

## Морфология и биохимия растений Morphology and biochemistry of plants

DOI 10.22363/2312-797X-2020-15-3-231-241  
УДК 581.522.4:632.122:633.111.1

Научная статья / Research article

### Цитокинетический и анатомический анализ клеток меристемы *Thellungiella botschantzevii* в условиях высоких концентраций NaCl и Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>

Н.В. Кононенко\*, Т.Г. Леонова, И.А. Чабан

Всероссийский НИИ сельскохозяйственной биотехнологии, г. Москва, Российская Федерация  
\*nilava@mail.ru

**Аннотация.** Изучение цитокинетических и анатомических свойств растения экстремофила *Thellungiella botschantzevii* (Gergan) при высоких концентрациях NaCl и Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> и в их отсутствие (контроль) позволило выявить структурно-функциональные преобразования на клеточном уровне и оценить действие засоления. Цитотометрическим методом показано накопление в корневой меристеме клеток в фазе G<sub>1</sub> и S, что свидетельствует об адаптации *Thellungiella botschantzevii* к высоким концентрациям NaCl и Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>. Высокий уровень плоидности (до 16С) и содержание максимального количества полиплоидных клеток на уровне 4С и 8С придает растению устойчивость. На полутонких и ультратонких срезах получены анатомические характеристики тканей корня и листа *Thellungiella botschantzevii*, определена аккумуляция в клетке корня липидных и белковых включений. Вид *Thellungiella botschantzevii* является уникальной моделью для разного рода исследований, в т. ч. генетических, и может использоваться в разработке предложений для повышения устойчивости сельскохозяйственных растений.

**Ключевые слова:** *Thellungiella botschantzevii*, цитотометрия, клеточный цикл, плоидность, липидные капли

**Заявление о конфликте интересов:** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

#### История статьи:

Поступила в редакцию: 16 апреля 2020 г. Принята к публикации: 18 мая 2020 г.

#### Для цитирования:

Кононенко Н.В., Леонова Т.Г., Чабан И.А. Цитокинетический и анатомический анализ клеток меристемы *Thellungiella botschantzevii* в условиях высоких концентраций NaCl и Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Агронимия и животноводство. 2020. Т. 15. № 3. С. 231—241. doi: 10.22363/2312-797X-2020-15-3-231-241

© Кононенко Н.В., Леонова Т.Г., Чабан И.А., 2020



This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License  
<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/1>

## Cytokinetic and anatomical analysis of *Thellungiella botschantzevii* meristem cells in high concentrations of NaCl and Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>

Neonila V. Kononenko\*, Tatyana G. Leonova, Inna A. Chaban

Russian Research Institute of Agricultural Biotechnology, Moscow, Russian Federation

\*Corresponding author: nilava@mail.ru

**Abstract.** The study of cytokinetic and anatomical properties of the extremophile plant *Thellungiella botschantzevii* (German) at high concentrations of NaCl and Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> and without them (control) allowed to identify structural and functional transformations at the cellular level and evaluate the effect of salinity. Cytophotometric method showed the accumulation of cells in the root meristem in G1 and S stages, which indicated the adaptation of *Thellungiella botschantzevii* to high concentrations of NaCl and Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>. A high level of ploidy (up to 16C) and the maximum number of polyploid cells at the level of 4C and 8C gave the plant stability. Anatomical characteristics of *Thellungiella botschantzevii* root and leaf were obtained on semi-thin and ultra-thin sections, and accumulation of lipid and protein inclusions in the root cell was determined. The data obtained indicate that *Thellungiella botschantzevii* is a unique model for various kinds of research, including genetic research, and can help to develop proposals for increasing resistance in crops.

**Key words:** *Thellungiella botschantzevii*, cytophotometry, cell cycle, ploidy, lipid drops

### Conflicts of interest

The authors declared no conflicts of interest.

### Article history:

Received: 16 April 2020. Accepted: 18 May 2020

### For citation:

Kononenko NV, Leonova TG, Chaban IA. Cytokinetic and anatomical analysis of *Thellungiella botschantzevii* meristem cells in high concentrations of NaCl and Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>. *RUDN Journal of Agronomy and Animal Industries*. 2020; 15(3): 231—241. (In Russ). doi: 10.22363/2312-797X-2020-15-3-231-241

## Введение

*Thellungiella* приспособлена к засолению, засухе, низким температурам, токсичным металлам, дефициту азота, высыханию и наводнениям [1—5]. Многообразие стрессовых ответов *Thellungiella* было показано на реакциях, связанных со стрессовыми сигналами, поглощением активных форм кислорода (АФК), защитой от ионной токсичности, регуляцией осмотического давления, восстановительными процессами [6]. Из видов *Thellungiella* наиболее изучен *T. salsuginea* (Pall), его геном определен в 2013 г. [7], поэтому *T. salsuginea* стала востребованной при изучении стрессоустойчивости растений и получении трансгенных растений [2, 8—10]. При этом конструируются трансгенные растения (например, трансгенный рис с новым геном ThPIP1 от *Thellungiella halophila*) для изучения толерантности к солям путем сверхэкспрессии некоторых генов bZIP, чувствительных к стрессу [11—13]. Были идентифицированы холодрегулируемые гены как на уровне мРНК, так и на уровне белка [14]. Некоторые гены TF также были разработаны для улучшения устойчивости к стрессу у модельных и сельскохозяйственных растений [13].

