

ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ АСПЕКТИ РЕАГУВАННЯ РОСЛИН НА ЗАСОЛЕННЯ ҐРУНТУ (ОГЛЯДОВА)

Хе Сунтао

аспірант

Сумський національний аграрний університет, м. Суми, Україна

ORCID: 0000-0003-1250-5754

805986863@qq.com

На сучасному етапі засолення зазнає близько 20 % орних земель світу, а річні втрати світового сільського господарства, обумовлені поширенням таких земель, сягають близько 12 млрд доларів. Встановлення механізмів, які лежать в основі адаптації рослин до цього екоциніку, є актуальною науковою проблемою, важливою як з теоретичної, так і з практичної точок зору. У публікації, на основі аналізу літературних джерел, надана інформація про фізіолого-біохімічні аспекти реагування рослин на засолення ґрунтів. Висвітлено зміни, які виникають в рослині під дією сольового стресу та у процесі протидії йому. Відзначається, що на тлі засолення у рослин може виникати осмотичний стрес. При цьому змінюються параметри, пов'язані з водою, включаючи вміст води у клітині, водний потенціал і осмотичний потенціал. Відбувається зменшення швидкості росту листків, інтенсивності процесу фотосинтезу, зміна стану проростків, гальмується ріст пагонів. Накопичення великої кількості іонів солей змушує рослини використовувати більше енергії на поглинання води з ґрунту та підтримання внутрішнього гомеостазу. Відзначено, що під впливом сольового стресу активізується накопичення активних форм кисню та виникає окисне пошкодження клітин та їхніх структур. Це негативно впливає на стабільність білків. Маркером окислювального пошкодження рослин за умов сольового стресу є й перекисне окислення ліпідів мембран. Показано, що натепер дослідження механізму адаптації рослин до стресу перемістилися із фізіологічного та екологічного рівнів на молекулярний. При цьому встановлено п'ять генів стійкості до солей (SOS1-SOS5). Доведено, що засобом подолання окислювального стресу є активація антиоксидантних ферментів та синтез захисних білків, зокрема білків LEA, які мають здатність протидіяти дегідратації й забезпечувати захист клітин від осмотичного стресу. Наведені факти засвідчують, що відповідь рослин на дію високих концентрацій солей є складною та комплексною і включає багато скоординованих процесів. Низка з них ще знаходиться у стані активного вивчення. Тому успішність з'ясування механізмів солестійкості рослин тісно пов'язана із загальним розвитком науки. На сучасному етапі ступінь деталізації розкриття проблеми суттєво підвищився завдяки застосуванню новітніх методик та технологій, у тому числі й тих, що роблять можливим розкривати сутність адаптаційних процесів, починаючи із молекулярного рівня та реалізації генетичного контролю.

Ключові слова: засолення ґрунту, галофіти, сольовий стрес, осмотичний стрес, адаптація.

DOI <https://doi.org/10.32845/agrobio.2022.4.9>

Вступ. Засолення ґрунтів – це процес накопичення в ґрунтах або поверхневому шарі ґрунту легко розчинних солей. Залежно від їхнього складу, вирізняють кілька основних видів засолення: хлоридне, сульфатне, содове (Shi Yuanchun, 1996; Zhu, 2001; Liang et al 2018). Воно є результатом дії природних та (чи) антропогенних чинників (Liu et al., 2001; Bian et al., 2008; Fang et al., 2005; Skliar, 2015). При цьому із числа перших поширенню засолення сприяє посушливий клімат, а із числа других – недотримання технологій та екологічних нормативів при господарюванні, наприклад, під час зрошення (Amezket, 2006; Huang Mingyong et al., 2009).

На сучасному етапі засолення зазнає близько 20 % орних земель світу, (Hossain, 2019). На його тлі, здебільшого унаслідок зменшення врожайності та якості продукції (Liang et al 2018), річні втрати світового сільського господарства сягають близько 12 млрд доларів (Flowers & Colmer, 2008). Зазначені факти, у свою чергу, безпосередньо пов'язані із тими змінами, які відбуваються в рослинах під впливом сольового стресу.

Відповідь рослин на дію високих концентрацій солей є складною та комплексною і включає у себе велику кількість різних процесів, що мають бути чітко скоординованими (Isaienkov, 2012, Derkach & Romaniuk, 2016, Pererva, 2019). Встановлення механізмів, які лежать

в основі адаптації рослин до засолення, є актуальною науковою проблемою, важливою як з теоретичної, так і з практичної точок зору. Натепер над нею працюють багато вчених та, відповідно, вже накопичений значний обсяг даних. Тому, метою даної публікації визначено: здійснити аналіз та узагальнення літературних матеріалів, які розкривають еколого-фізіологічні аспекти реагування та адаптації рослин на засолення ґрунту.

У літературних джерелах відзначається, що на тлі засолення у рослин може виникати осмотичний стрес, а на рівні особини загалом – іонний дисбаланс (Bartels & Sunkar, 2005; Munns & Tester, 2008; Krasensky & Jonak, 2012; Horie et al., 2012). Пошкодження рослин іонами солі поділяють на пряме та непряме. Перше з них зазвичай спричиняється осмотичним стресом та іонною токсичністю, а друге – проявляється у вторинних реакціях, які виникають під дією прямих пошкоджень (Munns, 2005; Zhu, 2003).

