

Научная статья
УДК 633.63:575.174.015. 3
doi: 10.28983/asj.y2023i1pp64-70

Гены устойчивости к засолению у сахарной свеклы

Татьяна Петровна Федулова, Татьяна Сергеевна Руденко, Арпине Артаваздовна Налбандян, Александр Владимирович Моисеенко

ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт сахарной свеклы и сахара им. А.Л. Мазлумова», Воронежская область, Рамонский район, Россия

e-mail: arpnal@rambler.ru

Аннотация. Изучены гены устойчивости к засолению в селекционных материалах сахарной свеклы. Эксперимент проводили с гибридами сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.): F₁19170 (ВНИИСС), Кариока, Митика, Хамбер (Lion Seeds), Льговка (Льговская ОСС). Исследовали экспрессию генов, кодирующих аскорбатпероксидазу и *NHX*-антипортеры. В работе были применены специфические праймеры: APX, *NHX1*, *NHX4.1*, *NHX5.1*, *NHX5*. В результате изучения генов *NHX1*, *NHX4* и *NHX5* были отобраны генотипы сахарной свеклы: MS17070, Оп18094, F₁19170 и гибрид Льговской ОСС, Хамбер. По результатам анализа экспрессии генов установлена ключевая роль гена *NHX5* в формировании устойчивости к засолению. По активности аскорбатпероксидазы также наиболее высокие показатели выявлены у отечественных генотипов MS17070 (115,01 Е/мг при 70 мМ NaCl), Оп18094 (42,3 Е/мг при 70 мМ NaCl) и у Хамбер (68,6 Е/мг при 70 мМ NaCl). Достаточно высокий уровень активности АПО показан у F₁19170 (18,8 Е/мг при 150 мМ NaCl) и гибрида Льговской ОСС (13,2 Е/мг при 150 мМ NaCl). Установлено, что в формировании устойчивости к засолению особый вклад вносят гены *BvNHX1* и *BvNHX5*, то есть они могут работать как самостоятельные единицы. Наоборот, *BvNHX4*, предположительно, работает только совместно с ними, и при ингибировании *BvNHX1* и *BvNHX5* он не может обеспечить стабильную устойчивость.

Ключевые слова: сахарная свекла; ПЦР-РВ; специфические праймеры; гены устойчивости к засолению; аскорбатпероксидаза.

Для цитирования: Федулова Т. П., Руденко Т. С., Налбандян А. А., Моисеенко А. В. Гены устойчивости к засолению у сахарной свеклы // Аграрный научный журнал. 2023. № 1. С. 64–70. <http://10.28983/asj.y2023i1pp64-70>.

AGRONOMY

Original article

Resistance genes of salinization in sugar beet

Tatyana P. Fedulova, Tatyana S. Rudenko, Arpine A. Nalbandyan, Aleksandr V. Moiseenko

Federal State Budgetary Scientific Institution “The A.L. Mazlumov All-Russian Research Institute of Sugar Beet and Sugar”, Voronezh region, Ramonsky district, Russia

e-mail: arpnal@rambler.ru

Abstract. Aim of the investigations was to study genes of resistance to salinization in sugar beet breeding materials. The experiment was conducted using the sugar beet hybrids (*Beta vulgaris* L.): F119170 (VNISS), Karioka, Mitika and Humber (Lion Seeds), Lgovka (Lgovskaya OSS). Expression of genes coding ascorbate peroxidase and *NHX*-antiporter were studied. In the work, specific primers were used: APX, *NHX1*, *NHX4.1*, *NHX5.1* and *NHX5*. Studying of *NHX1*, *NHX4* and *NHX5* genes resulted in selection of the sugar beet genotypes: MS17070, Op18094, F119170 and Humber, the hybrid of Lgovskaya OSS. From the results of gene expression analysis, a main role of *NHX5* gene in formation of resistance to salinization was determined. As for ascorbate peroxidase activity, the highest indices were also revealed in the domestic genotypes of MS17070 (115,01 U/mg when treated with 70 mM NaCl), Op18094 (42,3 U/mg when treated with 70 mM NaCl) and Humber (68,6 U/mg when treated with 70 mM NaCl). The sufficiently high level of APO activity was shown both in F119170 (18,8 U/mg when treated with 150 mM NaCl) and the hybrid of Lgovskaya OSS (13,2 U/mg when treated with 150 mM NaCl). It was determined that *BvNHX1* and *BvNHX5* genes made a special contribution to formation of resistance to salinization, i.e. they could work as independent units. On the contrary, *BvNHX4* was supposed to work only together with them and could not provide stable resistance when *BvNHX1* and *BvNHX5* were inhibited.