Менее исследован вид *Thellungiella botschantzevii* (German), описанный в 2002 г. и пока с неопределенным размером генома. Ранее в наших исследованиях на основании данных по биомассе и изменению соотношения ионов натрия и калия, а также по цитофотометрическому анализу и распределению клеток корневой меристемы по фазам клеточного цикла мы выделили солеустойчивые и солечувствительные образцы *Thellungiella*. По нашим данным вид *Thellungiella botschantzevii* по сравнению с *T. salsuginea* более солеустойчив, так как при высоких концентрациях солей больше клеток накапливалось в периоде G1 интерфазы и снижалось в G<sub>2</sub> фазе, что свидетельствует о высокой адаптации этих растений к солям [8, 15, 16]. Эти результаты подтвердили наши исследования по определению солеустойчивости диких видов — эгилопсов [15].

Растение *Thellungiella botschantzevii* имеет много общих черт с *Arabidopsis thaliana*, включая его внешний вид. Эти небольшие розеточные растения сопоставимы между собой по скорости роста и размерам, а также по фертильности, большому количеству семян с неравномерным процессом созревания, легкости трансформации [7]. К сожалению, данные о прохождении *A. thaliana* клеточного цикла в литературе не приводятся.

В литературе практически отсутствуют анатомические исследования меристематической зоны корней и листовой пластинки *Thellungiella botschantzevii*. Важность их изучения состоит в том, что изменения, происходящие в этой ткани на клеточном уровне, будут влиять на рост и развитие в онтогенезе.

**Цель исследования** — выявить цитокинетические и анатомические характеристики растения экстремофила *Thellungiella botschantzevii* (German) в контроле и при высоких концентрациях NaCl и Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> и сравнить их с *A. thaliana*.

### Материалы и методы исследования

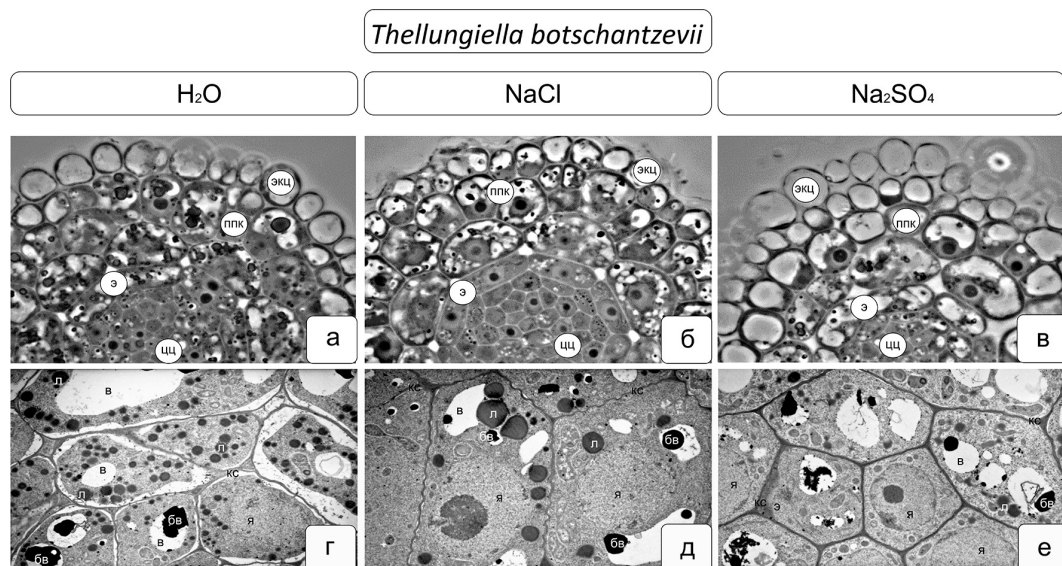
В качестве объектов исследования использовали растения *Thellungiella botschantzevii* и *A. thaliana*, семена которых были собраны в естественных местах обитания (Саратовская обл.) [16]. Растения выращивали в чашках Петри в термостате при 23 °С в течение 5 суток на воде. Затем проросшие семена переносили в растворы 0,5 % NaCl и 1 % Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> и выдерживали 1 сут. Контролем служили проростки, выращенные в воде. Анализ интерфазных ядер в корнях растений проводили методом цитофотометрии ДНК на давленных постоянных препаратах, после окрашивания их по методу Фельгена, на цитоспектрофотометре SMP-20 (Opton, Германия). Для расчета количества ДНК в пг использовали стандарт — данные о количестве ДНК в диплоидных ядрах клеток *A. thaliana*, представленные в базе данных Kew Botanical garden ([www.kew.org.uk/cvalues](http://www.kew.org.uk/cvalues)) [17, 18]. За 1С принимали количество ДНК в не реплицированном гаплоидном наборе хромосом. Было проанализировано >300 ядер.