Осмотичний стрес відбивається на рості клітин та на метаболічних перетвореннях. Він може швидко змінити параметри, пов'язані з водою, включаючи відносний вміст води, водний і осмотичний потенціали у листках. Відбувається зменшення швидкості росту листків, інтенсивності процесу фотосинтезу, зміна стану проростків та гальмується ріст пагонів (Jabeen & Ahmad, 2012;

Munns & Tester, 2008). Накопичення великої кількості іонів солей змушує рослини використовувати більше енергії на поглинання води з ґрунту та підтримання внутрішнього гомеостазу (Muhammad Akram et al., 2002). Накопичення токсичних іонів під впливом сольового стресу є основною причиною пригнічення росту рослин (Yu Haiying et al., 2005).

Сольовий стрес найчастіше спричиняється NaCl. Порівняно з накопиченням Na^+ у коренях, його концентрація у листках рослини завдає їй більшої шкоди, оскільки супроводжується їхньою етіологією та некрозом (Munns, 2002, 2005; Zhu, 2001, 2003).

Під впливом сольового стресу активізується накопичення активних форм кисню (АФК) та виникає окисне пошкодження клітин і їхніх структур (Yamaguchi & Blumwald, 2005). Ці форми кисню негативно впливають на стабільність білка, особливо на стан таких амінокислот як тирозин, фенілаланін, триптофан і цистеїн (Sairam & Srivastava, 2002), а також можуть пригнічувати активність ферментів (Bose et al., 2013). Перекисне окиснення ліпідів мембрани розглядається як маркер окислювального пошкодження рослин за умов сольового стресу (Elkhoui et al., 2004). Тобто механізми впливу сольового стресу на рослини, як і їхнє реагування на такий вплив, є досить потужними і різноплановими (Chinnusamy et al., 2005).

Залежно від здатності зростати на засоленних ґрунтах рослини традиційно поділяють на галофіти та глікофіти (Greenway & Munns, 1980; Flowers & Colmer, 2008). Завдяки розвитку молекулярної біології, дослідження механізму адаптації рослин до стресу перемістилися із фізіологічного та екологічного рівнів на молекулярний. Сучасні дослідження мають на меті не лише пояснення механізму адаптації рослин до стресу, а й забезпечення отримання різних генів толерантності для селекції культур (Zhu, 2003).

Цитоплазма рослин не може переносити високі концентрації солі, тому їм необхідно обмежити надлишок солі, що надходить у вакуолі, інші компартменти та тканини. Натепер встановлено п'ять генів стійкості до солі: SOS5, SOS4, SOS3, SOS2 і SOS1 (Liu et al., 2000; Shabala et al., 2005). Ген SOS1 кодує поліпептид масою 127 кДа, що містить 1146 амінокислотних залишків (Zhu, 2003; Shabala et al., 2005). SOS1 захищає транспорт іонів K^+ плазматичної мембрани під час сольового стресу (Shabala et al., 2005). Ген SOS2 кодує серин/треонін протеїназу, що містить 446 амінокислот (Liu et al., 2000), з молекулярною масою близько 51 кДа. SOS2, взаємодіючи із іонами Na^+ та H^+ , впливає на їхню активність обміну та спрямовує надлишок Na^+ до вакуолярних областей, таким чином сприяючи іонному балансу (Qiu et al., 2002). Окрім того, деякі вчені виявили, що SOS2 ідентифікує зміни у стані докільця шляхом диференційованої регуляції SOS1 і та обміну іонів H^+ та Ca^{2+} (Cheng et al., 2001). Ген SOS3 кодує білок, що зв'язує кальцій (Liu & Zhu, 1998). При зміні рівня Ca^{2+} , SOS3 взаємодіє із SOS2. Через SOS3 протеїназний комплекс SOS3/SOS2 активує SOS1, а активований SOS1 виводить надлишок Na^+ , тим саме сприяючи підтриманню балансу Na^+ (Liu & Zhu,

1998; Liu et al., 2000). Отже, три гени, SOS1, SOS2 і SOS3 беруть активну участь у передачі сигналу, пов'язаного із підтриманням внутрішньоклітинного іонного балансу (Liu & Zhu, 1998; Shi et al., 2000; Liu et al., 2000; Qiu et al., 2002; Guo et al., 2001).

Ген SOS4 широко експресується у всіх тканинах рослин і є важливим кофактором для багатьох внутрішньоклітинних ферментів та регулює активність специфічних транспортерів іонів у клітинах (Shi & Zhu, 2002). Порівняно із рослинами природної флори, генетично модифіковані рослини, що містять SOS4, накопичують більше Na^+ і зберігають менше K^+ (Shi et al., 2002). Тобто, SOS4 стає новим визначальним чинником, який потужно регулює баланс Na^+ і K^+ , забезпечуючи стійкість рослин до засолення. Ген SOS5 кодує поліпептид, що містить 420 амінокислотних залишків. Він концентрується на зовнішній поверхні плазматичної мембрани (Shi et al., 2003). SOS5 може відігравати певну роль у міжклітинній адгезії, підтримці цілісності клітинної стінки та стійкості клітин в умовах сольового стресу (Shi et al., 2003; Mahajan et al., 2008).