Keywords: sugar beet; PCR RV; specific primers; resistance to salinization genes; ascorbate peroxidase.

For citation: Fedulova T. P., Rudenko T. S., Nalbandyan A. A., Moiseenko A. V. Resistance genes of salinization in sugar beet. Agrarnyy nauchnyy zhurnal = Agrarian Scientific Journal. 2023;(1):64–70. (In Russ.). <http://10.28983/asj.y2023i1pp64-70>.





Введение. Сахарная свекла, как и любое другое растение, на всех стадиях вегетации находится под воздействием абиотических (температура, влажность воздуха и почвы, осадки, засоление, засуха, тяжелые металлы), биотических (наличие вредителей, заболеваний) и антропогенных факторов (сельскохозяйственные операции на этапах возделывания культуры – почвообработка, химвисполки, внесение минеральных удобрений). Если эти факторы находятся в равновесии, растения не испытывают стресс и могут максимально реализовать генетический потенциал продуктивности. В случае отклонения показателей в группах факторов от нормальных значений растения попадают в неблагоприятные условия и испытывают стресс, который проявляется в задержке роста и развития, в результате чего происходит снижение потенциала продуктивности и качества конечной продукции [6, 7, 11]. Поэтому выявление и отбор на ранних этапах развития растений сахарной свеклы, несущих в своем геноме гены устойчивости к биотическим и абиотическим стресс-факторам окружающей среды, имеет большое значение при создании нового исходного материала.

Значительное отрицательное влияние на растения сахарной свеклы оказывают абиотические факторы, такие как засуха, засоление, тяжелые металлы, кислотность почвы и другие, что сказывается на урожайности культуры. Системы исследования стресса засухи у растений привели к идентификации большого количества генов, белков и метаболитов, которые отвечают на сильный стресс засухи или на высыхание. Однако, несмотря на выявление многих генов, окончательное понимание механизмов устойчивости к засухе, которые позволяют некоторым видам сохраняться в экстремальных условиях окружающей среды и способствовать повышению устойчивости к засухе и стабильности урожая растений, не ясно.

Большое количество соли, накапливающейся в почве, препятствует впитыванию воды семенами, вызывает дисбаланс питательных веществ, ферментативное торможение и метаболическую дисфункцию, что приводит к снижению скорости фотосинтеза [4, 8, 9]. В долгосрочном эволюционном процессе растения формируют физиологический механизм адаптации в ответ на солевой стресс. Большой успех в решении и понимании проблемы адаптации растений к засолению достигнут с развитием методов молекулярной генетики, что позволило идентифицировать многие гены, активирующиеся при засолении. Выявлено, что в ответ на повышение концентрации NaCl увеличивается уровень экспрессии генов, контролируемых белки семейства NHX-антипортеров, локализованных на клеточной и вакуольной мембранах [1, 2, 5, 10].

В связи с этим выявление специфических ДНК-маркеров для молекулярного маркирования и отбора селекционного материала с генами устойчивости к абиотическим стрессорам (засоление, засуха) является актуальным направлением исследований.

Цель исследований – изучение генов устойчивости к засолению в селекционных материалах сахарной свеклы.

Методика исследований. Эксперимент проводили с гибридами сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.): F₁19170 (ВНИИСС, лаборатория селекции сахарной свеклы на стерильной основе), Кариока, Митика, Хамбер (Lion Seeds), Льговка (Льговская ООС). Семена проращивали в почве, содержащей вермикулит, и ежедневно поливали. Отобранные однородные проростки переносили в 5-литровые темные пластиковые контейнеры. Растения выращивали при температуре 25 °С в тепличных условиях. Через десять дней после посадки проростки обрабатывали раствором хлорида натрия (NaCl) в следующих концентрациях: 3мМ (контроль), 70, 150, 210 и 280 в течение 20 дней. Каждая обработка содержала четыре проростка в трехкратной биологической повторности. Для молекулярно-генетического анализа отбирали растения после 20 дней обработки для исследования экспрессии генов, кодирующих аскорбатпероксидазу и NHX-антипортеры.

