solanum lycopersicum*) responses to salinity / E. Gharbi, S. Lutts, H. Dailly, M. Quinet // *Plant Signaling & Behavior*. – 2018. – V. 13. – №. 5. – P. e1469361.
155. Gharbi, E. Inhibition of ethylene synthesis reduces salt-tolerance in tomato wild relative species *Solanum chilense* / E. Gharbi, J. P. Martínez, H. Benahmed, G. Lepoint, B. Vanpee, M. Quinet, S. Lutts // *Journal of plant physiology*. – 2017a. – V. 210. – P. 24–37.
156. Gharbi, E. Phytohormone profiling in relation to osmotic adjustment in NaCl-treated plants of the halophyte tomato wild relative species *Solanum chilense* comparatively to the cultivated glycophyte *Solanum lycopersicum* / E. Gharbi, J. P.

Martínez, H. Benahmed, I. Hichri, P. I. Dobrev, V. Motyka, S. Lutts // Plant Science. – 2017. – V. 258. – P. 77–89.

157. Gharsallah, C. Effect of salt stress on ion concentration, proline content, antioxidant enzyme activities and gene expression in tomato cultivars / C. Gharsallah, H. Fakhfakh, D. Grubb, F. Gorsane // AoB Plants. – 2016. – V. 8. – P. plw055.

158. Ghosh, U. K. Proline, a multifaceted signalling molecule in plant responses to abiotic stress: understanding the physiological mechanisms / U. K. Ghosh, M. N. Islam, M. N. Siddiqui, X. Cao, M. A. R. Khan // Plant Biology. – 2022. – V. 24. – №. 2. – P. 227–239.

159. Giannakoula, A. E. The effect of water stress and salinity on growth and physiology of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mil.) / A. E. Giannakoula, I. F. Ilias // Archives of Biological Sciences. – 2013. – V. 65. – №. 2. – P. 611–620.

160. González-Cruz, J. Water-stress-induced thermotolerance of photosynthesis in bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants: The possible involvement of lipid composition and xanthophyll cycle pigments / J. González-Cruz, C. Pastenes // Environmental and Experimental Botany. – 2012. – V. 77. – P. 127–140.

161. González-Grande, P. Effect of salinity and seed salt priming on the physiology of adult plants of *Solanum lycopersicum* cv. 'Río Grande' / P. González-Grande, N. Suárez, O. Marín // Brazilian Journal of Botany. – 2020. – V. 43. – №. 4. – P. 775–787.

162. Grattan, S. R. Mineral Nutrient Acquisition and Response by Plants Grown in Saline Environments / S. R. Grattan, C. M. Grieve // Handbook of Plant and Crop Stress. Ed. Pessarakli – M. New York: Marcel Dekker, 1994. – P. 203–226.

163. Gummuluru, S. Jana S., Hobbs S. L. A. Genotypic variability in physiological characters and its relationship to drought tolerance in durum wheat / S. Gummuluru, S. Jana, S. L. A. Hobbs // Canadian Journal of Plant Science. – 1989. – V. 69. – №. 3. – P. 703–711.

164. Guo, W. Magnesium stress signaling in plant: Just a beginning / W. Guo, S. Chen, N. Hussain, Y. Cong, Z. Liang, K. Chen // Plant Signaling & Behavior. – 2015. – V. 10. – №. 3. – P. e992287.

165. Hairmansis, A. Image-based phenotyping for non-destructive screening of different salinity tolerance traits in rice / A. Hairmansis, B. Berger, M. Tester, S. J. Roy // *Rice*. – 2014. – V. 7. – P. 1–10.
166. Hameed, A. Effects of salinity stress on chloroplast structure and function. / A. Hameed, M. Z. Ahmed, T. Hussain, I. Aziz, N. Ahmad, B. Gul, B. L., Nielsen // *Cells*. – 2021. – V. 10. – №. 8. – P. 2023.
167. Hammer, Ø. Paleontological data analysis / Ø. Hammer, D. A. T. Harper // *Paleontological data analysis*. – John Wiley & Sons. – 2024. – P. 60–78.
168. Hare, P. Dissecting the Roles of Osmolyte Accumulation during Stress / P. Hare, W. Cress, J. Van Staden // *Plant, cell & environment*. – 1998. – V. 21. – №. 6. – P. 535–553.
169. Harris, B. N. A water-centred framework to assess the effects of salinity on the growth and yield of wheat and barley / B. N. Harris, V. O. Sadras, M. Tester // *Plant and Soil*. – 2010. – V. 336. – P. 377–389.
170. Hemavathi Upadhyaya, C. P. Enhanced ascorbic acid accumulation in transgenic potato confers tolerance to various abiotic stresses // C. P. Hemavathi Upadhyaya, N. Akula, K. E. Young, S. C. Chun, D. H. Kim, S. W. Park // *Biotechnology letters*. – 2010. – V. 32. – P. 321–330.
171. Hernandez-Espinoza, L. H. Physiological and anatomical changes in tomato roots in response to low water stress / L. H. Hernandez-Espinoza, F. H. Barrios-Masias // *Scientia Horticulturae*. – 2020. – V. 265. – P. 109208.
172. Hiang, D. Mitochondrial transcription termination factor 27 is required for salt tolerance in *Arabidopsis thaliana* / D. Hiang, J. Chen, Z. Zhang, X. Hou // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2021. – V. 22. – №. 3. – P. 1466.
173. Hochachka, P. W. Metabolic arrest and the control of biological time / P. W. Hochachka, M. Guppy // *Cambridge etc.: Harvard Univ. Press*. – 1987. – P. 69–75.
174. Holligan, M. Routine analysis by gas–liquid chromatography of soluble carbohydrates in extracts of plant tissues: i. a review of techniques used for the separation, identification and estimation of carbohydrates by gas–liquid

chromatography / M. Holligan // *New Phytologist*. – 1971. – V. 70. – №. 2. – P. 239–269.

175. Horie, T. Salinity tolerance mechanisms in glycophytes: An overview with the central focus on rice plants / T. Horie, I. Karahara, M. Katsuhara // *Rice*. – 2012. – V. 5. – №. 1. – P. 1–18.

176. Hossain, M. A. Responses of glutamine synthetase-glutamate synthase cycle enzymes in tomato leaves under salinity stress / M. A. Hossain, M. K. Uddin, M. R. Ismail, M. Ashrafuzzaman // *International journal of agriculture & biology*. – 2012. – P. 509–515.

177. Huang, C. Growth, yield and fruit quality of cherry tomato irrigated with saline water at different developmental stages / C. Huang, F. Peng, Q. You, X. Xue, T. Wang, J. Liao // *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B—Soil & Plant Science*. – 2016. – V. 66. – №. 4. – P. 317–324.

178. Hurst, A. C. Effects of salinity, high irradiance, ozone, and ethylene on mode of photosynthesis, oxidative stress and oxidative damage in the C3/CAM intermediate plant *Mesembryanthemum crystallinum* L / A. C. Hurst, T. E. E. Grams, R. Ratajczak // *Plant, Cell & Environment*. – 2004. – V. 27. – №. 2. – P. 187–197.

179. Isayenkov, S.V. Plant salinity stress: many unanswered questions remain / S. V. Isayenkov, F. J. M., Maathuis // *Frontiers in plant science*. – 2019. – V. 10. – P. 80.