Окислювальний стрес виникає і на тлі спільної дії засолення і посухи. Під час стресу, спричиненого засоленням, у наслідок активного закриття продихів, доступність CO_2 атмосфери знижується, а також зменшується споживання НАДФ та ініціюється ланцюгова реакція з утворенням більш шкідливих вільних радикалів кисню (Hsu & Kao, 2003). Спостерігається порушення метаболізму через окислювальне пошкодження ліпідів, білків і нуклеїнових кислот (McCord, 2000). На противагу цим негативним впливам, у рослин сформувалася антиоксидантна система захисту ферментів, а також неферментативна система молекулярного захисту, складовими якої є глутатіон, аскорбінова кислота, каротиноїди та ін. (Shigeoka et al., 2002).

Задля подолання окислювального стресу, рослини видаляють надлишок АФК шляхом активації антиоксидантних ферментів. Ступінь окислювального пошкодження при цьому безпосередньо визначається властивостями антиоксидантної системи рослин (Tanaka et al., 2005). Результати досліджень доводять існування кореляції між антиоксидантною здатністю та толерантністю до сольового стресу у цитрусових (Gueta-Dahan et al., 1997), пшениці (Meneguzzo et al., 1999), фасолі (Bayuelo-Jiménez et al., 2003), томатів (Koca et al., 2006), рису (Vaidyanathan et al., 2003), портулака (Yazici et al., 2007). Трансгенні рослини, які надмірно експресують ферменти поглинання АФК, мають підвищену толерантність до осмотичного, температурного та окисного стресу (Wang et al., 1999; Roxas et al., 2000; Badawi et al., 2004).

За нормальних умов виробництво АФК та його нейтралізація в рослинах знаходяться у динамічній рівновазі. Під час сольового стресу цей баланс порушується. Відповідно, система поглинання АФК відіграє дуже важливу роль у фізіології стійкості рослин до впливу солі (Jie Chen & Xifeng Lin, 2003).

Основним результатом сольового стресу є втрата внутрішньоклітинної води. Рослини накопичують багато метаболітів, і ці «адаптивні (осмотичні) розчини» у цито-

плазмі підвищують гіперосмотичну толерантність до втрати води, викликаної сольовим стресом. Висока осмотична концентрація врівноважує високу концентрацію позаклітинної солі, з одного боку, і нейтралізує високі концентрації іонів Na^+ і Cl^- у вакуолі, з іншого (Flowers & Colmer, 2008).

У забезпеченні органічній осморегуляції задіяні такі речовини як пролін, бетаїн, поліамін, гліцерин, сорбіт та інозит, а також деякі розчинні цукри та розчинні білки. При цьому провідну роль відіграє пролін (Smirnoff & Cumbes, 1989; Liu & Zhu, 1997; Didenko et al., 2016). Існують два основні механізми накопичення проліну під впливом сольового стресу: по-перше, – це активізація біосинтезу (Yoshida et al., 1995); по-друге, – зниження його окислювальної деградації (Zhao Kefu & Li Fazeng, 1999). Посилений синтез проліну в умовах посухи або сольового стресу може пом'якшити цитоплазматичний ацидоз і підтримувати співвідношення НАДФ⁺/НАДФН на необхідному метаболічному рівні (Babivchuk et al., 1995). Доведено, що сольовий стрес значно збільшив накопичення проліну в листках двох сортів рису і це сприяло їхній осмотичній адаптації та зростанню толерантності до засолення (Demiral & Türkan, 2006).

У рослин та багатьох інших організмів, включаючи бактерії, водорості та гриби, тварин у відповідь на деякі абіотичні стреси синтезується та накопичується гліцин-бетаїн (GB) (Rhodes & Hanson, 1993). Він захищає вищі рослини і від сольового/осмотичного стресу, забезпечуючи осмотичну функцію. Кореляція між захисним ефектом GB і системою антиоксидантного захисту зареєстрована у рису (Demiral & Türkan, 2006), у томатів (Park et al., 2006), пшениці (Ma et al., 2006; Raza et al., 2007), тютюну (Hoque et al., 2007).

Рослини мають здатність швидко сприймати й активно адаптуватися до змін зовнішнього середовища. Ця стратегія сприйняття та активної адаптації до змін довкілля, є результатом передачі сигналів стресу, яка включає три етапи: сприйняття сигналів стресу рослиною, передача сигналів стресу, їхнє розпізнавання та реагування на них (Tamura et al., 2003). Наразі відомі шляхи передачі сигналу, пов'язані із толерантністю рослин до солі, які в основному включають шлях передачі сигналу SOS, шлях передачі сигналу протеїнкінази, шлях передачі сигналу протеїн-фосфатази, шлях передачі сигналу Ca^{2+} і кальмодуліну, шлях передачі сигналу осмотичного стресу тощо.

