

## УСТОЙЧИВОСТЬ ГЕНОТИПОВ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ К СОЛЕВОМУ СТРЕССУ

©2024 г. А. А. Налбандян, кандидат биологических наук, Т. П. Федулова, доктор биологических наук, Т. С. Руденко, А. В. Моисеенко, И. В. Черепухина, кандидат биологических наук

Всероссийский научно-исследовательский институт сахарной свёклы и сахара им. А. Л. Мазлумова,  
396030, Воронежская обл., Рамонский район, пос. ВНИИСС, 86  
E-mail: arpnal@rambler.ru

Исследования проводили с целью отбора устойчивых генотипов сахарной свёклы в условиях, моделирующих солевой стресс, для последующей селекции. В качестве материалов для экспериментов использовали растения сахарной свёклы, выращиваемые в условиях засоления 150 мМ, 280 мМ и 500 мМ. При засолении на уровне 150 мМ у образца РМС-127 наблюдали увеличение активности каталазы относительно контрольных образцов на 33,0 %, О-тип 2113 – на 14,1 %, ОП 021729 – на 81,4 %, МС 020026 – на 5,1 %. При повышении концентрации NaCl до 280 мМ у РМС-127 отмечали увеличение активности супероксиддисмутазы, по сравнению с контролем, на 28,9 %, МС 020022 – на 78,7 %, О-тип 09001 – на 54,3 %, ОП 021722 – на 65,5 %, ОП 021729 – на 67,3 %. В результате количественной ОТ-ПЦР в реальном времени у исследуемых генотипов сахарной свёклы в условиях 150 мМ и 280 мМ засоления выявлена экспрессия гена SOD и CAT. При засолении на уровне 150 мМ экспрессия гена SOD у образцов МС 020026, О-тип 2113 и ОП 021729 возрастала относительно контроля в среднем в 2,5 раза. Максимальный в опыте уровень экспрессии гена SOD отмечен у генотипов МС 020022 и РМС-127 при засолении 280 мМ (в 1,5 раза выше, чем в контроле). У образцов МС 020026, МС 020022, О-тип 09001 наибольшую экспрессию гена регистрировали при засолении 150 мМ и 280 мМ – выше, чем в контроле, в 5 раз, у О-тип 2113 аналогичную ситуацию отмечали в варианте со 150 мМ соли, экспрессия гена увеличивалась в 3 раза. По результатам исследования все исследуемые генотипы могут служить устойчивым к засолению исходным материалом для дальнейшей селекции.

## RESISTANCE OF SUGAR BEET GENOTYPES TO SALT STRESS

A. A. Nalbandyan, T. P. Fedulova, T. S. Rudenko, A. V. Moiseenko, I. V. Cherepukhina

Mazlumov All-Russian Research Institute of Sugar Beet and Sugar,  
396030, Voronezhskaya obl., Ramonskii r-n, pos. VNISS, 86  
E-mail: arpnal@rambler.ru

In this work, using biochemical and molecular genetic approaches, the genotypes of sugar beet were studied under conditions simulating salt stress in order to select stable samples for breeding. Sugar beet plants grown under conditions of 150 mM, 280 mM and 500 mM salinity were used as materials for experiments. Under conditions of 150 mM salinity, samples RMS-127, O-type 2113, OP 021729, MS 020026 showed an increase in catalase activity by 33.0 %, 14.1 %, 81.4 %, 5.1 %, accordingly, with respect to control samples. In these genotypes, with an increase in NaCl concentration to 280 mM, an increase in superoxide dismutase activity was noted, in RMS-127 by 28.9 %, MS 020022 – 78.7 %, O-type 09001 – 54.3 %, OP 021722 – 65.5 %, OP 021729 – 67.3 % relative to the control. As a result of quantitative real-time RT-PCR, the expression of the SOD and CAT genes was detected in the studied sugar beet genotypes under conditions of 150 mM and 280 mM salinity. An increase in the expression of the SOD gene was shown in samples MS 020026, O-type 2113 and OP 021729 at 150 mM salinity, on average 2.5 times relative to the control. The maximum expression level of the SOD gene was established in the genotypes MS 020022 and RMS-127 at 280 mM salinity (1.5 times higher than the control). In MS 020026, MS 020022, O-type 09001, the maximum values of gene expression were recorded at 150 mM and 280 mM of salt, more than 5 times, and 3 times in O-type 2113 at 150 mM of salt, compared with the control. According to the results of the study, all the studied genotypes were selected as salinization-resistant starting material for breeding.

**Ключевые слова:** сахарная свёкла (*Beta vulgaris* L.), солевой стресс, каталаза, супероксиддисмутазы, экспрессия генов, адаптивная реакция.