180. Islam, F. Priming-induced antioxidative responses in two wheat cultivars under saline stress / F. Islam, T. Yasmeen, S. Ali, B. Ali, M. A. Farooq, R. A. Gill // *Acta Physiologiae Plantarum*. – 2015. – V. 37. – P. 1–12.

181. James, R. A., Infrared thermography in plant phenotyping for salinity tolerance / R. A. James, X. R. R. Sirault // *Plant salt tolerance: methods and protocols*. – 2012. – P. 173–189.

182. Javeed, H. M. R. Potential utilization of diluted seawater for the cultivation of some summer vegetable crops: Physiological and nutritional implications / H. M. R. Javeed, X. Wang, M. Ali, F. Nawaz, R. Qamar, A. U. Rehman, I. A. Ismail // *Agronomy*. – 2021. – V. 11. – №. 9. – P. 1826.

183. Jha, U. C. Salinity stress response and 'omics' approaches for improving salinity stress tolerance in major grain legumes / U. C. Jha, A. Bohra, R. Jha, S. K. Parida // *Plant cell reports*. – 2019. – V. 38. – P. 255–277.
184. Ji, H. The salt overly sensitive (SOS) pathway: established and emerging roles / H. Ji, J. M. Pardo, G. Batelli, M. J. Van Oosten, R. A. Bressan, X. Li // *Mol. Plant*. – 2013. – V. 6. – P. 275–286.
185. Jiang, L. Biogenesis of the protein storage vacuole crystalloid / L. Jiang // *The Journal of cell biology*. – 2000. – V. 150. – №. 4. – P. 755–770.
186. Jones, R. A. High salt tolerance potential in *Lycopersicon* species during germination / R. A. Jones // *Euphytica*. – 1986. – V. 35. – P. 575–582.
187. Jung, J. K. H. Getting to the roots of it: genetic and hormonal control of root architecture / J. K. H. Jung, S. McCouch // *Frontiers in plant science*. – 2013. – V. 4. – P. 186.
188. Kader, M. A. Cytosolic calcium and pH signaling in plants under salinity stress / M. A. Kader, S. Lindberg // *Plant signaling & behavior*. – 2010. – V. 5. – №. 3. – P. 233–238.
189. Kahlaoui, B. Effects of saline water on tomato under subsurface drip irrigation: nutritional and foliar aspects / B. Kahlaoui, M. Hachicha, S. Rejeb, M. N. Rejeb, B. Hanchi, E. Misle // *Journal of soil science and plant nutrition*. – 2011. – V. 11. – №. 1. – P. 69–86.
190. Kaplan, F. Exploring the temperature-stress metabolome of *Arabidopsis* / F. Kaplan, J. Kopka, D. W. Haskell, W. Zhao, K. C. Schiller, N. Gatzke, C. L. Guy // *Plant physiology*. – 2004. – V. 136. – №. 4. – P. 4159–4168
191. Kaveh, H. How salinity affect germination and emergence of tomato lines / H. Kaveh // *Journal of Biological and Environmental Sciences*. – 2011. – V. 5. – №. 15.
192. Kavi Kishor, P. B. Uptake and Transport in Higher Plants: Its Implications in Plant Growth and Abiotic Stress Tolerance / P. B. Kavi Kishor, S. Sangam, R. N. Amrutha, P. S. Laxmi, K. R. Naidu, K. S. Rao, N. Sreenivasulu // *Current science*. – 2005. – P. 424–438.

193. Khavari-Nejad, R. A. Effects of NaCl on photosynthetic pigments, saccharides, and chloroplast ultrastructure in leaves of tomato cultivars / R. A. Khavari-Nejad, Y. Mostofi // *Photosynthetica*. – 1998. – V. 35. – №. 1. – P. 151–154.
194. Khorobrykh, A. Hydrogen peroxide and superoxide anion radical photoproduction in PSII preparations at various modifications of the water-oxidizing complex / A. Khorobrykh // *Plants*. – 2019. – V. 8. – №. 9. – P. 329.
195. Kiani, R. Polyphenols, flavonoids, and antioxidant activity involved in salt tolerance in wheat, *Aegilops cylindrica* and their amphidiploids / R. Kiani, A. Arzani, S. A. M. Mirmohammady Maibody // *Frontiers in plant science*. – 2021. – V. 12. – P. 646221.
196. Kiani-Pouya, A. Stomatal traits as a determinant of superior salinity tolerance in wild barley / A. Kiani-Pouya, F. Rasouli, B. Rabbi, Z. Falakboland, M. Yong, Z. H. Chen, S. Shabala // *Journal of Plant Physiology*. – 2020. – V. 245. – P. 153108.
197. Knapp, S. The tomato (*Solanum lycopersicum* L., Solanaceae) and its botanical relatives / S. Knapp, I. E. Peralta // *The tomato genome*. – 2016. – P. 7–21.
198. Knipfer, T. Water uptake by seminal and adventitious roots in relation to whole-plant water flow in barley (*Hordeum vulgare* L.) / T. Knipfer, W. Fricke // *Journal of experimental botany*. – 2011. – V. 62. – №. 2. – P. 717–733.
199. Koyro, H. W. Ultrastructural and physiological changes in root cells of *Sorghum* plants (*Sorghum bicolor* × *S. sudanensis* cv. Sweet Sioux) induced by NaCl / H. W. Koyro // *Journal of Experimental Botany*. – 1997. – V. 48. – №. 3. – P. 693–706.
200. Krasensky, J. salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks / J. Krasensky, C. Jonak // *Journal of experimental botany*. – 2012. – V. 63. – №. 4. – P. 1593–1608.
201. Kumar, A. Assessment of NaCl-induced stress in tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) / A. Kumar, J. Kumar, M. Shamim, M. Kumar, K. Jain, A. Kumar // *European Journal of Medicinal Plants*. – 2021. – V. 32. – №. 3. – P. 41–47.

202. Kusvuran, S. Antioxidant enzyme activities and abiotic stress tolerance relationship in vegetable crops / S. Kusvuran, S. Kiran, S. S. Ellialtioglu // Abiotic and biotic stress in plants—recent advances and future perspectives. – 2016. – P. 481–506.
203. Kuzmenko, A. N. Modifikatsiya metodiki kolichestvennogo opredeleniya flavonoidov v trave zolotarnika kanadskogo (*Solidago canadensis*) / A. N. Kuzmenko, O. V. Nesterova, F. S. Suleymanova, A. A. Matushin, I. I. Krasnyuk // Vestn. Mosk. Univ. Ser. 2. Khimiya. – 2019. – T. 60. – P. 49–54.
204. Lawlor D. W. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants / D. W. Lawlor, G. Cornic // Plant, cell & environment. – 2002. – V. 25. – №. 2. – P. 275–294.
205. Lazareva, E. M. Time and cell cycle dependent formation of heterogeneous tubulin arrays induced by colchicine in *Triticum aestivum* root meristem / E. M. Lazareva, V. Y. Polyakov, Y. S. Chentsov, E. A. Smirnova // Cell biology international. – 2003. – V. 27. – №. 8. – P. 633–646.
206. Li, J. Seedling salt tolerance in tomato / J. Li, L. Liu, Y. Bai, P. Zhang, R. Finkers, Y. Du, A. W. van Heusden // Euphytica. – 2011. – V. 178. – P. 403–414.
207. Lichtenthaler, H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes / H. K. Lichtenthaler // Methods in enzymology. – Academic Press, 1987. – V. 148. – P. 350–382.
208. Linder, T. A family of putative transcription termination factors shared amongst metazoans and plants / T. Linder, C. B. Park, J. Asin-Cayuela, M. Pellegrini, N. G. Larsson, M. Falkenberg, C. M. Gustafsson // Current genetics. – 2005. – V. 48. – P. 265–269.
209. Liu, X. QTLs for stomatal and photosynthetic traits related to salinity tolerance in barley / X. Liu, Y. Fan, M. Mak, M. Babla, P. Holford, F. Wang, G. Chen, G. Scott, G. Wang, S. Shabala, M. Zhou, Z. H. Chen // BMC genomics. – 2017. – V. 18. – №. 1. – P. 9.
210. Loudari, A. Salt stress affects mineral nutrition in shoots and roots and chlorophyll a fluorescence of tomato plants grown in hydroponic culture / A. Loudari,