Ca^{2+} є активною молекулою-інформатором у клітинах вищих рослин. Холод, посуха та сольовий стрес можуть спричинити зміни в цитозольній концентрації Ca^{2+} , що є сигналом для розгортання подальших подій (Zhang Xiaolei et al., 2008). У формуванні стійкості рослин до сольового стресу відіграють важливу роль мембранні

антитранспортери Na^+/H^+ , розташовані у вакуолярній мембрані та плазматичній мембрані відповідно (Barkla & Pantoja, 1996; Liu Yan et al., 1997; Chen Guanping et al., 2006).

Під впливом сольового стресу в рослинах деякі шляхи синтезу білків пригнічуються, однак синтезуються захисні білки. Важливе значення має синтез у клітинах білків сольового стресу (Yamada et al., 1995; Maurel, 1997; Suga et al., 2002). У вегетативних тканинах, зневоднених стресами, такими як посуха, низька температура та солоність, синтезуються білки, які називаються білками LEA (від англ.: Late Embryogenesis Abundant) (Ingram & Bartels, 1996). Білок LEA може функціонувати як захисний агент від дегідратації, для захисту клітин від зниження водного потенціалу під час дозрівання насіння, висихання та осмотичного стресу. Стресостійкість трансгенних рослин позитивно корелює із накопиченням білка LEA, що стало прямим доказом основної ролі білка LEA у процесі солестійкості рослин (Wu et al., 1996).

Солестійкість рослин є складною ознакою, що контролюється декількома генами. Роль одного гена у процесі забезпечення стійкості рослин до солі обмежена. Наразі наукові дослідження увійшли в постгеномну еру, тобто еру функціонального геному. У постгеномну еру протеоміка поступово стає важливим методом вивчення функції генів (Pandey & Mann, 2000). Оскільки білки беруть участь у більшості процесів життєдіяльності, протеомні дослідження допомагають більш детально зрозуміти біологічні функції клітин на молекулярному рівні, у тому числі й протеси, пов'язані із забезпеченням солестійкості (Tanaka & Mitsui, 2005).

Висновки. Проведений аналіз літературних джерел свідчить, що реагування та адаптація рослин до засолення супроводжуються протіканням низки фізіолого-біохімічних процесів. Вони реалізуються на різних рівнях організації живого, починаючи із найнижчих. У аспекті забезпечення пристосування та виживання рослин в умовах засолення, важливу роль, зокрема, відіграє функціонування генів солестійкості, формування антиоксидантної системи захисту ферментів, активізація синтезу проліну та інших адаптивних речовин, накопичення гліцинбетаїну. Успішність з'ясування механізмів солестійкості тісно пов'язана із загальним розвитком науки. На сучасному етапі ступінь деталізації розкриття проблеми суттєво підвищився завдяки застосуванню новітніх методик та технологій, у тому числі й тих, що дозволяють розкривати сутність адаптаційних процесів, починаючи із молекулярного рівня та реалізації генетичного контролю. Ці підходи є перспективними та, безумовно, дозволять поглибити наші знання як про сутність, так і взаємодію процесів, які відбуваються в рослинах під дією високих концентрацій солей.

Бібліографічні посилання:

1. Amezketa, E. (2006). An integrated methodology for assessing soil salinization, a pre-condition for land desertification. *Journal of Arid Environment*, 67, 594–606. doi: 10.1016/j.jaridenv.2006.03.010
2. Babivchuk, E., Kushnir, S., Belles-Boix, E., Montagu, M. & Inzé, D. (1995). Arabidopsis thaliana NADPH oxidoreductase homologs confer tolerance of yeasts towards the thiol-oxidizing drug diamide. *Journal of Biological Chemistry*, 270(44), 26224–26231. doi: 10.1074/jbc.270.44.26224