**Keywords:** *Beta vulgaris* L., salt stress, catalase, superoxide dismutase, gene expression, adaptive response.

Главным направлением селекции сахарной свёклы считают создание гетерозисных гибридов, устойчивых к био- и абиотическим стрессорам. Одно из неблагоприятных состояний почв – засоление, которому в отдельных регионах страны подвержены от 20 до 50 % сельскохозяйственных земель [1]. Из-за засоления снижается плодородие почвы, что отрицательно влияет на онтогенез растений [2].

Засоление и засуха запускают в растениях один и тот же каскад метаболических реакций в ответ на стресс [3, 4]. Сильная засуха и растущая нехватка водных ресурсов представляют собой большую угрозу для выращивания сахарной свёклы.

Один из приоритетных способов повышения эффективности современной селекции – разработка и использование системы молекулярных маркеров для выявления генетической изменчивости и ассоциаций

генов, сцепленных с хозяйственно-важными признаками [5, 6, 7].

При полногеномном ассоциативном исследовании (GWAS) 328 зародышевых плазм сахарной свёклы китайские учёные выявили однонуклеотидные полиморфизмы (SNP) и гены-кандидаты, связанные с устойчивостью к засухе [8]. Они установили 11 локусов, ассоциированных с этим признаком, расположенных на хромосомах 2, 3, 5, 7. Несинонимичными (nonsynonymous) оказались всего 9 из 108946 идентифицированных SNP. В общей сложности обнаружено 13 генов, выраженных у засухоустойчивых генотипов сахарной свёклы, что имеет важное значение для понимания молекулярных механизмов соле- и засухоустойчивости, а также улучшения растений сахарной свёклы [8].

Цель исследований – изучение генотипов сахарной свёклы в условиях, моделирующих солевой стресс,

с использованием молекулярно-генетического метода и отбор устойчивых образцов для селекции.

**Методика.** В качестве материалов для экспериментов были взяты листовые пластинки селекционно ценных генотипов сахарной свёклы селекции Всероссийского научно-исследовательского института сахарной свёклы и сахара имени А. Л. Мазлумова (ФГБНУ «ВНИИСС им. А. Л. Мазлумова») – МС 020026, МС 020022, О-тип 09001, О-тип 2113, ОП 021722, ОП 021729, РМС-127. Они относятся к раздельноплодным мужскостерильным линиям (МС), раздельноплодным опылителям – закрепителям стерильности Оуэн типа (О-тип), сростноплодным гетерозисным опылителям (ОП), характеризуются урожайностью от 39,4 т/га (МС 020026) до 72,1 т/га (гибрид РМС-127) и высоким сбором сахара – от 6,3 и до 16,2 т/га соответственно. Эти линии служат компонентами перспективных гибридов сахарной свёклы и обладают устойчивостью к болезням листового аппарата и корневым гнилям (табл. 1).

Семена сахарной свёклы перечисленных образцов выращивали в лабораторных условиях в вазонах при внесении в автоклавированную почву (чернозем выще-

**Табл. 1. Характеристика изученных генотипов (2022–2023 гг.)**

| Генотип           | Селекционный статус   | Продуктивность    |                 |                   | Устойчивость к болезням   |
|-------------------|---|-------------------|-----------------|-------------------|---|
|                   |   | урожайность, т/га | сахаристость, % | сбор сахара, т/га |   |
| МС 020026         | мужско-стерильная раздельноплодная линия, материнский компонент   | 39,4              | 15,9            | 6,3               | церкоспороз – средняя, корневые гнили – средняя, мучнистая роса – средняя |
| МС 020022         | мужско-стерильная раздельноплодная линия, материнский компонент   | 40,7              | 15,6            | 6,4               | церкоспороз – средняя, корневые гнили – средняя, мучнистая роса – средняя |
| О-тип 09001       | раздельноплодная линия закрепитель стерильности Оуэн-типа (О-тип) | 43,5              | 16,0            | 6,9               | церкоспороз – высокая, корневые гнили – высокая, мучнистая роса – высокая |
| О-тип 2113        | раздельноплодная линия закрепитель стерильности Оуэн-типа (О-тип) | 44,8              | 16,7            | 7,5               | церкоспороз – высокая, корневые гнили – высокая, мучнистая роса – высокая |
| ОП 021722         | сростноплодный опылитель, отцовский компонент                     | 39,9              | 16,7            | 6,5               | церкоспороз – средняя, корневые гнили – высокая, мучнистая роса – высокая |
| ОП 021729         | сростноплодный опылитель, отцовский компонент                     | 38,8              | 16,3            | 6,3               | церкоспороз – средняя, корневые гнили – высокая, мучнистая роса – высокая |
| РМС-127           | гибрид урожайно-сахаристый среднеспелый (N)                       | 72,1              | 22,4            | 16,2              | церкоспороз – средняя, корневые гнили – высокая, мучнистая роса – высокая |
| НСР <sub>05</sub> | --  | 4,6               | 0,2             | 0,9               | --  |