C. Benadis, R. Naciri, A. Soulaïmani, Y. Zeroual, Gharous, A. Oukarroum // *Journal of Plant Interactions*. – 2020. – V. 15. – №. 1. – P. 398–405.

211. Loukehaich, R. Identifying multiple physiological responses associated with salinity tolerance for evaluating three tomato cultivars selected from Moroccan territory / R. Loukehaich, M. Elyachoui, N., Belhabib, A. Douira // *J. Anim. Plant Sci.* – 2011. – V. 21. – №. 1. – P. 1219–1231.

212. Lovelli, S. Specific root length and diameter of hydroponically-grown tomato plants under salinity / S. Lovelli, M. Perniola, T. Di Tommaso, R. Bochicchio, M. Amato // *Journal of Agronomy*. – 2012. . – P. 2069.

213. Ludwiczak, A. Osmotic stress or ionic composition: Which affects the early growth of crop species more? / A. Ludwiczak, M. Osiak, S. Cárdenas-Pérez, S. Lubińska-Mielińska, A. Piernik // *Agronomy*. – 2021. – V. 11. – №. 3. – P. 435.

214. Machado, R. M. A. Soil salinity: effect on vegetable crop growth. management practices to prevent and mitigate soil salinization / R. M. A. Machado, R. P. Serralheiro // *Horticulturae*. – 2017. – №. 2. – P. 30.

215. Maeda, S. K. Effect of salinity on photosynthesis and distribution of photosynthates in the Japanese tomato ‘CF momotaro york’ and the Dutch tomato ‘Endeavour’ with low node-order pinching and a high-density planting system / K. Maeda, M. Johkan, S. Tsukagoshi, T. Maruo // *The Horticulture Journal*. – 2020. – V. 89. – №. 4. – P. 454–459.

216. Maggio, A. Salt stress response in tomato beyond the salinity tolerance threshold / A. Maggio, G. Raimondi, A. Martino, S. De Pascale // *Environmental and Experimental Botany*. – 2007. – V. 59. – №. 3. – P. 276–282.

217. Mäkelä, P. Effect of glycinebetaine on chloroplast ultrastructure, chlorophyll and protein content, and RuBPCO activities in tomato grown under drought or salinity / P. Mäkelä, J. Kärkkäinen, S. Somersalo // *Biologia Plantarum*. – 2000. – V. 43. – P. 471–475.

218. Manai, J. Redox and nitric oxide homeostasis are affected in tomato (*Solanum lycopersicum*) roots under salinity-induced oxidative stress / J. Manai, H.

Gouia, F. J. Corpas // *Journal of Plant Physiology*. – 2014. – V. 171. – №. 12. – P. 1028–1035.

219. Manan, A. Salinity Induced Deleterious Effects on Biochemical and Physiological Processes of Tomato / A. Manan, C. M. Ayyub, R. Ahmad, M. A. Bukhari, Z. Mustafa // *Pakistan Journal of Life & Social Sciences*. – 2016. – V. 14. – №. 2. – P. 78.

220. Mao, F. Characterization of EvaGreen and the implication of its physicochemical properties for qPCR applications / F. Mao, W. Y. Leung, X. Xin // *BMC biotechnology*. – 2007. – V. 7. – P. 1–16.

221. Marsic, N. K. Photosynthetic traits of plants and the biochemical profile of tomato fruits are influenced by grafting, salinity stress, and growing season / N. K. Marsic, D. Vodnik, M. Mikulic-Petkovsek, R. Veberic, H. Sircelj // *Jurnal of agricultural and food chemistry*. – 2018. – V. 66. – №. 22. – P. 5439–5450.

222. Martínez J. P. NaCl alleviates polyethylene glycol-induced water stress in the halophyte species *Atriplex halimus* L / J. P. Martínez, J. M. Kinet, M. Bajji, S. Lutts // *Journal of Experimental Botany*. – 2005. – V. 56. – №. 419. – P. 2421–2431.

223. Martínez, J. P. Salt stress differently affects growth, water status and antioxidant enzyme activities in *Solanum lycopersicum* and its wild relative *Solanum chilense* / J. P. Martínez, A. Antúnez, H. Araya, R. Pertuzé, L. Fuentes, X. C. Lizana, S. Lutts // *Australian Journal of Botany*. – 2014. – V. 62. – №. 5. – P. 359–368.

224. Masmoudi, F. Halotolerant *Bacillus spizizenii* FMH45 promoting growth, physiological, and antioxidant parameters of tomato plants exposed to salt stress / F. Masmoudi, S. Tounsi, C. A. Dunlap, M. Trigui // *Plant Cell Reports*. – 2021. – V. 40. – №. 7. – P. 1199–1213.

225. Meidner, H. The role of water in plants / H. Meidner, D. W. Sheriff // *Water and Plants*. New York: John Wiley & Sons. – 1976. – P. 128–135.

226. Meza, S. L. Traditional tomato varieties improve fruit quality without affecting fruit yield under moderate salt stress / S. L. Meza, I. Egea, I. L. Massaretto, B., Morales, E. Purgatto, J. M. Egea-Fernández, F. B. Flores, // *Frontiers in plant science*. – 2020. – V. 11. – P. 587754.