3. Badawi, G.H. Kawano, N., Yamauchi, Y., Shimada, E., Sasaki, R., Kubo, A. & Tanaka, K. (2004). Over-expression of ascorbate peroxidase in tobacco chloroplasts enhances the tolerance to salt stress and water deficit. *Physiologia Plantarum*, 121(2), 231–238. doi: 10.1111/j.0031-9317.2004.00308.x
4. Barkla, B.J. & Pantoja, O. (1996). Physiology of ion transport across the tonoplast of higher plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 47, 159–184. doi: 10.1146/annurev.arplant.47.1.159
5. Bartels, D. & Sunkar, R. (2005). Drought and salt tolerance in plants // *Critical Reviews in Plant Sciences*, 24, 1, 23–58. doi: 10.1080/07352680590910410
6. Bayuelo-Jiménez, J.S., Debouck, D.G. & Lynch, J.P. (2003). Growth, gas exchange, water relations, and ion composition of Phaseolus species grown under saline conditions. *Field Crops Research*, 80(3), 207–222.
7. Bian, J. M., Tang, J. & Lin, N. F. (2008). Relationship between saline-alkali soil formation and neotectonic movement in Songen Plain, China. *Environ Geol*, 55(7), 1421–1429
8. Bose, J., Rodrigo-Moreno, A. & Shabala, S. (2014). ROS homeostasis in halophytes in the context of salinity stress tolerance. *J Exp Bot*, 65, 1241–1257. doi: 10.1093/jxb/ert430
9. Chen, Guanping, Wang, Huizhong, Shi, Nongnong & Chen, Shouyi (2006). Advances in the relationship between Na⁺/H⁺ reverse transporters and salt tolerance in plants. *Chinese Journal of Biological Engineering*, 26(5), 101–106.
10. Cheng, N., Pittman, J.K., Zhu, J. & Hirschi, K. (2001). The protein kinase SOS2 activates the Arabidopsis H⁺/Ca²⁺ antiporter CAX1 to integrate calcium transport and salt tolerance. *Journal of Biology Chemistry*, 279 (4), 2922–2926. doi: 10.1074/jbc.M309084200
11. Chinnusamy, V., Jagendorf, A. & Zhu, J.K. (2005). Understanding and improving salt tolerance in plants. *Crop Science*, 45(2), 437–448
12. Demiral, T. & Türkan, I. (2006). Exogenous glycinebetaine affects growth and proline accumulation and retards senescence in two rice cultivars under NaCl stress. *Environmental and Experimental Botany*, 56(1), 72–79. doi: 10.1016/j.envexpbot.2005.01.005
13. Derkach, V. & Romaniuk, N. D. (2016). Vplyv zasolennia gruntu na roslynni orhanizmy [The influence of soil salinity on plant organisms]. *Nauk. zap. Ternop. nats. ped. un-tu. Ser. Biol.*, 3–4, 67, 91–106 (in Ukrainian).
14. Didenko, N.O., Volkov, R.A. & Panchuk, I.I. (2016). Vplyv solovoho stresu na vmist prolinu ta polifenolnykh spoluk u Arabidopsis thaliana [Effects of saline stress on proline and polyphenolic compounds content in Arabidopsis thaliana]. *Biologichni systemy*, 8(1), 35–39 (in Ukrainian).
15. Elkahoui, S., Smaoui, A., Zarrouk, M., Ghrir, R. & Limam, F. (2004). Salt-induced lipid changes in Catharanthus roseus cultured cell suspensions. *Phytochemistry*, 65, 1911–1917. doi: 10.1016/j.phytochem.2004.06.021
16. Fang, H. L. Liu, G. H. & Kearney, M. (2005). Georelational analysis of soil type soil salt content, land form, and land use in the Yellow River Delta, China. *Environmental Management*, 35 (1), 72–83, doi: 10.1007/s00267-004-3066-2
17. Flowers, T. J. & Colmer, T. D. (2008). Salinity tolerance in halophytes. *New Phytol*, 179, 945–953. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02531.x
18. Greenway, H. & Munns, R. (1980). Mechanisms of salt tolerance in non-halophytes. *Annuals Review of Plant Physiology*, 31, 149–190.
19. Gueta-Dahan, Y., Yaniy, Z., Zilinskas, B.A. & Ben-Hayyim, G. (1997). Salt and oxidative stress: similar and specific responses and their relation to salt tolerance in Citrus. *Planta*, 203(4), 460–469. doi: 10.1007/s004250050215
20. Guo, Y., Halfter, U., Ishitani, M. & Zhu, J.K. (2001). Molecular characterization of functional domains in the protein kinase SOS2 that is required for plant salt tolerance. *The Plant Cell*, 13(6), 1383–1399. doi: 10.1105/tpc.13.6.1383
21. Haiying, Yu, Tingxuan, Li & Jianmin, Zhou (2005). Secondary Salinization of soil and its effects on soil properties. *Soil*, 37, 581–586.
22. Hoque, M.A., Banu, M.N.A., Okuma, E., Amako, K., Nakamura, Y., Shimoishi, Y. & Murata, Y. (2007). Exogenous proline and glycinebetaine increase NaCl-induced ascorbate-glutathione cycle enzyme activities and proline improves salt tolerance more than glycinebetaine in tobacco Bright Yellow-2 suspension-cultured cells. *Journal of Plant Physiology*, 164(11),
23. Horie, T., Karahara, I & Katsuhara, M. Salinity tolerance mechanisms in glycophytes: An overview with the central focus on rice plants. *Rice*, 2012, 5, 11. doi: 10.1186/1939-8433-5-11
24. Hossain, M. (2019). Present Scenario of Global Salt Affected Soils, its Management and Importance of Salinity Research. *International Research Journal of Biological Sciences*, 1, 1–3.
25. Hsu, S.Y. & Kao, C.H. (2003). Differential effect of sorbitol and polyethylene glycol on antioxidant enzymes in rice leaves. *Plant Growth Regulation*, 39(1), 83–90. doi: 10.1023/A:1021830926902
26. Huang, Mingyong, Zhang, Minsheng, Zhang, Xing (2009). Study on technical approaches of urban greening in coastal Saline-alkali Land Area. Review of 20 Years of Salt flat greening in Tianjin Development Area. *Chinese Landscape Architecture*, 9, 7.
27. Ingram, J. & Bartels, D. (1996). The molecular basis of dehydration tolerance in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 47, 377–403. doi: 10.1146/annurev.arplant.47.1.377
28. Isaienkov, C. V. (2012). Fiziologichni ta molekuliarni aspekty solovoho stresu Roslyn [Physiological and molecular aspects of plant salt stress]. *Tsytolohiya y henetyka*, 46(5), 50–71 (in Ukrainian). doi: 10.3103/S0095452712050040
29. Jabeen, N. & Ahmad, R. (2012). Improvement in growth and leaf water relation parameters of sunflower and safflower plants with foliar application of nutrient solutions under salt stress. *Pak. J. Bot*, 44, 1341–1345.
30. Jie, Chen & Xifeng, Lin. Research progress on physiology and mechanism of salt tolerance in plants (2003). *Journal of Hainan University (Natural Science Edition)*, 21(2), 177–182
31. Krasensky, J., Jonak, C. (2012). Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks. *J. Exper. Bot.*, 63, 4, 1593–1608. doi: 10.1093/jxb/err460