лоченный) следующих концентраций хлорида натрия: 150 мМ, 280 мМ, 500 мМ. Такие варианты засоления связаны с тем, что концентрации 150 мМ NaCl, 280 мМ NaCl вызывают у растений сахарной свёклы «солевой стресс», способствующий увеличению активности антиоксидантных ферментов, каталазы и супероксиддисмутазы, а при 500 мМ NaCl наступает «солевой шок» [9].

Активность каталазы (КФ 1.11.1.6) определяли спектрофотометрическим методом по падению оптической плотности при 240 нм в результате разложения пероксида водорода. За активность фермента принимали разницу между оптической плотностью контрольной и опытной проб [10]. Активность фермента рассчитывали на 1 г сырой массы.

Активность супероксиддисмутазы (СОД, КФ 1.15.1.11) измеряли спектрофотометрическим методом по скорости окисления НАДН в присутствии нитросинего тетразолия и феназинметасульфата при длине волны 560 нм [11]. Активность фермента рассчитывали на 1 г сырой массы.

Для оценки уровня транскрипции генов выделяли РНК с использованием реагента Extract RNA (Evrogen, Россия) в соответствии с протоколом производителя. Качество РНК оценивали электрофорезом в 2 %-ном агарозном геле, дополненном 2,2 М формальдегида. Концентрацию РНК определяли анализатором Qubit® RNA HS Assay Kit (Thermo Fisher Scientific, США) на флуориметре Qubit 2.0 (Thermo Fisher Scientific). Обратную транскрипцию осуществляли с использованием M-MuLV (SibEnzyme, Россия) и Eppendorf Mastercycler Personal в соответствии с протоколом производителя. Количественную 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 генов CAT, MsIC и OSM включала 95 °C, 5' + ((95 °C, 35" + +59,5 °C, 30" + 72 °C, 20") × 32); для SOD 95 °C, 5' + ((95 °C, 35" + 58,5 °C, 30" + 72 °C, 30") × 40). Фрагменты генов амплифицировали с использованием следующих праймеров: SOD, 5'-ACTTGAGGATGACCTTGGCA-3' и 5'-AACACCACAAGCCAACTCTGC-3'; CAT, 5'-GCACAGAGATGAGGAGGTTCG-3' и 5'-ATGGGATGTCTCTCAGCGTG-3'; MsIC, 5'-AGCATGAGAAAAAGCGGCTC-3' и 5'-CCCGCTAGCAACACTAGCAT-3'; OSM, 5'-GCTTACGGAGTGAGCCTTGT-3' и 5'-CAAACCTCTTGGCCCTCGTG-3'. В качестве референсных использовали гены GAPDH и ACTB β-актина. Все праймеры создавали с помощью PrimerBLAST (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/tools/primer-blast>).

Анализ выполняли в трех биологических и трех химических повторениях. Статистический анализ проводили методами дисперсионного анализа с использованием программы Statistica 10 (StatSoft, США). Результаты представлены как среднее значение ± стандартная ошибка среднего.

**Результаты и обсуждение.** Избыточные концентрации соли влияют на растения по-разному, включая ионную токсичность, окислительный стресс, а также снижение клеточного деления и размножения клеток, что приводит к задержке роста и развития, а также к ухудшению выживаемости растений [12, 13].

Растения выработали несколько механизмов, позволяющих либо исключать соль из своих клеток, либо переносить ее присутствие внутри клеток. Одним из таких механизмов служит система антиоксидантного метаболизма, включающая ферменты и неферментативные соединения, которые играют решающую роль как часть защитного механизма [14].

У растений, которые выращивали в условиях засоления, отмечали следующую тенденцию: у образцов РМС-127, О-тип 2113, ОП 021722 при повышении концентрации NaCl до 150 мМ происходило увеличение активности каталазы в среднем в 1,5 раза относительно контроля, у ОП 021729 – в 5,4 раза. Такая ситуация, по-видимому, связана с активацией работы антиоксидантной системы. При этом у образцов МС 020026, МС 020022 и О-тип 09001 в условиях 150 мМ засоления активность каталазы практически не отличалась от контроля.