227. Mierziak, J. Flavonoids as important molecules of plant interactions with the environment / J. Mierziak, K. Kostyn, A. Kulma // *Molecules*. – 2014. – V. 19. – №. 10. – P. 16240–16265.
228. Misra, A. N. The xanthophyll cycle activity in kidney bean and cabbage leaves under salinity stress / A. N. Misra, D. Latowski, K. Strzalka // *Russian Journal of Plant Physiology*. – 2006. – V. 53. – №. 1. – P. 102–109.
229. Mittova, V. Salinity up-regulates the antioxidative system in root mitochondria and peroxisomes of the wild salt-tolerant tomato species *Lycopersicon pennellii* / V. Mittova, M. Guy, M. Tal, M. Volokita // *Journal of experimental botany*. – 2004. – V. 55. – №. 399. – P. 1105–1113.
230. Miyake, H. Ultrastructural effects of salinity stress in higher plants / H. Miyake, S. Mitsuya, M. D. S. Rahman // *Abiotic stress tolerance in plants*. – 2006. – P. 215–226.
231. Moles, T. M. Differential effects of sodium chloride on germination and post-germination stages of two tomato genotypes / T. M. Moles, L. Guglielminetti, T. H. Reyes // *Scientia Horticulturae*. – 2019. – V. 257. – P. 108730.
232. Moles, T. M. Drought induced changes of leaf-to-root relationships in two tomato genotypes / T. M. Moles, L. Mariotti, L. F. De Pedro, L. Guglielminetti, P. Picciarelli, A. Scartazza // *Plant Physiology and Biochemistry*. – 2018. – V. 128. – P. 24–31.
233. Mostofa, M. G. Potassium in plant physiological adaptation to abiotic stresses / M. G. Mostofa, M. M. Rahman, T. K. Ghosh, A. H. Kabir, M. Abdelrahman, M. A. R. Khan, L. S. P. Tran // *Plant Physiology and Biochemistry*. – 2022. – V. 186. – P. 279–289.
234. Mukhopadhyay, R. Soil salinity under climate change: Challenges for sustainable agriculture and food security / R. Mukhopadhyay, B. Sarkar, H. S. Jat, P. C. Sharma, N. S. Bolan, // *Journal of Environmental Management*. – 2021. – V. 280. – P. 111736.
235. Munns, R. Mechanisms of salinity tolerance / R. Munns, M. Tester // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2008. – V. 59. – P. 651–681.

236. Munns, R. Tissue tolerance: an essential but elusive trait for salt-tolerant crops / R. Munns, R. A. James, M. Gilliam, T. J. Flowers, T. D. Colmer // *Functional Plant Biology*. – 2016. – V. 43. – №. 12. – P. 1103–1113.

237. Murashige, T. A revised medium for rapid growth and bio assays with tobacco tissue cultures / T. Murashige, F. Skoog // *Physiologia plantarum*. – 1962. – V. 15. – №. 3.

238. Muzolf, M. pH - dependent radical scavenging capacity of green tea catechins / M. Muzolf, H. Szymusiak, A. Gliszczyńska-Świgło, I. M. Rietjens, B. E. Tyrakowska // *Journal of agricultural and food chemistry*. – 2008. – V. 56. – №. 3. – P. 816–823.

239. Navada, S. Biofilms remember: osmotic stress priming as a microbial management strategy for improving salinity acclimation in nitrifying biofilms / S. Navada, O. Vadstein, F. Gaumet, A. K. Tveten, C. Spanu, Ø. Mikkelsen, J. Kolarevic // *Water Research*. – 2020. – V. 176. – P. 115732.

240. Navarro, A. Effects of sodium chloride on water potential components, hydraulic conductivity, gas exchange and leaf ultrastructure of *Arbutus unedo* plants / A. Navarro, S. Bañón, E. Olmos, M. J. Sánchez-Blanco // *Plant Science*. – 2007. – V. 172. – №. 3. – P. 473–480.

241. Navrot, N. Reactive oxygen species generation and antioxidant systems in plant mitochondria / N. Navrot, N. Rouhier, E. Gelhaye, J. P. Jacquot // *Physiologia Plantarum*. – 2007. – V. 129. – №. 1. – P. 185–195.

242. Nawaz, K. Morphological, physiological and biochemical aspects / K. Nawaz, K. Hussain, A. Majeed, F. Khan, S. Afghan, K. Ali // *African Journal of Biotechnology*. – 2010. – V. 9. – №. 34.

243. Neang, S. Tissue-specific expression analysis of Na⁺ and Cl⁻ transporter genes associated with salt removal ability in rice leaf sheath / S. Neang, I. Goto, N. S. Skoulding, J. A. Cartagena, M. Kano-Nakata, A. Yamauchi, S. Mitsuya // *BMC Plant Biology*. – 2020. – V. 20. – P. 1–13.

244. Nebauer, S. G. Differences in photosynthetic performance and its correlation with growth among tomato cultivars in response to different salts / S. G.

Nebauer, M. Sánchez, L. Martínez, Y. Lluch, B. Renau-Morata, R. V. Molina // *Plant Physiology and Biochemistry*. – 2013. – V. 63. – P. 61–69.

245. Negrão, S. Evaluating physiological responses of plants to salinity stress / S. Negrão, S. M. Schmöckel, M. Tester // *Annals of botany*. – 2017. – V. 119. – №. 1. – P. 1–11.

246. Netondo, G. W, Sorghum and salinity: II. Gas exchange and chlorophyll fluorescence of sorghum under salt stress / G. W. Netondo, J. C. Onyango, E. Beck // *Crop science*. – 2004. – V. 44. – №. 3. – P. 806–811.

247. Nguyen, T. H. A Promoter Collection for Cell-Targeted Analysis Within the Stomatal Complex / T. H. Nguyen, J. Krasauskas, T. B. A. Nguyen, A., Noureen, M. Smedley, J. M. Christie, P. Hundleby // *Plant Direct*. – 2025. – V. 9. – №. 2. – P. e70045.

248. Niakan, M. Effects of foliar spraying kinetin on growth parameters and photosynthesis of tomato under different levels of drought stress / M. Niakan, A. Ahmadi // *Biology Department Islamic Azad University Gorgan Branch*. – 2014. – C. 939–947.

249. Noreen, S. Exogenous application of salicylic acid enhances antioxidative capacity in salt stressed sunflower (*Helianthus annuus* L.) plants / S. Noreen, M. Ashraf, M. Hussain, A. Jamil // *Pak. J. Bot.* – 2009. – V. 41. – №. 1. – P. 473–479.

250. Onelli, E. Microtubules play a role in trafficking prevacuolar compartments to vacuoles in tobacco pollen tubes / E. Onelli, M. Scali, M. Caccianiga, N. Stroppa, P. Morandini, G. Pavesi, A. Moscatelli // *Royal Society Open Biology*. – 2018. – V. 8. – №. 10. – P. 180078.

251. Pailles, Y. Diverse traits contribute to salinity tolerance of wild tomato seedlings from the Galapagos Islands/ Y. Pailles, M. Awlia, M. Julkowska, L. Passone, K. Zemmouri, S. Negrão, M. Tester // *Plant physiology*. – 2020. – V. 182. – №. 1. – P. 534–546.

252. Parida, A. K. Effects of salt on growth, ion accumulation, photosynthesis and leaf anatomy of the mangrove, *Bruguiera parviflora* / A. K. Parida, A. B. Das, B. Mitra // *Trees*. – 2004. – V. 18. – №. 2. – P. 167–174.
253. Parida, A. K. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review / A. K. Parida, A. B. Das // *Ecotoxicology and environmental safety*. – 2005. – V. 60. – №. 3. – P. 324–349.
254. Park, H. J. A new insight of salt stress signaling in plant / H. J. Park, W. Y. Kim, D. J. Yun // *Mol. Cells*. – 2016. – V. 39. – P. 447–459.
255. Parvin, K. Quercetin mediated salt tolerance in tomato through the enhancement of plant antioxidant defense and glyoxalase systems / K. Parvin, M. Hasanuzzaman, M. B. Bhuyan, S. M. Mohsin, M. Fujita // *Plants*. – 2019. – V. 8. – №. 8. – P. 247.
256. Pedranzani, H. Salt tolerant tomato plants show increased levels of jasmonic acid / H. Pedranzani, G. Racagni, S. Alemano, O. Miersch, I. Ramírez, H. Peña-Cortés, G. Abdala // *Plant Growth Regulation*. – 2003. – V. 41. – P. 149–158.
257. Peralta, I. E. New species of wild tomatoes (*Solanum* section *Lycopersicon*: *Solanaceae*) from Northern Peru / I. E. Peralta, S. Knapp, D. M. Spooner // *Systematic botany*. – 2005. – V. 30. – №. 2. – P. 424–434.
258. Poljakoff-Mayber, A. Morphological and anatomical changes in plants as a response to salinity stress / A. Poljakoff-Mayber // *Plants in saline environments*. – Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1975. – P. 97–117.
259. Popova, L. Involvement of abscisic acid in photosynthetic process in *Hordeum vulgare* L. during salinity stress // *Journal of Plant Growth Regulation* / L. P. Popova, Z. G. Stoinova, L. T. Maslenkova // *Journal of plant growth regulation*. – 1995. – V. 14. – P. 211–218.
260. Prazeres, A. R. Growth and development of tomato plants *Lycopersicon Esculentum* Mill. under different saline conditions by fertirrigation with pretreated cheese whey wastewater / A. R. Prazeres, F. Carvalho, J. Rivas, M. Patanita, J. Dôres // *Water science and technology*. – 2013. – V. 67. – №. 9. – P. 2033–2041.