32. Liang, W., Ma, X., Wan, P. & Liu, L. (2018). Plant salt-tolerance mechanism: A review. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 495, 286–291. doi: 10.1016/j.bbrc.2017.11.043
33. Liu Yan, Peng Xuexian, Xie Youju, Dai Jingrui (1997). Advances in genetic engineering of plant resistance to osmotic stress. *Advances in Bioengineering*, 17(2), 31–38.
34. Liu, H., Xu, J. W. & Wu, X. Q. (2001). Present situation and tendency of saline-alkalisoil in west Jilin Province. *J. Journal of Geographical Sciences*, 11(3), 321–328.
35. Liu, J. & Zhu, J. K. (1998). A calcium sensor homolog required for plant salt tolerance. *Science*, 280(5371), 1943–1945.
36. Liu, J. P. & Zhu, J. K. (1997). Proline accumulation and salt-stress-induced gene expression in salt-hypersensitive mutant of *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 114(2), 591–596. doi: 10.1104/pp.114.2.591
37. Liu, J., Ishitani, M., Halfter, U., Kim, C.S. & Zhu, J.K. (2000). The *Arabidopsis thaliana* SOS2 gene encodes a protein kinase that is required for salt tolerance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97(7), 3730–3734. doi: 10.1073/pnas.97.7.3730
38. Liu, J., Ishitani, M., Halfter, U., Kim, C.S. & Zhu, J.K. (2000). The *Arabidopsis thaliana* SOS2 gene encodes a protein kinase that is required for salt tolerance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97(7), 3730–3734. doi: 10.1073/pnas.97.7.3730
39. Ma, Q.Q., Wang, W., Li, Y.H., Li, D.Q. & Zou, Q. (2006). Alleviation of photoinhibition in drought-stressed wheat (*Triticum aestivum*) by foliar-applied glycinebetaine. *Journal of Plant Physiology*, 163(2), 165–175. doi: 10.1016/j.jplph.2005.04.023
40. Mahajan, S., Pandey, G.K. & Tuteja, N. (2008). Calcium-and salt-stress signaling in plants: Shedding light on SOS pathway. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 471(2), 146–158. doi: 10.1016/j.abb.2008.01.010
41. Maurel, C. (1997). Aquaporins and water permeability of plant membranes. *Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 48, 399–429. doi: 10.1146/annurev.arplant.48.1.399
42. McCord, J.M. (2000). The evolution of free radicals and oxidative stress. *The American Journal of Medicine*, 108(8), 652–659. doi: 10.1016/s0002-9343(00)00412-5
43. Meneguzzo, S., Navari-Izzo, F. & Izzo, R. (1999). Antioxidative responses of shoots and roots of wheat to increasing NaCl concentrations. *Journal of Plant Physiology*, 155(2), 274–280. doi: 10.1016/S0176-1617(99)80019-4
44. Muhammad, Akram, Shamshad, Akhtar & Ejaz, Rasul (2002). Impact of NaCl salinity on yield components of some wheat accessions/varieties. *Int. J. Agr. Bio*, 4, 156–158.
45. Munns, R. & Tester, M. (2008). Mechanisms of salinity tolerance. *Annu Rev Plant Biol*, 59, 651–681. doi: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911.
46. Munns, R. (2005). Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytol.*, 167, 645–663. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01487.x
47. Munns, R. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell Environ*, 2002, 25, 239–250. doi: 10.1046/j.0016-8025.2001.00808.x
48. Pandey, A. & Mann, M. (2000). Proteomics to study genes and genomes. *Nature*, 2000, 405 (6788), 837–846. doi: 10.1038/35015709
49. Park, E.J., Jeknic, Z. & Chen, T.H. (2006). Exogenous application of glycinebetaine increases chilling tolerance in tomato plants. *Plant and Cell Physiology*, 47(6), 706–714. doi: 10.1093/pcp/pcj041
50. Pererva, V. V. (2019). Analiz solestiikosti roslyn morfometrychnym metodom [Analysis of salt resistance of plants by the morphometric method]. Abstracts of I International Scientific and Practical Conference Osaka, Japan, 157–160.
51. Qiu, Q. S., Guo Y., Dietrich, M. A., Schumaker, K.S. & Zhu, J.K. (2002). Regulation of SOS1, a plasma membrane Na⁺/H⁺ exchanger in *Arabidopsis thaliana*, by SOS2 and SOS3. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(12), 8436–8441. doi: 10.1073/pnas.122224699
52. Qiu, Q. S., Guo, Y., Dietrich, M. A., Schumaker, K.S. & Zhu, J.K. (2002). Regulation of SOS1, a plasma membrane Na⁺/H⁺ exchanger in *Arabidopsis thaliana*, by SOS2 and SOS3. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(12), 8436–8441. doi: 10.1073/pnas.122224699
53. Raza, S.H., Athar, H.R., Ashraf, M. & Hameed, A. (2007). Glycine betaine-induced modulation of antioxidant enzymes activities and ion accumulation in two wheat cultivars differing in salt tolerance. *Environmental and Experimental Botany*, 60(3), 368–376
54. Roxas, V.P., Lodhi, S.A., Garrett, D.K., Mahan, J.R. & Allen, R.D. (2000). Stress tolerance in transgenic tobacco seedlings that overexpress glutathione S-transferase/glutathione peroxidase. *Plant and Cell Physiology*, 41(11), 1229–1234. doi: 10.1093/pcp/pcd051
55. Sairam, R.K. & Srivastava, G. C. (2002). Changes in antioxidant activity in sub-cellular fractions of tolerant and susceptible wheat genotypes in response to long term salt stress. *Plant Sci*, 2002, 162, 897–904. doi: 10.1016/S0168-9452(02)00037-7
56. Shabala, L., Cuin, T.A., Newman, I.A. & Shabala, S. (2005). Salinity-induced ion flux patterns from the excised roots of *Arabidopsis* SOS mutants. *Planta*, 222(6), 1041–1050
57. Shi, H. & Zhu, J.K. (2002). SOS4, a pyridoxal kinase gene, is required for root hair development in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 129(2), 585–593. doi: 10.1104/pp.001982
58. Shi, H., Ishitani, M., Kim, C. & Zhu, J.K. (2000). The *Arabidopsis thaliana* salt tolerance gene SOS1 encodes a putative Na⁺/H⁺ antiporter. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2000, 97(12), 6896–6901. doi: 10.1073/pnas.120170197