При увеличении концентрации NaCl до 280 мМ у образцов РМС-127 и МС 020022 наблюдали снижение активности каталазы в 1,2 раза, у номеров МС 020026, О-тип 09001, О-тип 2113 и ОП 021722 – в среднем в 4 раза, по сравнению с контрольными. У ОП 021729 в условиях 280 мМ NaCl активность фермента находилась на уровне контроля.

При засолении 500 мМ у образцов РМС-127 и МС 020022 активность каталазы снижалась, по сравнению с контролем, в среднем в 3 раза, О-тип 2113 и ОП 021722 – в 5,5 раз, ОП 021729 – в 1,8 раз. У образцов МС 020026 и О-тип 09001 наблюдали резкое уменьшение величины этого показателя в 32 и 14,6 раз соответственно, что, вероятно, связано с инактивацией фермента. Такие изменения коррелируют с тенденциями активности другого фермента антиоксидантной защиты – аскорбатпероксидазы, что установлено нашими предыдущими исследованиями [9].

**Табл. 2. Изменение активности каталазы у растений сахарной свёклы в условиях солевого стресса**

| Генотип    | Общая активность каталазы, Е/г с.м. |               |               |             |
|------------|-------------------------------------|---------------|---------------|-------------|
|            | контроль                            | 150 мМ NaCl   | 280 мМ NaCl   | 500 мМ NaCl |
| РМС-127    | 147,9±0,53                          | 220,9±0,82**  | 118,2±0,35**  | 55,2±0,25*  |
| МС 020026  | 205,0±0,46                          | 216,0±0,62*** | 36,7±0,53**   | 6,4±0,26*   |
| МС 020022  | 147,6±0,36                          | 150,2±0,4     | 121,2±0,36*** | 44,8±0,36*  |
| О-тип09001 | 58,2±0,46                           | 29,2±0,3***   | 19,2±0,5**    | 4,0±0,3**   |
| О-тип2113  | 81,9±0,4                            | 95,4±0,52***  | 27,0±0,22**   | 18,2±0,12*  |
| ОП 021722  | 35,3±0,13                           | 46,0±0,25***  | 9,0±0,47**    | 5,3±0,17**  |
| ОП 021729  | 11,8±0,24                           | 63,6±0,67*    | 13,1±0,14***  | 6,6±0,22*** |

\*разница с контрольным образцом соответствующего генотипа статистически значима при  $p < 0,001$ , \*\* $p < 0,01$ , \*\*\* $p < 0,05$ .

При солевом стрессе в различных компартментах растительной клетки происходит увеличение образования супероксидных радикалов, которые генерируются преимущественно в процессе фотосинтеза в результате реакции восстановления кислорода. Далее СОД участвует в восстановлении радикалов до пероксида водорода, который затем может обезвреживаться до дегидроаскорбата под действием аскорбатпероксидазы [15].

У растений сахарной свёклы МС-формы 020022, в отличие от других исследуемых генотипов, наблюдали закономерное увеличение активности СОД относительно контроля при 150 мМ и 280 мМ засолении в 2 и 4,7 раза соответственно. При 500 мМ NaCl активность фермента была ниже, чем в контроле, в 3,4 раза. Аналогичную картину отмечали для генотипа ОП 021729. Однако при 500 мМ засоления активность фермента у этих растений была выше, чем в контрольном образце, в 1,5 раза.

У растений РМС-127 и ОП 021722 активность СОД возрастала в среднем в 2 раза, по сравнению с контролем, только в условиях 280 мМ засоления, а при 500 мМ NaCl она снижалась в среднем в 3 раза относительно контроля. У генотипа О-тип 09001, напротив, активность СОД увеличивалась при 150 мМ и 280 мМ засолении в 3 и 2 раза соответственно, по сравнению с контролем, а при 500 мМ находилась на том же уровне, что и в контрольных условиях.

У генотипа МС 020026 наибольшая активность фермента зарегистрирована только в условиях 150 мМ

засоления (в 1,5 раза выше, чем в контроле), а при 500 мМ она снижалась в 1,5 раза. У образца О-тип 2113 в условиях засоления фермент не проявлял свою активность относительно контрольных условий.

Такие результаты можно объяснить либо низкой солеустойчивостью растений, либо высокой концентрацией супероксидных анион-радикалов, что также приводит к ингибированию фермента.