261. Puvanitha, S. Effect of salinity on plant height, shoot and root dry weight of selected rice cultivars / S. Puvanitha, S. Mahendran // *Scholars Journal of Agriculture and Veterinary Sciences*. – 2017. – V. 4. – №. 4. – P. 126–131.
262. Rahman, S. Effects of exogenous glycinebetaine on growth and ultrastructure of salt-stressed rice seedlings (*Oryza sativa* L.) / S. Rahman, H. Miyake, Y. Takeoka // *Plant Production Science*. – 2002. – №1. – P. 33–44.
263. Rahman, S. Salinity-induced ultrastructural alterations in leaf cells of rice (*Oryza sativa* L.) / S. Rahman, T. Matsumuro, H. Miyake, Y. Takeoka // *Plant Production Science*. – 2000. – V. 3. – №. 4. – P. 422–429.
264. Raldugina, G. N. Heterologous *codA* gene expression leads to mitigation of salt stress effects and modulates developmental processes / G. N. Raldugina, L. R. Bogoutdinova, O. V. Shelepova, V. V. Kondrateva, E. V. Platonova, T. L. Nechaeva, E. N. Baranova // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2023. – V. 24. – №. 18. – P. 13998.
265. Rao, A. Q. Genomics of salinity tolerance in plants / A. Q. Rao, S. Ud Din, S. Akhtar, M. B. Sarwar, M. Ahmed, B. Rashid, T. Husnain // *Plant Genomics*. – 2016. – V. 2016. – P. 273–299.
266. Rasouli, F. Salinity effects on guard cell proteome in *Chenopodium quinoa* / F. Rasouli, A. Kiani-Pouya, L. Shabala, L. Li, A. Tahir, M. Yu, R. Hedrich, Z. Chen, R. Wilson, // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2021. – V. 22. – №. 1. – P. 428.
267. Ratnakar, A. Effect of sodium chloride salinity on seed germination and early seedling growth of *Trigonella foenum-graecum* L. Var. Peb / A. Ratnakar, A. Rai // *Octa Journal of Environmental Research*. – 2013. – V. 1. – №. 4. – P. 69.
268. Reynolds, E. S. The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy / E. S., Reynolds // *The Journal of cell biology*. – 1963. – V. 17. – №. 1. – P. 208.
269. Rodriguez, P. Effects of salinity on growth, shoot water relations and root hydraulic conductivity in tomato plants / P. Rodriguez, J. Dell'Amico, D.

Morales, M. S. Blanco, J. J. Alarcón // The Journal of Agricultural Science. – 1997. – V. 128. – №. 4. – P. 439–444.

270. Rodríguez-Ortega, W. M. Agricultural and physiological responses of tomato plants grown in different soilless culture systems with saline water under greenhouse conditions / W. M. Rodríguez-Ortega, V. Martínez, M. Nieves, I. Simón, V. Lidón, J. C. Fernandez-Zapata, F. García-Sánchez // Scientific reports. – 2019. – V. 9. – №. 1. – P. 6733.

271. Roşca, M. Tomato responses to salinity stress: From morphological traits to genetic changes / M. Roşca, G. Mihalache, V. Stoleru // Frontiers in plant science. – 2023. – V. 14. – P. 1118383.

272. Routaboul, J. M. Flavonoid diversity and biosynthesis in seed of *Arabidopsis thaliana* / J. M. Routaboul, L. Kerhoas, I. Debeaujon, L. Pourcel, M. Caboche, J. Einhorn, L. Lepiniec // Planta. – 2006. – V. 224. – P. 96–107.

273. Saddiq, M. S. Effect of salinity stress on physiological changes in winter and spring wheat / M. S. Saddiq, S. Iqbal, M. B. Hafeez, A. M. Ibrahim, A. Raza, E. M. Fatima, L. F. Ciarmiello // Agronomy. – 2021. – V. 11. – №. 6. – P. 1193

274. Saddiq, M. S. Sodium exclusion is a reliable trait for the improvement of salinity tolerance in bread wheat / M. S. Saddiq, I. Afzal, S. M. Basra, Z. Ali, A. M. Ibrahim // Archives of Agronomy and Soil Science. – 2018. – V. 64. – №. 2. – P. 272–284.

275. Salim, N. Nutrient use efficiency (NUE) for sustainable wheat production: A review / N. Salim, A. Raza // Journal of Plant Nutrition. – 2020. – V. 43. – №. 2. – P. 297–315.

276. Sam, O. Changes in tomato leaves induced by NaCl stress: leaf organization and cell ultrastructure / O. Sam, C. Ramírez, M. J. Coronado, P. S. Testillano, M. D. C. Risueño // Biologia plantarum. – 2003. – V. 47. – №. 3. – P. 361–366.

277. Samanta, A. Roles of flavonoids in plants / A. Samanta, G. Das, S. K. Das // Carbon. – 2011. – V. 100. – №. 6. – P. 12–35.