Выделение РНК производили реагентом Extract RNA (Evrogen, Россия) в соответствии с протоколом производителя. Качество РНК оценивали электрофорезом в 2%-м агарозном геле, дополненном 2,2 М формальдегидом. Концентрацию РНК измеряли с помощью анализатора Qubit® RNA HS AssayKit (ThermoFisherScientific, США) на флуориметре Qubit 2.0 (ThermoFisherScientific). Обратную транскрипцию осуществляли с использованием M-MuLV



(SybEnzyme, Россия) и Eppendorf Mastercycler Personal в соответствии с протоколом производителя. ОТ-ПЦР проводили с использованием SYBR Green I в системе реального времени Bio-Rad CFX96TM (Bio-Rad, США). Для определения оптимальной для амплификации температуры применяли температурный градиент. Финальная программа для *BvNHX1* и *BvNHX5* включала 95 °C, 5' + ((95 °, 10" + 59,5 °C, 30" + 72 °C, 30") × 40) и 95 °C, 5' + ((95 °, 10" + 60,7 °C, 30" + 72 °C, 30") × 40) – для *BvNHX4* и *APX*.

Выделение геномной ДНК из растительной ткани осуществляли при помощи 20 % SDS и 7,5 М ацетата аммония, а также наборами для выделения ДНК (ООО «Синтол») [3]. Качество выделенной ДНК определяли путем электрофореза в 1,2%-м агарозном геле в присутствии бромистого этидия. Полученная ДНК растворялась в 10 мМ трис-НСI-буфера, рН 8,0, содержащем 0,1 мМ ЭДТА, и использовалась для ПЦР-анализа. Классическая полимеразно-цепная реакция была проведена на амплификаторах Genius (Великобритания) и SimpliAmp (By life technologies, Сингапур). Условия проведения ПЦР-реакции оптимизировали в соответствии с характеристиками используемых праймеров. В работе были подобраны/сконструированы и применены специфические праймеры на гены устойчивости к засолению (*APX*, *NHX1*, *NHX4.1*, *NHX5.1*, *NHX5*), см. таблицу [10].

Характеристика использованных специфических праймеров

Праймеры	Нуклеотидная последовательность 5' – 3'	Tm °C
APX-RT	F: GGACTATGCTGCCTCACACA R: ACAGCACTCTGGGCCAATAC	58,4 58,7
APX-RT	F:GGACTATGCTGCCTCACACA R: ACAGCACTCTGGGCCAATAC	60,0 60,0
NHX1-RT	F: TCGATGATTCTTTTCATGAGG R: GCCAACTGCCTCATACTCTG	59,0 59,5
NHX4-RT	F: TCCTACAAATGATCCGCTGATATCTC R: TGACGACGTA AACATGACCAAGTAC	60,0 59,0
NHX5.1-RT	F: CAGCACGGTAACGTTCTTTCT R: ATTTAGTGGCAACAGCGGGA	59,5 59,0

Результаты исследований. На негативное влияние абиотических факторов растения отвечают программируемыми изменениями экспрессии генов на уровнях транскрипции, процессинга и трансляции мРНК. Важным направлением наших исследований является идентификация генов устойчивости к абиотическому фактору – засолению, изучение уровня их экспрессии. Большой успех в решении проблемы адаптации растений к засолению достигнут с развитием методов молекулярной генетики, что позволило идентифицировать многие гены, активирующиеся при засолении. Так, выявлено, что в ответ на повышение концентрации NaCl увеличивается уровень экспрессии генов, контролирующих белки семейства NHX-антипортеров. К генам *NHX1*, *NHX4* и *NHX5* из семейства указанных антипортеров нами было использовано 4 специфических праймера (*NHX1*, *NHX4.1*, *NHX5.1*, *NHX5*) для классической ПЦР и 4 праймера (*NHX1-RT*, *NHX4-RT*, *NHX5.1-RT*) – для ПЦР в реальном времени. Все праймеры были созданы с помощью Primer BLAST.

В результате проведенных молекулярно-генетических исследований с данными праймерами у изученных генотипов получены ожидаемые ПЦР-продукты длиной 140, 250 и 700 п.н. соответственно. То, что результаты проведенных молекулярно-генетических исследований позволили установить наличие генов устойчивости к засолению во всех изученных образцах свеклы, не случайно. Так как данный ген относится к генам «домашнего хозяйства», присутствующим у всех растений. В частности, у сахарной свеклы как у вида, относящегося к умеренно солеустойчивым (рис. 1).