**Табл. 3. Изменение активности супероксиддисмутазы в растениях сахарной свёклы в условиях солевого стресса**

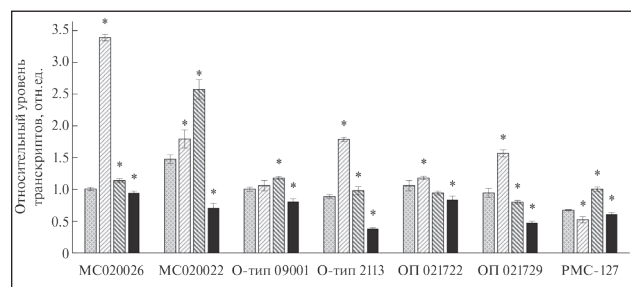
| Генотип     | Общая активность супероксиддисмутазы (Е/г с.м.) |              |             |             |
|-------------|---|--------------|-------------|-------------|
|             | контроль  | 150 мМ NaCl  | 280 мМ NaCl | 500 мМ NaCl |
| РМС-127     | 24,9±0,3  | 27,0±0,21**  | 35,0±0,43** | 10,0±0,38** |
| МС 020026   | 9,8±0,24  | 13,9±0,29**  | 8,9±0,21**  | 6,4±0,19**  |
| МС 020022   | 15,6±0,17                                       | 30,7±0,34*   | 73,3±0,31*  | 4,6±0,15**  |
| О-тип 09001 | 3,2±0,2   | 10,0±0,27*   | 7,0±0,26**  | 2,7±0,31**  |
| О-тип 2113  | 4,3±0,28  | 2,4±0,4**    | 2,3±0,43**  | 3,7±0,39*** |
| ОП 021722   | 3,0±0,1   | 2,6±0,37     | 8,7±0,46*** | 0,75±0,17** |
| ОП 021729   | 1,7±0,12  | 3,26±0,18*** | 5,2±0,2**   | 2,2±0,19*** |

\*разница с контрольным образцом соответствующего генотипа статистически значима при  $p < 0,001$ , \*\* $p < 0,01$ , \*\*\* $p < 0,05$ .

Согласно теории «двухфазного ответа роста на засоление», первоначальный эффект воздействия засоления обусловлен осмотическими изменениями вне обработанных солью клеток и приводит к снижению способности растения поглощать воду (осмотический эффект) [16, 17]. Вторая фаза происходит из-за накопления солей в листьях. Чрезмерные концентрации солей в растительных клетках вызывают угнетение активности ферментов и окислительный стресс [17, 18]. В результате фотосинтеза будет образовываться большое количество активных форм кислорода, удаляемых супероксиддисмутазой с образованием  $H_2O_2$ , который, в свою очередь, метаболизируется каталазой до воды.

Согласно анализу экспрессии гена SOD у генотипов *Beta vulgaris*, которые выращивали в условиях засоления различной концентрации, она, преимущественно, увеличивалась при 150 мМ и 280 мМ NaCl. У образцов МС 020026, О-тип 2113 и ОП 021729 экспрессия гена SOD увеличивалась, относительно контроля, при 150 мМ NaCl в среднем в 2,5 раза, в то время как у генотипов МС 020022 и РМС-127 ее повышение в 1,5 раза происходило при 280 мМ NaCl. У образцов О-тип 09001 и ОП 021722 в условиях 150 мМ и 280 мМ засоления экспрессия гена SOD не изменялась относительно контроля либо незначительно повышалась в 0,5 раз (рис. 1).

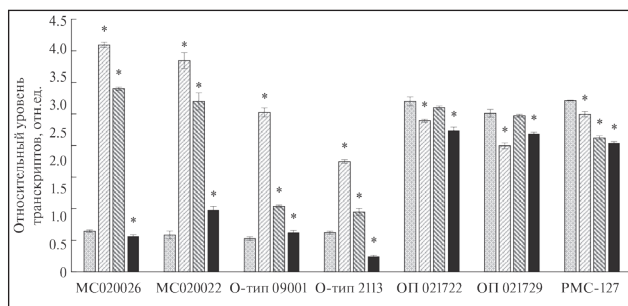
У генотипов МС020022, О-тип 2113 и ОП 021729, выращенных в условиях 500 мМ засоления, экспрессия гена SOD резко снижалась у всех растений в среднем в 3,5 раза, по сравнению с вариантами 150 мМ и 280 мМ. Вероятно, это результат длительного воздействия



**Рис. 1. Изменение относительного уровня транскриптов гена SOD у *Beta vulgaris* L. при действии солевого стресса: К – контрольный образец; \* $p < 0,05$  – статистически значимая разница с контрольным образцом соответствующего генотипа: ■ – К; ▨ – 150 мМ NaCl; ▩ – 280 мМ NaCl; ■ – 500 мМ NaCl.**

высокой концентрацией соли, при которой возникает осмотический шок. Такое количество соли оказывает ингибирующее влияние на рост, фотосинтез и урожайность растений сахарной свеклы. Нарушение фотосинтеза частично связано со снижением содержания хлорофилла из-за более высокой деградации пигментов, вызванной АФК [19]. Косвенно об этом свидетельствует значительное снижение активности супероксиддисмутазы. Однако для О-тип 09001 и сростноплодного опылителя ОП 021722 никакой заметной корреляции между экспрессией гена SOD и концентрацией соли не выявлено. Вероятно, это связано с потенциальной устойчивостью таких генотипов к засолению, о чем может свидетельствовать экспрессия генов в контрольных образцах либо при невысоких концентрациях NaCl. Относительно низкий рост экспрессии SOD у этих образцов, по сравнению с другими, соотносится с активностью супероксиддисмутазы.