278. Samarajeewa, P. K. Cortical cell death, cell proliferation, macromolecular movements and rTip1 expression patterns in roots of rice (*Oryza sativa* L.) under NaCl stress / P. K. Samarajeewa, R. A. Barrero, C. Umeda-Hara, M. Kawai, H. Uchimiya // *Planta*. – 1999. – V. 207. – P. 354–361.
279. Sánchez-Aguayo, I. Salt stress enhances xylem development and expression of S-adenosyl-L-methionine synthase in lignifying tissues of tomato plants / I. Sánchez-Aguayo, J. M. Rodríguez-Galán, R. García, J. Torreblanca, J. M. Pardo // *Planta*. – 2004. – V. 220. – P. 278–285.
280. Sanchez-Blanco, M. Salinity effects on water relations in *Lycopersicon esculentum* and its wild salt-tolerant relative species *L. pennellii* / M. J. Sanchez-Blanco, M. C. Bolarin, J. J. Alarcón, A. Torrecillas // *Physiologia Plantarum*. – 1991. – V. 83. – №. 2. – P. 269–274.
281. Saranga, Y. Breeding tomatoes for salt tolerance: field evaluation of *Lycopersicon* germplasm for yield and dry matter production / Y. Saranga, D. Zamir, A. Marani, J. Rudich // *Journal of the American Society for Horticultural Science*. – 1991. – T. 116. – P. 1067–1071.
282. Scandalios, J. G. Oxygen stress and superoxide dismutases / J. G. Scandalios // *Plant physiology*. – 1993. – V. 101. – №. 1. – P. 7.
283. Shabala, L. Oxidative stress protection and stomatal patterning as components of salinity tolerance mechanism in quinoa (*Chenopodium quinoa*) / L. Shabala, A. Mackay, Y. Tian, S. E. Jacobsen, D. Zhou, S. Shabala // *Physiologia Plantarum*. – 2012. – V. 146. – №. 1. – P. 26–38.
284. Shabala, S. Genotypic difference in salinity tolerance in quinoa is determined by differential control of xylem Na (+) / S. Shabala, Y. Hariadi, S. E. Jacobsen // *Journal of plant physiology*. – 2013. – V. 170. – №. 10. – P. 906–914.
285. Shabala, S. Potassium transport and plant salt tolerance / S. Shabala, T. A. Cuin // *Physiologia plantarum*. – 2008. – V. 133. – №. 4. – P. 651–669.
286. Shabani, K. Voltage-Gated Ion Channel Compensatory Effect in DEE: Implications for Future Therapies / K. Shabani, J. Krupp, E. Lemesre, N. Lévy, H. Tran // *Cells*. – 2024. – V. 13. – №. 21. – P. 1763.

287. Shahid, S. A. Soil salinity: Historical perspectives and a world overview of the problem / M. Zaman, S. A. Shahid L., Heng (eds.). Guideline for salinity assessment, mitigation and adaptation using nuclear and related techniques. – Cham, Switzerland: Springer, 2018. – P. 43–53.
288. Sharma, A. Phytohormones regulate accumulation of osmolytes under abiotic stress / A. Sharma, B. Shahzad, V. Kumar, S. K. Kohli, G. P. S. Sidhu, A. S. Bali, B Zheng // *Biomolecules*. – 2019. – V. 9. – №. 7. – P. 285.
289. Sharma, S. Essential role of tissue-specific proline synthesis and catabolism in growth and redox balance at low water potential / S. Sharma, J. G. Villamor, P. E. Verslues // *Plant physiology*. – 2011. – V. 157. – №. 1. – P. 292–304.
290. Shower, S. S. Interaction effect between nitrate and chloride on yield, uptake and translocation of nutrients in cucumber plant under nutrient film technique (NFT) / S. S. Shower // *Middle East Journal of Agriculture Research*. – 2014. – V. 3. – P. 42–48.
291. Shelden, M. C. Crop root system plasticity for improved yields in saline soils / M. C. Shelden, R. Munns // *Frontiers in Plant Science*. – 2023. – V. 14. – P. 1120583.
292. Shen, N. Plant flavonoids: Classification, distribution, biosynthesis, and antioxidant activity / N. Shen, T. Wang, Q. Gan, S. Liu, L. Wang, B. Jin // *Food chemistry*. – 2022. – V. 383. – P. 132531.
293. Shi, H. Overexpression of a plasma membrane Na⁺/H⁺ antiporter gene improves salt tolerance in *Arabidopsis thaliana* / H. Shi, B. H. Lee, S. J. Wu, J. K. Zhu // *Nature biotechnology*. – 2003. – V. 21. – №. 1. – P. 81–85.
294. Shibli, R. A. Physiological and biochemical responses of tomato microshoots to induced salinity stress with associated ethylene accumulation / R. A. Shibli, M. Kushad, G. G. Yousef, M. A. Lila // *Plant growth regulation*. – 2007. – V. 51. – P. 159–169.
295. Shlyk, A. A. Definition of a Chlorophyll and Carotenoids in Extracts of Green Leaves / A. A. Shlyk // *Biochemical Methods in Physiology of Plants*; Nauka: Moscow. – Russia. – 1971.

296. Sholi, N. J. Y. Effect of salt stress on seed germination, plant growth, photosynthesis and ion accumulation of four tomato cultivars / N. J. Y. Sholi // Am. J. Plant Physiol. – 2012. – V. 7. – №. 6. – P. 269–275.
297. Shu, S. Effects of exogenous spermine on chlorophyll fluorescence, antioxidant system and ultrastructure of chloroplasts in *Cucumis sativus* L. under salt stress / S. Shu, L. Y. Yuan, S. R. Guo, J. Sun, Y. H. Yuan // Plant Physiology and Biochemistry. – 2013. – V. 63. – P. 209–216.
298. Singh, H. Grafting tomato as a tool to improve salt tolerance / H. Singh, P. Kumar, A. Kumar, M. C. Kyriacou, G. Colla, Y. Rouphael // Agronomy. – 2020. – V. 10. – №. 2. – P. 263.
299. Singh, M. Responses of photosynthesis, nitrogen and proline metabolism to salinity stress in *Solanum lycopersicum* under different levels of nitrogen supplementation / M. Singh, V. P. Singh, S. M. Prasad // Plant Physiology and Biochemistry. – 2016. – V. 109. – P. 72–83.
300. Slavtcheva, T. Gas exchange of in vitro and ex vitro grown grapevine plants / T. Slavtcheva, V. Dimitrova // Photosynthetica. – 2001. – V. 39. – №. 1. – P. 29–33.
301. Soltabayeva, A. Morphological, physiological and molecular markers for salt-stressed plants / A. Soltabayeva, A. Ongaltay, J. O. Omondi, S. Srivastava // Plants. – 2021. – V. 10. – №. 2. – P. 243.
302. Sootahar, R. K. In Vitro Early Vegetative Growth of Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) Cultivars Under Salt Stress / R. K. Sootahar, M. K. Sootahar, N. Rais, G. M. Jamro, M. U. N. Rais, R. Iqbal, V. Kumarasamy // Polish Journal of Environmental Studies. – 2024. – V. 33. – №. 5.
303. Soshinkova, T. N. Proline and functioning of the antioxidant system in *Thellungiella salsuginea* plants and cultured cells subjected to oxidative stress / T. N. Soshinkova, N. L. Radyukina, D. V. Korolkova, A. V. Nosov // Russian journal of plant physiology. – 2013. – V. 60. – P. 41–54.