2 3 4 5 K- M 1 2 3 4 5 K- M 1 2 3 4 5

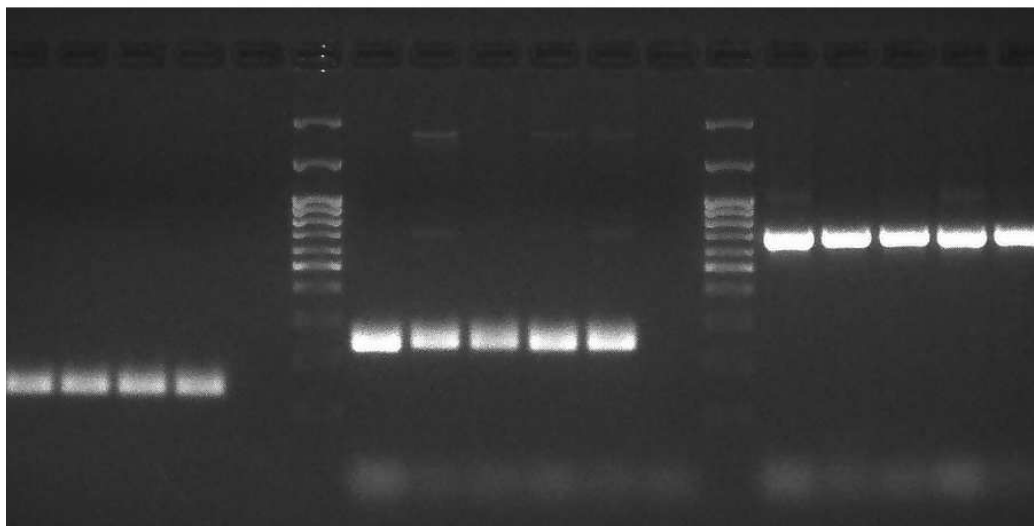


Рис. 1. Электрофоретическое разделение ПЦР-ампликонов, полученных с праймерами *NHX4*, *NHX5*, *NHX5.1* (2020 г.).

Обозначения образцов: 1 – Портланд, 2 – *On18094*, 3 – *Хамбер*, 4 – *F₁18092*, 5 – *MC17070*, K (ПЦР-смесь без ДНК), M – маркер молекулярных масс ДНК *GeneRuler™* (*ThermoScientific*, США)

Далее проводили измерение относительного уровня экспрессии генов *NHX1*, *NHX4*, *NHX5*, ответственных за устойчивость растений к засолению, методом ПЦР в реальном времени. Какой-либо четкой корреляции показателей экспрессии с использованными концентрациями соли при моделировании эксперимента мы не прослеживали. Возможно, это связано с потенциальной устойчивостью сахарной свеклы к засолению, о чем может свидетельствовать экспрессия генов в контрольных образцах при невысоких концентрациях NaCl. Тем не менее, если сравнивать показатели экспрессии среди генов, то наблюдается заметное увеличение экспрессии гена *NHX*-антипортера *NHX5* (рис. 2). Предположительно, именно стабильная работа данного гена и обеспечивает защиту растений сахарной свеклы от негативного влияния больших концентраций соли. Вследствие анализа ранее проведенного исследования мы также пришли к выводу, что в формирование устойчивости к засолению особый вклад вносят гены *BvNHX1* и *BvNHX5*, то есть они могут работать как самостоятельные единицы. Наоборот, *BvNHX4*, предположительно, работает только совместно с ними, и при ингибировании *BvNHX1* и *BvNHX5* он не может обеспечить стабильную устойчивость.