Анализ результатов экспрессии гена CAT, кодирующего каталазу, у растений сахарной свеклы продемонстрировал аналогичную зависимость. У образцов MS020026, MS020022, О-тип 09001 при 150 мМ и 280 мМ соли она увеличивалась, по сравнению с контролем, более чем в 5 раз, О-тип 2113 при 150 мМ соли – в 3 раза (рис. 2). Экспрессия гена CAT в условиях засоления у ОП 021722, ОП 021729 и PMC-127 оставалась на уровне контроля, хотя для ОП 021722 и PMC-127 при обработке 150 мМ соли показано увеличение активности каталазы в 1,5 раза, для ОП 021729 – в 5,4 раза. Отсутствие разницы в экспрессии гена CAT между опытными образцами и контрольным у перечисленных генотипов может быть связано с его конститутивной экспрессией.

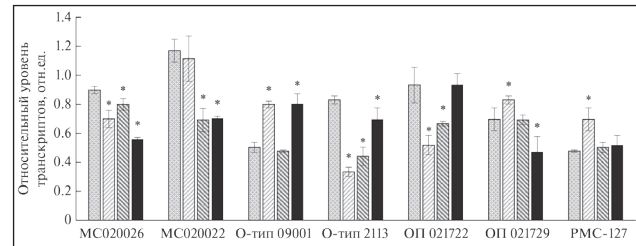


**Рис. 2.** Изменение относительного уровня транскриптов гена CAT у *Beta vulgaris* L. при действии солевого стресса: К – контрольный образец; \* $p < 0,05$  – статистически значимая разница с контрольным образцом соответствующего генотипа: □ – К; ▨ – 150 мМ NaCl; ▩ – 280 мМ NaCl; ■ – 500 мМ NaCl.

Поскольку регуляция тургора сильно зависит от свойств клеточной стенки, исследование экспрессии генов, участвующих в ее динамических изменениях и трансмембранном транспорте, может иметь важное значение для регуляции клеточной экспансии в условиях засоления. В связи с этим, в образцах сахарной свеклы исследовали экспрессию гена MsIC, участвующего в трансмембранном транспорте [16].

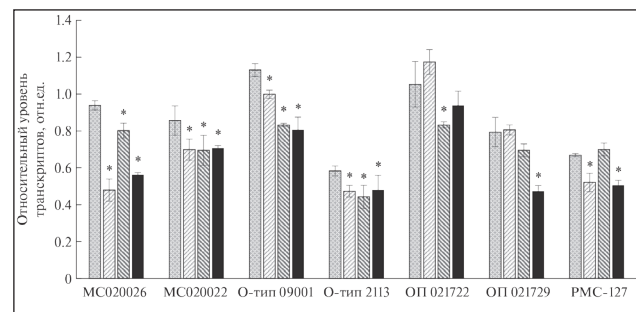
Видимой корреляции между экспрессией гена MsIC и концентрацией соли не отмечено. В условиях 150 мМ засоления у MS 020026, О-тип 2113 и ОП 021722 она снижалась относительно контроля в среднем в 1,6 раза, тогда как у генотипов О-тип 09001, ОП 021729 и PMC-127, наоборот, увеличивалась в среднем в 1,4 раза. При 280 мМ засолении, аналогично засолению 150 мМ, у генотипов MS 020026, О-тип 2113, ОП 021722, а также генотипа MS 020022 экспрессия гена MsIC была снижена относи-

тельно контроля в среднем в 1,5 раза, а у генотипов О-тип 09001, ОП 021729 и PMC-127 оставалась на уровне контрольных образцов. В условиях 500 мМ засоления у образцов MS 020026, MS 020022, О-тип 2113 и ОП 021729 уровень экспрессии гена MsIC снижался относительно контроля в 1,5 раза, у ОП 021722 и PMC-127 – никак не менялся, а у генотипа О-тип 09001 – возрастал в 1,6 раз (рис. 3). Однако эти данные вряд ли можно расценивать как закономерность.