304. Srinien, K. Effect of salinity stress on antioxidative enzyme activities in tomato cultured in vitro / K. Srinien, T. Saisavoey, A. Karnchanatat // Pak. J. Bot. – 2015. – V. 47. – №. 1. – P. 1–10.
305. Steiner, P. Ionic stress induces fusion of mitochondria to 3-D networks: an electron tomography study / P. Steiner, M. Luckner, H. Kerschbaum, G. Wanner, U. Lütz-Meindl // Journal of Structural Biology. – 2018. – V. 204. – №. 1. – P. 52–63.
306. Stepien, P. Antioxidant Defense in the Leaves of C3 and C4 Plants under Salinity Stress / P. Stepien, G. Klobus // Physiologia plantarum. – 2005. – V. 125. – №. 1. – P. 31–40.
307. Strogonov, B. P. Fisiologithcheskie Osnovy Soleustoitchivosti Rastanii (Physiological bases of salt tolerance in plants) / B. P. Strogonov // Akademia Nauk SSSR, Moskva. – 1962.
308. Suarez, D. L. Linking genetic determinants with salinity tolerance and ion relationships in eggplant, tomato and pepper / D. L. Suarez, N. Celis, J. F. Ferreira, T. Reynolds, D. Sandhu // Scientific Reports. – 2021. – V. 11. – №. 1. – P. 16298.
309. Suarez, E. Intumescence response by tomato plants grown in a greenhouse or indoors using two types of soilless culture systems / E. Suarez, P. Agrawal, L. G. Izzo, C. Gomez // HortScience. – 2023. – V. 58. – №. 12. – P. 1550–1559.
310. Suhayda, C. G. Electrostatic changes in Lycopersicon esculentum root plasma membrane resulting from salt stress / C. G. Suhayda, J. L. Giannini, D. P. Briskin, M. C. Shannon // Plant Physiology. – 1990. – V. 93. – №. 2. – P. 471–478.
311. Sun, J. Hydrogen peroxide and nitric oxide mediate K^+/Na^+ homeostasis and antioxidant defense in NaCl-stressed callus cells of two contrasting poplars / J. Sun, L. Li, M. Liu, M. Wang, M. Ding, S. Deng, S. Chen // Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC). – 2010. – V. 103. – P. 205–215.
312. Sun, J. NaCl-induced alternations of cellular and tissue ion fluxes in roots of salt-resistant and salt-sensitive poplar species / J. Sun, S. Chen, S. Dai, R.

Wang, N. Li, X. Shen, Y. Xu // Plant physiology. – 2009. – V. 149. – №. 2. – P. 1141–1153.

313. Szabados, L. Proline: a multifunctional amino acid / L. Szabados, A. Savouré // Trends in plant science. – 2010. – V. 15. – №. 2. – P. 89–97.

314. Taheri, S. Molecular and biochemical protective roles of sodium nitroprusside in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) under salt stress / S. Taheri, S. Saeidisar, N. Masoudian, M. Ebadi, B. Roudi // Iranian Journal of Plant Physiology. – 2020. – V. 11. – №. 1. – P. 3465–3472.

315. Tahir, M. Response of tomato genotypes against salinity stress at germination and seedling stage / M. Tahir, M. M. Zafar, A. Imran, M. A. Hafeez, M. S. Rasheed, H. S. B. Mustafa, A. Ullah // Nat. and Sci. – 2018. – V. 16. – P. 10–17.

316. Tal, M. Salt tolerance in the wild relatives of the cultivated tomato: responses of *Lycopersicon esculentum*, *L. cheesmanii*, *L. peruvianum*, *Solanum pennellii* and F1 hybrids to high salinity / M. Tal, M. C. Shannon // Functional Plant Biology. – 1983. – V. 10. – №. 1. – P. 109–117.

317. Tang, H. Specific Changes in Morphology and Dynamics of Plant Mitochondria under Abiotic Stress / H. Tang, H. Zhu // Horticulturae. – 2022. – V. 9. – №. 1. – P. 11.

318. Tanveer, K. Effect of salt stress on tomato plant and the role of calcium / K. Tanveer, S. Gilani, Z. Hussain, R. Ishaq, M. Adeel, N., Ilyas // Journal of Plant Nutrition. – 2020. – V. 43. – №. 1. – P. 28–35.

319. Teerarak, M. The impact of sodium chloride on root growth, cell division, and interphase silver-stained nucleolar organizer regions (AgNORs) in root tip cells of *Allium cepa* L / M. Teerarak // Scientia horticulturae. – 2009. – V. 121. – №. 2. – P. 228–232.

320. Tekaya, M. Impact of salt stress on morpho-physiological and biochemical parameters of *Solanum lycopersicum* cv. Microtom leaves / M. Tekaya, S. Drine, F. Guasmi, L. Touil, H. Enneb, A. Ferchichi // South African Journal of Botany. – 2017. – V. 108. – P. 364–369.

321. Thor, K. Calcium—nutrient and messenger / K. Thor // *Frontiers in plant science*. – 2019. – V. 10. – P. 449564.
322. Thuleau, P. Relationships between calcium and sphingolipid-dependent signalling pathways during the early steps of plant–pathogen interactions / P. Thuleau, D. Aldon, V. Cotelle, C. Brière, B. Ranty, J. P. Galaud, C. Mazars // *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Molecular Cell Research*. – 2013. – V. 1833. – №. 7. – P. 1590–1594.
323. Tsai, Y. C. Chlorophyll fluorescence analysis in diverse rice varieties reveals the positive correlation between the seedlings salt tolerance and photosynthetic efficiency / Y. C. Tsai, K. C. Chen, T. S. Cheng, C. Lee, S. H. Lin, C. W. Tung // *BMC plant biology*. – 2019. – V. 19. – P. 1–17.
324. Turhan, A. Estimation of certain chemical constituents of fruits of selected tomato genotypes grown in Turkey / A. Turhan, V. Seniz // *African Journal of Agricultural Research*. – 2009. – V. 4. – №. 10. – P. 1086–1092.
325. Vysotskaya, L. Effect of salinity on water relations of wild barley plants differing in salt tolerance / L. Vysotskaya, P. E. Hedley, G. Sharipova, D. Veselov, G. Kudoyarova, J. Morris, H. G. Jones // *AoB Plants*. – 2010. – V. 2010. – P. plq006.
326. Wang, C. The microfilament cytoskeleton plays a vital role in salt and osmotic stress tolerance in *Arabidopsis* / C. Wang, L. Zhang, M. Yuan, Y. Ge, Y. Liu, J. Fan, S. Zhang // *Plant Biology*. – 2010. – V. 12. – №. 1. – P. 70–78.
327. Wang, H. Effects of salt stress on ion balance and nitrogen metabolism of old and young leaves in rice (*Oryza sativa* L.) / H. Wang, M. Zhang, R. Guo, D. Shi, B. Liu, X. Lin, C. Yang // *BMC plant biology*. – 2012. – V. 12. – P. 1–11.
328. Wang, J. Salt stress induces programmed cell death in *Thellungiella halophila* suspension-cultured cells / J. Wang, X. Li, Y. Liu, X. Zhao // *Journal of Plant Physiology*. – 2010. – V. 167. – №. 14. – P. 1145–1151.
329. Wang, X. Growth, photosynthesis, solute accumulation, and ion balance of tomato plant under sodium-or potassium-salt stress and alkali stress / X. Wang, S. Geng, Y. Ma, D. Shi, C. Yang, H. Wang // *Agronomy Journal*. – 2015. – V. 107. – №. 2. – P. 651–661.