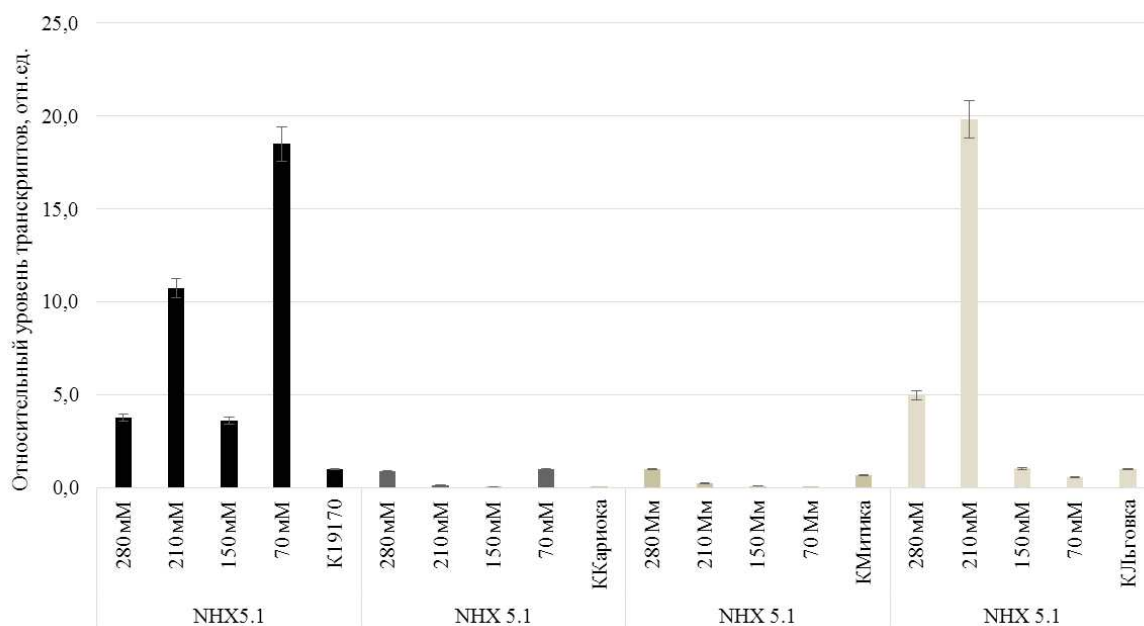


Рис. 2. Экспрессия гена *BvNHX5* из образцов *B. vulgaris* (гибриды: *F₁ 19170*, *Кариока*, *Митика*, *F₁ Льговская ОСС*) в условиях засоления (280, 210, 150, 70 и 3 мМ NaCl, соответственно). За контроль взят показатель при засолении 3 мМ NaCl



Активность аскорбатпероксидазы (ЕС 1.11.1.11) в листьях сахарной свеклы изучали при действии 3 мМ раствора NaCl в качестве контроля, а также при действии 70, 150, 210 и 280 мМ раствором NaCl в качестве индуктора солевого стресса по модифицированной методике Nakano, Asada, 1981 (рис. 3). Метод основан на регистрации снижения оптической плотности раствора при окислении аскорбата при длине волны 290 нм. Измерения проводили на спектрофотометре СФ-104.

Анализируя результаты, полученные при биохимическом анализе генотипов в ответ на солевой стресс, мы наблюдали закономерное повышение активности фермента аскорбатпероксидазы на повышение концентрации NaCl в растворе с 3 до 70 мМ у всех тестируемых образцов. Самый высокий прирост активности отмечали у гибрида селекции Льговской ОСС. При повышении концентрации раствора NaCl с 70 до 150 мМ наблюдали резкое повышение активности аскорбатпероксидазы у генотипа ОП19170, а также увеличение активности у растений гибридов Кариока, Митика и Льговская ОСС. Эти данные коррелируют с результатами экспрессии гена *APX 1*. Далее при увеличении концентрации NaCl до 210 мМ происходило неравномерное изменение активности у исследуемых образцов: у растений гибрида Кариока увеличился уровень активности аскорбатпероксидазы, что говорит об его устойчивости к засолению. Активность фермента у сростноплодного опылителя ОП19170 и гибрида Льговской ОСС при 210 мМ была ниже показателя при 150 мМ NaCl. То есть, если фаза адаптации при 70 мМ NaCl у этих генотипов проходила на оптимальном уровне, то при 210 мМ NaCl происходило истощение растительного организма. У гибрида Митика активность аскорбатпероксидазы осталась на том же уровне, что и при концентрации NaCl 150 мМ. При увеличении концентрации NaCl до 280 мМ происходило закономерное уменьшение активности аскорбатпероксидазы, которое, по-видимому, также свидетельствует об угнетении метаболических процессов в растительном организме. Тем не менее, повышение концентрации соли в среде до 280 мМ ведет к увеличению экспрессии гена *APX* у всех образцов.

Относительный уровень экспрессии гена *APX1*, ответственного за работу фермента аскорбатпероксидазы, изменялся при действии различных стресс-факторов, вызывающих ОС (окислительный стресс), что свидетельствует о наличии cis-элемента в промоторной части гена. Работа гена была оценена методом ПЦР в реальном времени (рис. 4).