**Рис. 3.** Изменение относительного уровня экспрессии гена MsIC у *Beta vulgaris* L. при действии солевого стресса: К – контрольный образец; \* $p < 0,05$  – статистически значимая разница с контрольным образцом соответствующего генотипа: □ – К; ▨ – 150 мМ NaCl; ▩ – 280 мМ NaCl; ■ – 500 мМ NaCl.

Ген OSM, участвующий в реакции на возбудителей болезней, предположительно, наряду с геном MsIC, может участвовать в механизме адаптации сахарной свеклы к абиотическому стрессу [16]. У всех образцов, обработанных солевым раствором, его экспрессия гена была ниже либо на уровне контроля (рис. 4). Следовательно, можно предположить, что у изученных генотипов сахарной свеклы ген OSM не участвует в адаптации к солевому стрессу.



**Рис. 4.** Изменение относительного уровня экспрессии гена OSM у *Beta vulgaris* L. при действии солевого стресса: К – контрольный образец; \* $p < 0,05$  – статистически значимая разница с контрольным образцом соответствующего генотипа: □ – К; ▨ – 150 мМ NaCl; ▩ – 280 мМ NaCl; ■ – 500 мМ NaCl.

**Выводы.** У образцов PMC-127, О-тип 2113, ОП 021722 в условиях 150 мМ засоления установлено увеличение активности каталазы, по сравнению с контрольными условиями без влияния NaCl, в 1,5 раза, у генотипа ОП 021729 – 5,4 раза. Самым значительным увеличением активности супероксиддисмутазы в условиях 280 мМ засоления (более чем в 2 раза относительно контроля) характеризуются растения гибрида сахарной свёклы PMC-127, мужскостерильной линии MS 020022, сростноплодных опылителей ОП 021722 и ОП 021729. Активность СОД достигала наибольших значений в условиях 150 мМ засоления у растений О-тип 09001 и MS 020026 (в среднем в 3 раза выше, чем в контроле). Эти генотипы отобраны как устойчивый исходный материал для включения в селекционный процесс.

Результаты оценки методом ПЦР в реальном времени относительного уровня транскриптов генов Ms1C и OSM, участвующих в трансмембранном транспорте и реакции на возбудителей болезней, не показали изменения их экспрессии, которая могла быть вызвана солевым стрессом. Вероятнее всего они не участвуют в адаптивной реакции растений сахарной свеклы на стресс.

Экспрессия гена SOD у образцов MC 020026, О-тип 2113 и ОП 021729 при 150 мМ засолении возросла относительно контроля в среднем в 2,5 раза. Наибольший ее уровень у генотипов MC 020022 и РМС-127 отмечен при 280 мМ засолении (в 1,5 раза выше, чем в контроле).

Установлено значительное повышение экспрессии гена САТ относительно контрольных условий у генотипов MC 020026, MC 020022, О-тип 09001 при 150 мМ и 280 мМ засолении (более чем в 5 раз), а также у генотипа О-тип 2113 при 150 мМ соли (в 3 раза).

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ.

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Всероссийского научно-исследовательского института сахарной свёклы и сахара им. А. Л. Мазлумова. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ.

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ.