330. Wang, Y. Auxin redistribution modulates plastic development of root system architecture under salt stress in *Arabidopsis thaliana* / Y. Wang, K. Li, X. Li // *Journal of plant physiology*. – 2009. – V. 166. – №. 15. – P. 1637–1645.
331. Wang, Z. Loss of salt tolerance during tomato domestication conferred by variation in a Na^+/K^+ transporter / Z. Wang, Y. Hong, G. Zhu, Y. Li, Q. Niu, J. Yao, J. K. Zhu // *The EMBO journal*. – 2020. – V. 39. – №. 10. – P. e103256.
332. Weidner, S. Phenolic compounds and the antioxidant properties in seeds of green-and yellow-podded bean (*Phaseolus vulgaris* L.) varieties / S. Weidner, A. Król, M. Karamać, R. Amarowicz // *CyTA-Journal of Food*. – 2018. – V. 16. – №. 1. – P. 373–380.
333. Weiner, A. High-resolution chromatin dynamics during a yeast stress response / A. Weiner, T. H. S. Hsieh, A. Appleboim, H. V. Chen, A. Rahat, I. Amit, N. Friedman // *Molecular cell*. – 2015. – V. 58. – №. 2. – P. 371–386.
334. West, G. cycle modulation in the response of the primary root of *Arabidopsis* to salt stress / G. West, D. Inze, G.T.S. Beemster // *Plant Physiol Cell*. – 2004. – V. 135. – P. 1050–1058.
335. Whitmore, A. P. Physical effects of soil drying on roots and crop growth / A. P. Whitmore, W. R. Whalley // *Journal of experimental botany*. – 2009. – V. 60. – №. 10. – P. 2845–2857.
336. Woodrow, P. Transcription factors and genes in abiotic stress / P. Woodrow, G. Pontecorvo, L. F. Ciarmiello, M. G. Annunziata, A. Fuggi, P. Carillo // *Crop stress and its management: Perspectives and strategies*. – Dordrecht : Springer Netherlands, 2011. – P. 317–357.
337. Wu, H. The importance of Cl^- exclusion and vacuolar Cl^- sequestration: Revisiting the role of Cl^- transport in plant salt tolerance / H. Wu, Z. Li // *Frontiers in Plant Science*. – 2019. – V. 10. – P. 482468.
338. Xin, L. Effects of saline-fresh water rotation irrigation on photosynthetic characteristics and leaf ultrastructure of tomato plants in a greenhouse / L. Xin, M. Tang, L. Zhang, W. Huang, X. Wang, Y. Gao // *Agricultural Water Management*. – 2024. – V. 292. – P. 108671.

339. Xu, X. Effects of potassium levels on plant growth, accumulation and distribution of carbon, and nitrate metabolism in apple dwarf rootstock seedlings / X. Xu, X. Du, F. Wang, J. Sha, Q. Chen, G. Tian, Y. Jiang // *Frontiers in Plant Science*. – 2020. – V. 11. – P. 534048.
340. Yamane, K. Differential effect of NaCl and polyethylene glycol on the ultrastructure of chloroplasts in rice seedlings / K. Yamane, M. Kawasaki, M. Taniguchi, H. Miyake // *Journal of Plant Physiology*. – 2003. – V. 160. – №. 5. – P. 573–575.
341. Yan, Z. Resistance to tomato yellow leaf curl virus in tomato germplasm / Z. Yan, A. Pérez-de-Castro, M. J. Díez, S. F. Hutton, R. G. Visser, A. M. A. Wolters, J. Li // *Frontiers in Plant Science*. – 2018. – V. 9. – P. 1198-1201.
342. Yang, C. Z. Most plastic products release estrogenic chemicals: a potential health problem that can be solved / C. Z. Yang, S. I. Yaniger, V. C. Jordan, D. J. Klein, G. D. Bittner // *Environmental health perspectives*. – 2011. – V. 119. – №. 7. – P. 989–996.
343. Yang, J. Roles of jasmonates and brassinosteroids in rice responses to high temperature stress—a review / J. Yang, W. Miao, J. Chen // *The Crop Journal*. – 2021. – V. 9. – №. 5. – P. 977–985.
344. Yildirim, E. Physiological, morphological and biochemical responses of exogenous hydrogen sulfide in salt-stressed tomato seedlings / E. Yildirim, M. Ekinici, M. Turan, S. Ors, A. Dursun // *Sustainability*. – 2023. – V. 15. – №. 2. – P. 1098.
345. Yokaş, İ. Responses of the tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) plant to exposure to different salt forms and rates / İ. Yokaş, A. L. Tuna, B. Bürün, H. Altunlu, F. Altan, C. Kaya // *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*. – 2008. – V. 32. – №. 4. – P. 319–329.
346. You J. ROS regulation during abiotic stress responses in crop plants / J. You // *Frontiers in plant science*. – 2015. – V. 6. – P. 165102.
347. Zafar, S. A. Influence of melatonin on antioxidant defense system and yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes under saline condition / S. A. Zafar,

Z. U. Hasnain, S. U. Anwar, S. H. Perveen, N. A. Iqbal, A. Noman, M. Ali // *Pak. J. Bot.* – 2019. – V. 51. – №. 6. – P. 1987–1994.

348. Zahra, N. Effect of salinity stress on various growth and physiological attributes of two contrasting maize genotypes / N. Zahra, Z. A. Raza, S. Mahmood // *Brazilian Archives of Biology and Technology.* – 2020. – V. 63. – P. e20200072.

349. Zahra, N. Regulation of photosynthesis under salt stress and associated tolerance mechanisms / N. Zahra, M. S. Al Hinai, M. B. Hafeez, A. Rehman, A. Wahid, K. H. Siddique, M. Farooq // *Plant Physiology and Biochemistry.* – 2022. – V. 178. – P. 55–69.

350. Zeeshan, M. Comparison of biochemical, anatomical, morphological, and physiological responses to salinity stress in wheat and barley genotypes deferring in salinity tolerance / M. Zeeshan, M. Lu, S. Sehar, P. Holford, F. Wu // *Agronomy.* – 2020. – V. 10. – №. 1. – P. 127.

351. Zhang, Q. Plant response to salinity stress / Q. Zhang // In: Q. Zhang, W. Dai. (Ed.). *Stress physiology of woody plants.* – CRC Press. – 2019. – P. 155–173.

352. Zhao, C. Evolution of chloroplast retrograde signaling facilitates green plant adaptation to land / C. Zhao, Y. Wang, K. X. Chan, D. B. Marchant, P. J. Franks, D. Randall, Z. H. Chen // *Proceedings of the National Academy of Sciences.* – 2019. – V. 116. – №. 11. – P. 5015–5020.

353. Zhao, Q. Exogenous melatonin enhances soybean (*Glycine max* (L) Merr) seedling tolerance to saline-alkali stress by regulating antioxidant response and dna damage repair / Q. Zhao, S. Chen, G. Wang, Y. Du, Z. Zhang, G. Yu, C. Ren, Y. Zhang, J. Du // *Physiologia Plantarum.* – 2022. – V. 174. – №. 4. – P. e13731.

354. Zhao, Y. The actin-related Protein2/3 complex regulates mitochondrial-associated calcium signaling during salt stress in *Arabidopsis* / Y. Zhao, Z. Pan, Y. Zhang, X. Qu, Y. Zhang, Y. Yang, Y. Guo // *The Plant Cell.* – 2013. – V. 25. – №. 11. – P. 4544–4559.

355. Ziaf, K. Evaluation of different growth and physiological traits as indices of salt tolerance in hot pepper (*Capsicum annuum* L.) / K. Ziaf, M. Amjad, M. A.

Pervez, Q. Iqbal, I. A. Rajwana, U. Ayyub // Pak. J. Bot. – 2009. – V. 41. – №. 4. – P. 1797–1809.

356. Zuzunaga-Rosas, J. Effect of a biostimulant based on polyphenols and glycine betaine on tomato plants' responses to salt stress / J. Zuzunaga-Rosas, S. González-Orenga, A. M. Tofei, M. Boscaiu, H. Moreno-Ramón, S. Ibáñez-Asensio, O. Vicente // Agronomy. – 2022. – V. 12. – №. 9. – P. 2142.