Результаты ПЦР-анализа в режиме реального времени подтвердили основные данные, полученные при оценке активности аскорбатпероксидазы на спектрофотометре. Отечественные селекционные материалы (F₁19170 и гибрид селекции Льговской ОСС) сохраняли относи-

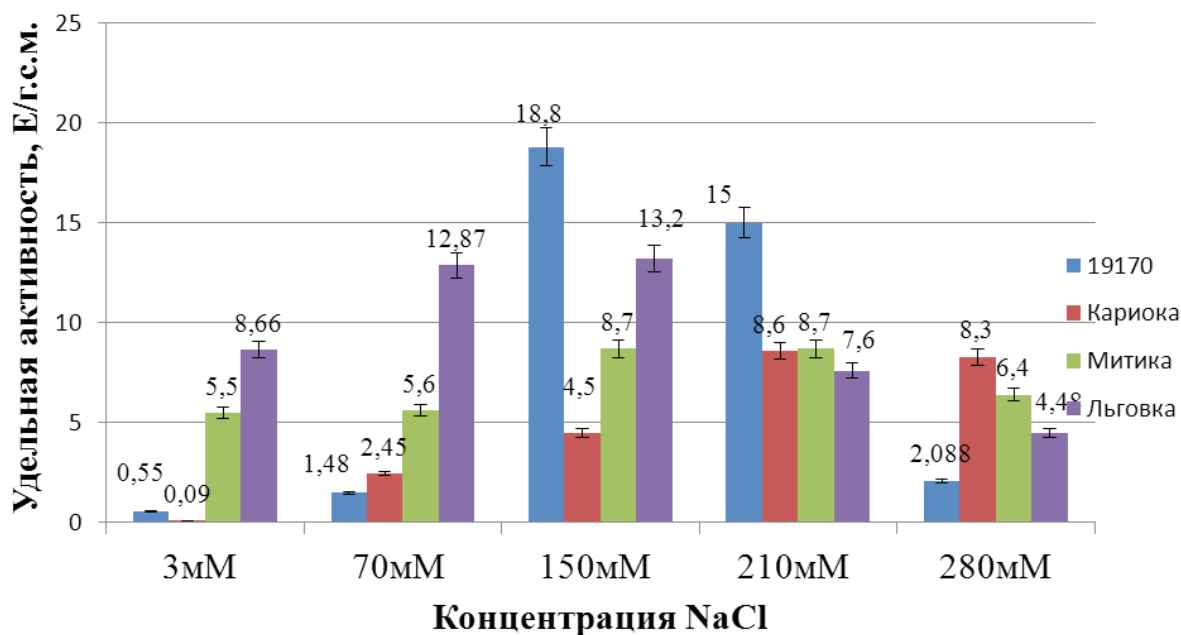


Рис. 3. Удельная активность аскорбатпероксидазы при концентрациях раствора NaCl 3, 70, 150, 210 и 280 мМ соответственно



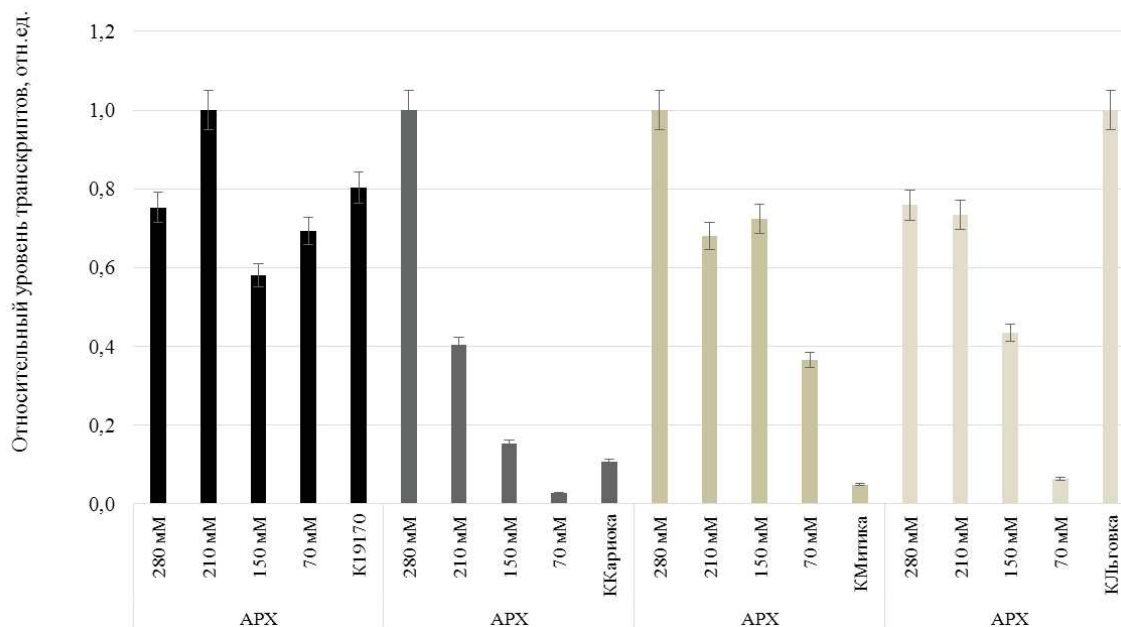


Рис. 4. Экспрессия гена *APX* (гибриды: F_1 19170, Кариока, Митика, F_1 Льговская ОСС) в условиях засоления (280, 210, 150, 70 и 3 мМ NaCl соответственно). В качестве контроля использован показатель при засолении 3 мМ NaCl