59. Shi, H., Kim, Y.S., Guo, Y., Stevenson, B. & Zhu, J.K. (2003). The Arabidopsis SOS5 locus encodes a putative cell surface adhesion protein and is required for normal cell expansion. *Plant Cell*, 15(1), 19–32. doi: 10.1105/tpc.007872
60. Shi, H., Xiong, L., Stevenson, B., Lu, T. & Zhu, J.K. (2002). The Arabidopsis salt overly sensitive 4 mutants uncover a critical role for vitamin B6 in plant salt tolerance. *Plant Cell*, 14(3), 575–588. doi: 10.1105/tpc.010417
61. Shi, Yuanchun (1996). Saline-alkali soil improvement. Diagnosis, management and improvement. Beijing: Agriculture Press, 153
62. Shigeoka, S., Ishikawa, T., Tamoi, M., Miyagawa, Y., Takeda, T., Yabuta, Y. & Yoshimura, K. (2002). Regulation and function of ascorbate peroxidase isoenzymes. *Journal of Experimental Botany*, 53(372), 1305–1319. doi: 10.1093/jexbot/53.372.1305
63. Skliar, V. H. (2015). Ekolohichna fiziologhiia roslyn [Ecological physiology of plants]. Sumy: Universytetska knyha, 271 (in Ukrainian).
64. Smirnov, N. & Cumbes, Q. J. (1989). Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes. *Phytochemistry*, 28(4), 1057–1060. doi: 10.1016/0031-9422(89)80182-7
65. Suga, S., Komatsu, S. & Maeshima, M. (2002). Aquaporin isoforms responsive to salt and water stresses and phytohormones in radish seedlings. *Plant and Cell Physiology*, 43(10), 1229–1237. doi: 10.1093/pcp/pcf148
66. Tamura, T., Hara, K., Yamaguchi, Y., Koizumi, N. & Sano, H. (2003). Osmotic stress tolerance of transgenic tobacco expressing a gene encoding a membrane-located receptor-like protein from tobacco plants. *Plant Physiology*, 131(2), 454–462. doi: 10.1104/pp.102.011007
67. Tanaka, N. & Mitsui, S. (2005). Expression and function of proteins during development of the basal region in rice seedlings. *Molecular and Cell Proteomics*, 4(6), 796–808. doi: 10.1074/mcp.M400211-MCP200
68. Tanaka, N., Mitsui, S., Nobori, H., Nobori, H. & Komatsu, S. (2005). Expression and function of proteins during development of the basal region in rice seedlings. *Molecular and Cell Proteomics*, 4(6), 796–808. doi: 10.1074/mcp.M400211-MCP200
69. Vaidyanathan, H., Sivakumar, P., Chakrabarty, R. & Thomas, G. (2003). Scavenging of reactive oxygen species in NaCl-stressed rice (*Oryza sativa* L.) – differential response in salt-tolerant and sensitive varieties. *Plant Science*, 165(6), 1411–1418. doi: 10.1016/j.plantsci.2003.08.005
70. Wang, J., Zhang, H. & Allen, R.D. (1999). Over expression of an Arabidopsis peroxisomal ascorbate peroxidase gene in tobacco increases protection against oxidative stress. *Plant and Cell Physiology*, 40(7), 725–732.
71. Wu, S. J., Ding, L. & Zhu, J. K. (1996). SOS1, a genetic locus essential for salt tolerance and potassium acquisition. *Plant Cell*, 8(4), 617–627. doi: 10.1105/tpc.8.4.617
72. Yamada, S., Katsuhara, M. & Kelly, W. B. (1995). A family of transcripts encoding water channel proteins: tissue-specific expression in the common ice plant. *Plant Cell*, 7, 1129–1142. doi: 10.1105/tpc.7.8.1129
73. Yamaguchi, T. & Blumwald, E. (2005). Developing salt-tolerant crop plants: challenges and opportunities. *Trends Plant Sci.*, 10, 615–620. doi: 10.1016/j.tplants.2005.10.002
74. Yazici, I., Türkan, I., Sekmen, A.H. & Demiral, T. (2007). Salinity tolerance of purslane (*Portulaca oleracea* L.) is achieved by enhanced antioxidative system, lower level of lipid peroxidation and proline accumulation. *Environmental and Experimental Botany*, 61(1), 49–57. doi: 10.1016/j.envexpbot.2007.02.010
75. Yoshihara, Y., Kiyosue, T., Katagiri, T., Ueda, H., Mizoguchi, T., Yamaguchi-Shinozaki, K., Wada, K., Harada, Y. & Shinozaki, K. (1995). Correlation between the induction of a gene for A-pyrroline-5-carboxylate synthetase and accumulation of proline in Arabidopsis thaliana under osmotic stress. *Plant Journal*, 7(5), 751–760. doi: 10.1046/j.1365-313x.1995.07050751.x
76. Zhang, Xiaolei., Nie, Yuzhe & Li, Yuhua (2008). Cell signal transduction in plants under salt stress. *Biotechnology Communications*, 19(3), 468–471.
77. Zhao, Kefu (1995). Halophytes of China. *International Symposium on High Salinity Tolerant Plants Volume: Biology of Salt Tolerant Plants*, 284–293.
78. Zhu, H. & Snyder, M. (2003). Protein chip technology. *Current Opinon in Chemical Biology*, 7(1), 55–63. doi: 10.1016/S1367-5931(02)00005-4
79. Zhu, J. K. (2001). Plant salt tolerance. *Trends in Plant Science*, 2001, 6 (2), 66–71 doi: 10.1016/S1360-1385(00)01838-0
80. Zhu, J. K. Regulation of ion homeostasis under salt stress (2003). *Curr Opin Plant Biol*, 6, 441. doi: 10.1016/S1369-5266(03)00085-2
81. Zhu, J.K. (2001). Plant salt tolerance. *Trends in Plant Science*, 6(2), 66–71. doi: 10.1016/S1360-1385(00)01838-0
82. Zhu, J.K. Regulation of ion homeostasis under salt stress (2003). *Current Opinon in Plant Biology*, 6(5), 441–445. doi: 10.1016/S1369-5266(03)00085-2