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

#### Литература.

1. Засоленые почвы России / Е. И. Панкова, Л. А. Воробьева, И. М. Гаджиев и др. М.: Академкнига, 2006. С. 857.
2. Засоление почвы и его влияние на растения / В. В. Иваннищев, Т. Н. Евзрашкина, О. И. Бойкова и др. // Известие Тульского государственного университета. Науки о Земле. 2020. Т. 3. С. 28–42.
3. Chen J., Xia X., Yin W. Expression profiling and functional characterization of a DREB2-type gene from *Populus euphratica* // *Biochemical and Biophysical Research Communications*. 2009. Vol. 378. P. 483–487. doi: 10.1016/j.bbrc.2008.11.071.
4. Analysis of N6-methyladenosine reveals a new important mechanism regulating the salt tolerance of sugar beet (*Beta vulgaris*) / J. Li, J. Wang, Q. Pang, et al. // *Plant Science*. 2023. Vol. 335. Article 111794. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S016894522300211X> (дата обращения: 01.02.2024). doi: org/10.1016/j.plantsci.2023.111794.
5. Genetic and genomic tools to assist sugar beet improvement: the value of the crop wild relatives / F. Monteiro, L. Frese, S. Casto, et al. // *Frontiers Plant Science*. 2018. Vol. 9. Article 74. URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5808244/> (дата обращения: 01.02.2024). doi: 10.3389/fpls.2018.00074.
6. Genetic and phenotypic assessment of sugar beet (*Beta vulgaris* L. subsp. *vulgaris*) elite inbred lines selected in Japan during the past 50 years / K. Taguchi, Y. Kuroda, K. Okazaki, et al. // *Breeding Science*. 2019. Vol. 69. P. 255–265. URL: [https://www.jstage.jst.go.jp/article/jsbbs/69/2/69\\_18121/article-char/ja/](https://www.jstage.jst.go.jp/article/jsbbs/69/2/69_18121/article-char/ja/) (дата обращения: 01.02.2024). doi: 10.1270/jsbbs.18121.
7. Galewski P., McGrath J. M. Genetic diversity among cultivated beets (*Beta vulgaris*) assessed via population-based whole genome sequences // *BMC Genomics*. 2020. Vol. 21. URL: <https://bmcgenomics.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12864-020-6451-1> (дата обращения: 01.02.2024). doi: 10.1186/s12864-020-6451-1.
8. Genome-wide association study of drought tolerance traits in sugar beet germplasms at the seedling stage / W. Li, M. Lin, J. Li, et al. // *Frontiers in Genetics*. 2023. Vol. 14. Article 1198600. URL: <https://www.frontiersin.org/journals/genetics/articles/10.3389/fgene.2023.1198600/full> (дата обращения: 01.02.2024). doi: 10.3389/fgene.2023.1198600.
9. Изучение активности аскорбатпероксидазы и глутатионредуктазы у генотипов сахарной свёклы в условиях солевого стресса / Т. П. Федулова, А. В. Моисеенко, Т. С. Руденко и др. // *Сахар*. 2023. С. 20–24. doi: 10.24412/2413-5518-2023-8-20-24.
10. Aebi H. Isolation, purification, characterization, and assay of antioxygenic enzymes. Catalase in vitro // *Methods in Enzymology*. 1984. Vol. 105. P. 121–126. doi: 10.1016/S0076-6879(84)05016-3.
11. Beauchamp C., Fridovich L. Superoxide dismutase: Improved assays and an assay applicable to acrylamide gels // *Analytical Biochemistry*. 1971. Vol. 44. P. 276–287. doi: 10.1016/0003-2697(71)90370-8.
12. Munns R., Tester M. Mechanisms of Salinity Tolerance: Review Article // *Annual review of plant biology*. 2008. Vol. 59. P. 651–681. doi: 10.1146/annurev-arplant.59.032607.092911.
13. Genetic associations uncover candidate SNP markers and genes associated with salt tolerance during seedling developmental phase in barley / S. Thabet, Y. Moursi, A. Sallam, et al. // *Environmental and Experimental Botany*. 2021. Vol. 188. Article 104499. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0098847221001295> (дата обращения: 01.02.2024). doi: 10.1016/j.envexpbot.2021.104499.
14. The antioxidant system in *Suaeda salsa* under salt stress / H. Li, H. Wang, W. Wen, et al. // *Plant Signaling & Behavior*. 2020. Vol. 15. Article 1771939. URL: <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/15592324.2020.1771939> (дата обращения: 01.02.2024). doi: 10.1080/15592324.2020.1771939.
15. Колупаев Ю. Е., Карпец Ю. В., Ястреб Т. О. Функционирование антиоксидантной системы растений при солевом стрессе // *Вестник Харьковского национального аграрного университета им. В. Н. Каразина. Серия: Биология*. 2017. Т. 3. С. 23–45.
16. Salt stress and salt shock differently affect DNA methylation in salt-responsive genes in sugar beet and its wild, halophytic ancestor / M. Skorupa, J. Szczepanek, J. Mazur, et al. // *PLoS One*. 2021. Vol. 16. Article 5. URL: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0251675> (дата обращения: 01.02.2024). doi: 10.1371/journal.pone.0251675.
17. Munns R. Genes and salt tolerance: bringing them together // *New Phytologist*. 2005. Vol. 167. P. 645–63. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01487.x.
18. Hasanuzzaman M., Nahar K., Fujita M. Plant response to salt stress and role of exogenous protectants to mitigate salt-induced damages // *Ecophysiology and responses of plants under salt stress*. 2013. P. 25–87. doi: 10.1007/978-1-4614-4747-4\_2.
19. C4 gene induction during de-etiolation evolved through changes in cis to allow integration with ancestral C3 gene regulatory networks / P. Singh, S. R. Stevenson, P. J. Dickinson, et al. // *Science Advances*. 2023. Vol. 9. Article eade9756. URL: <https://www.science.org/doi/10.1126/sciadv.ade9756> (дата обращения: 01.02.2024). doi: 10.1126/sciadv.ade9756.

Поступила в редакцию 31.03.2024  
После доработки 02.05.2024  
Принята к публикации 21.05.2024