тельно высокий уровень экспрессии гена *APX1* и при стрессе, вызванном критической концентрацией NaCl (280 мМ), что свидетельствует об их повышенной устойчивости к засолению. Интересно, что при средних (переходных) значениях (70 мМ) происходит небольшое угнетение растений, так называемый адаптационный период, после чего опять повышается уровень защитных механизмов.

Заключение. В результате изучения генов *NHX1*, *NHX4* и *NHX5* были отобраны генотипы сахарной свеклы с генами устойчивости к засолению MC17070, Оп18094, F_1 19170 и гибрид Льговской ОСС. Высокий уровень относительной экспрессии показал и иностранный гибрид Хамбер. По результатам анализа экспрессии генов установлена ключевая роль гена *NHX5* в формировании устойчивости к засолению. По активности аскорбатпероксидазы также наиболее высокие показатели выявлены у отечественных генотипов MC17070 (115,01 Е/мг при 70 мМ NaCl), Оп18094 (42,3 Е/мг при 70 мМ NaCl) и у Хамбер (68,6 Е/мг при 70 мМ NaCl), 2020 г. Достаточно высокий уровень активности АПО показан и у F_1 19170 (18,8 Е/мг при 150 мМ NaCl), а также у гибрида Льговской ОСС (13,2 Е/мг при 150 мМ NaCl).

Маркер-ассоциированная селекция позволяет ускорить и намного упростить процесс создания устойчивых к засолению гибридов сахарной свеклы. В случае доказанного факта сонаследования целевого гена и сцепленного с ним молекулярного маркера отпадает необходимость оценки отбираемых растений по фенотипу (например, создание абиотических стрессовых условий и т.д.), которая в ряде случаев связана со значительными трудозатратами и технически трудно выполнима. Генетические маркеры играют исключительно важную роль в изучении наследственной конституции организма и особенно в оценке исходного селекционного материала, поскольку облегчают контроль над включением «положительных/негативных» генетических факторов от родительских форм в создаваемые гибриды.

Представленное направление исследований имеет важную как теоретическую, так и практическую значимость для селекции данной культуры. Исследования будут способствовать созданию и совершенствованию устойчивых растений сахарной свеклы и позволят дифференцировать новые формы в селекционном процессе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Adler G., Blumwald E., Bar-Zvi D. The sugar beet gene encoding the sodium/proton exchanger 1 (BvNHX1) is regulated by a MYB transcription factor // *Planta*. 2010;232:187–195.





2. Geng G., Chunhua L., Stevanato P., Li R., Liu H., Yu L., Wang Y. Transcriptome Analysis of Salt-Sensitive and Tolerant Genotypes Reveals Salt-Tolerance Metabolic Pathways in Sugar Beet // *International Journal of Molecular Sciences*. 2019;20(23):5910.
3. Hussein A.S., Nalbandyan A.A., Fedulova T.P., Bogacheva N.N. Efficient and nontoxic DNA isolation method for PCR analysis // *Russian Agricultural Sciences*. 2014;40(3):177–178.
4. Lv X., Chen S., Wang Y. Advances in Understanding the Physiological and Molecular Responses of Sugar Beet to Salt Stress // *Front. Plant Sci*. 2019;(10):1431.
5. Rodríguez-Rosales M., Gálvez F., Huertas R., Aranda M., Baghour M., Cagnac O., Venema K. Plant NHX cation/proton antiporters // *Plant Signaling & Behavior*. 2009;4(4):265–276.
6. Shafaqat A., Muhammad R., Muhammad F., Yong S., Muhammad I., Muhammad R., Muhammad S., Mohammad I., Ahmad N. Biochar soil amendment on alleviation of drought and salt stress in plants: a critical review // *Environmental Science and Pollution Research*. 2017;24:12700–12712.
7. Skorupa M., Gołębiewski M., Kurnik K., Niedojadło J., Kęsy J., Klamkowski K. Salt stress vs. salt shock - the case of sugar beet and its halophytic ancestor // *BMC Plant Biology*. 2019;19:57.
8. Wang Y., Stevanato P., Yu L., Zhao H., Sun X., Sun F., Li J., Geng G. The physiological and metabolic changes in sugar beet seedlings under different levels of salt stress // *J Plant Res*. 2017;130(6):1079–1093.
9. Wedeking R., Mahlein A.-K., Steiner U., Oerke E.-C., Goldbach H. E., Wimmer M. A. Osmotic adjustment of young sugar beets (*Beta vulgaris*) under progressive drought stress and subsequent rewatering assessed by metabolite analysis and infrared thermography // *Funct. Plant Biol*. 2017;44:119–133.
10. Wu G., Wang J., Li S. Genome-Wide Identification of Na⁺/H⁺ Antiporter (*NHX*) Genes in Sugar Beet (*Beta vulgaris* L.) and Their Regulated Expression under Salt Stress // *Genes*. 2019;(1):401.
11. Yolcu S., Alavilli H., Ganesh P., Asif M., Kumar M., Song K. An Insight into the Abiotic Stress Responses of Cultivated Beets (*Beta vulgaris* L.) // *Plants*. 2022;11(1):12.