He Songtao, PhD student, Sumy National Agrarian University, Sumy, Ukraine

Physiological and biochemical aspects of the response of plants to soil salinization (overview)

At the current stage, about 20% of the world's arable lands are subject to salinization, and the annual losses of world agriculture due to the spread of such lands reach about 12 billion dollars. Establishing the mechanisms underlying the adaptation of plants to this environmental factor is an urgent scientific problem, important from both a theoretical and a practical point of view. The publication, based on the analysis of literary sources, provides information on the physiological and biochemical aspects of the response of plants to soil salinity. The changes that occur in the plant under the influence of salt stress and in the process of counteracting it are highlighted. It is noted that osmotic stress can occur in plants against the background of salinity. This changes water-related parameters, including cell water content, water potential, and osmotic potential. There

is a decrease in the rate of leaf growth, a change in the state of the stomata and the process of photosynthesis, and the growth of shoots is inhibited. The accumulation of a large number of salt ions forces plants to use more energy to absorb water from the soil and maintain internal homeostasis. It was noted that under the influence of salt stress, the accumulation of reactive oxygen species increases and oxidative damage to cells and their structures occurs. This negatively affects the stability of proteins. Peroxidation of membrane lipids is also a marker of oxidative damage to plants under salt stress conditions. It is shown that studies of the mechanism of adaptation of plants to stress have moved from the physiological and ecological level to the molecular level. At the same time, five salt tolerance genes (SOS1-SOS5) were identified. It has been proven that the means of overcoming oxidative stress is the activation of antioxidant enzymes and the synthesis of protective proteins, in particular LEA proteins, which have the ability to counteract dehydration and protect cells against osmotic stress. The given facts prove that the response of plants to the effect of high concentrations of salts is complex and complex and includes many coordinated processes. A number of them are still under active study. Therefore, the success of elucidating the mechanisms of salt resistance of plants is closely related to the general development of science. At the current stage, the level of detail in solving the problem has significantly increased thanks to the use of the latest methods and technologies, including those that make it possible to reveal the essence of adaptation processes, starting from the molecular level and the implementation of genetic control.

Key words: soil salinity, halophytes, salt stress, osmotic stress, adaptation.