REFERENCES

1. Adler G., Blumwald E., Bar-Zvi D. The sugar beet gene encoding the sodium/proton exchanger 1 (BvNHX1) is regulated by a MYB transcription factor. *Planta*. 2010;232:187–195.
2. Geng G., Chunhua L., Stevanato P., Li R., Liu H., Yu L., Wang Y. Transcriptome Analysis of Salt-Sensitive and Tolerant Genotypes Reveals Salt-Tolerance Metabolic Pathways in Sugar Beet. *International Journal of Molecular Sciences*. 2019;20(23):5910.
3. Hussein A.S., Nalbandyan A.A., Fedulova T.P., Bogacheva N.N. Efficient and nontoxic DNA isolation method for PCR analysis. *Russian Agricultural Sciences*. 2014;40(3):177–178.
4. Lv X., Chen S., Wang Y. Advances in Understanding the Physiological and Molecular Responses of Sugar Beet to Salt Stress. *Front. Plant Sci*. 2019;(10):1431.
5. Rodríguez-Rosales M., Gálvez F., Huertas R., Aranda M., Baghour M., Cagnac O., Venema K. Plant NHX cation/proton antiporters. *Plant Signaling & Behavior*. 2009;4(4):265–276.
6. Shafaqat A., Muhammad R., Muhammad F., Yong S., Muhammad I., Muhammad R., Muhammad S., Mohammad I., Ahmad N. Biochar soil amendment on alleviation of drought and salt stress in plants: a critical review. *Environmental Science and Pollution Research*. 2017;24:12700–12712.
7. Skorupa M., Gołębiewski M., Kurnik K., Niedojadło J., Kęsy J., Klamkowski K. Salt stress vs. salt shock - the case of sugar beet and its halophytic ancestor. *BMC Plant Biology*. 2019;19:57.
8. Wang Y., Stevanato P., Yu L., Zhao H., Sun X., Sun F., Li J., Geng G. The physiological and metabolic changes in sugar beet seedlings under different levels of salt stress. *J Plant Res*. 2017;130(6):1079–1093.
9. Wedeking R., Mahlein A.-K., Steiner U., Oerke E.-C., Goldbach H. E., Wimmer M. A. Osmotic adjustment of young sugar beets (*Beta vulgaris*) under progressive drought stress and subsequent rewatering assessed by metabolite analysis and infrared thermography. *Funct. Plant Biol*. 2017;44:119–133.
10. Wu G., Wang J., Li S. Genome-Wide Identification of Na⁺/H⁺ Antiporter (*NHX*) Genes in Sugar Beet (*Beta vulgaris* L.) and Their Regulated Expression under Salt Stress. *Genes*. 2019;(1):401.
11. Yolcu S., Alavilli H., Ganesh P., Asif M., Kumar M., Song K. An Insight into the Abiotic Stress Responses of Cultivated Beets (*Beta vulgaris* L.). *Plants*. 2022;11(1):12.

Статья поступила в редакцию 14.04.2022; одобрена после рецензирования 25.04.2022; принята к публикации 29.04.2022.

The article was submitted 14.04.2022; approved after 25.04.2022; accepted for publication 29.04.2022.