Изучение анатомических характеристик корня проводили на 6 суточных проростках. Для исследования анатомии листовой пластинки растения выращивали в почве в течение месяца. Измерение площади ядер проводили с помощью микроскопа Olympus BX51 и цифровой камеры Color View II (Германия) в программе Soft Imaging System. Поперечные срезы корней и листьев получали с помощью

ультрамикротомом LKB — III (Швеция), после заливки в смесь смол (эпон, аралдит) по стандартной методике [19]. Ультраструктуру исследовали на электронном микроскопе Хитачи Н-300 (Япония). Статистическую обработку данных проводили с применением программы Statistica 6.0.

## Результаты и обсуждение

Анатомическую структуру корней *Thellungiella botschantzevii* при разных условиях выращивания изучали на поперечных срезах апикальной зоны (рис. 1).



**Рис. 1.** Поперечные срезы корня *Thellungiella botschantzevii* при разных условиях прорастивания (вода, хлорид натрия, сульфат натрия). Световая микроскопия (верхний ряд): а —  $H_2O$ ; б —  $NaCl$ ; в —  $Na_2SO_4$ . Ув.  $\times 1000$ . Электронная микроскопия (нижний ряд): г —  $H_2O$ ; д —  $NaCl$ ; е —  $Na_2SO_4$ . Ув.  $\times 4000$ ; **Обозначения:** экз — экзодерма; ппк — паренхимные клетки первичной коры; э — эндодерма; цц — центральный цилиндр; кс — клеточная стенка; я — ядро; в — вакуоль; л — липидные капли; б, в — белковые включения

**Fig. 1.** Cross sections of *Thellungiella botschantzevii* root under different germination conditions (water, sodium chloride, sodium sulfate). Light microscopy (top row): а —  $H_2O$ ; б —  $NaCl$ ; в —  $Na_2SO_4$ ; Magnification  $\times 1000$ . Electron microscopy (bottom row): г —  $H_2O$ ; д —  $NaCl$ ; е —  $Na_2SO_4$ . Magnification  $\times 4000$ ; **Notations:** экз — exoderm; ппк — parenchymal cells of primary cortex; э — endoderm; цц — central cylinder; кс — cell wall; я — nucleus; в — vacuole; л — lipid drops; б, в — protein inclusions

На полутонких срезах корней в контроле и при засолении разница не очень заметна. Корни содержат экзодерму, двухслойную первичную кору, эндодерму и центральный цилиндр (см. рис. 1, а—в).

Для более детальной характеристики и выявления внутриклеточных различий между вариантами, было проведено электронно-микроскопическое исследование корня, где визуализируются ядра, вакуоли, липидные капли, белковые включения, клеточные стенки (см. рис. 1, г—е).

На ультратонком срезе *Thellungiella botschantzevii* в контроле (вода) наблюдали отслоение протоплазмы от клеточной стенки; большое количество липидных капель ( $18 \pm 1,1$  шт на клетку) в цитоплазме. Цитоплазма отличалась высокой плотностью и насыщена органеллами, ядра крупные, округлые или лопастные по форме.

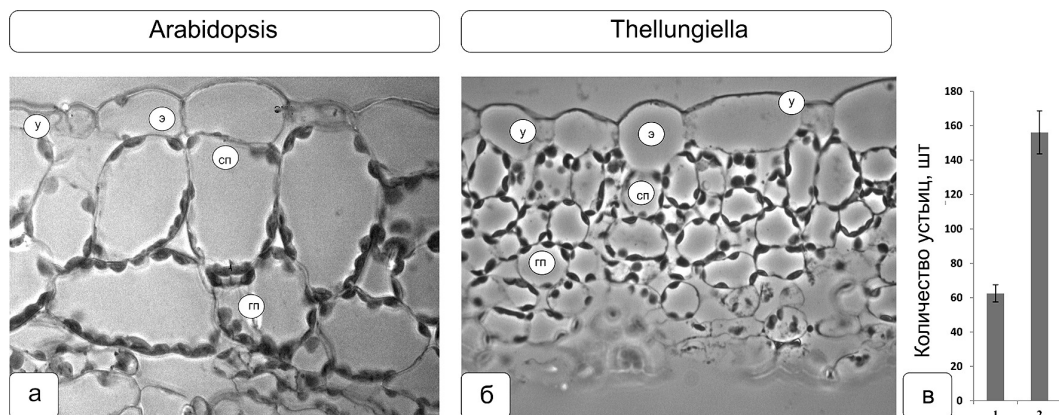
Вакуоли содержат осмиофильные включения, по-видимому, белковой природы (см. рис. 1, г).

Сопоставление поперечных срезов корня показывает, что хлоридное засоление приводит к увеличению площади паренхимных клеток по сравнению с контролем (см. рис. 1, б). На ультратонком срезе корня при хлоридном засолении обнаруживалось незначительное отслоение протоплазмы и четко выраженная извилистость клеточной стенки, что может свидетельствовать об увеличении объема клетки. Плотная цитоплазма содержит крупные липидные капли ( $8 \pm 0,9$  шт на клетку). В вакуолях присутствуют крупные белковые включения (см. рис. 1, е).

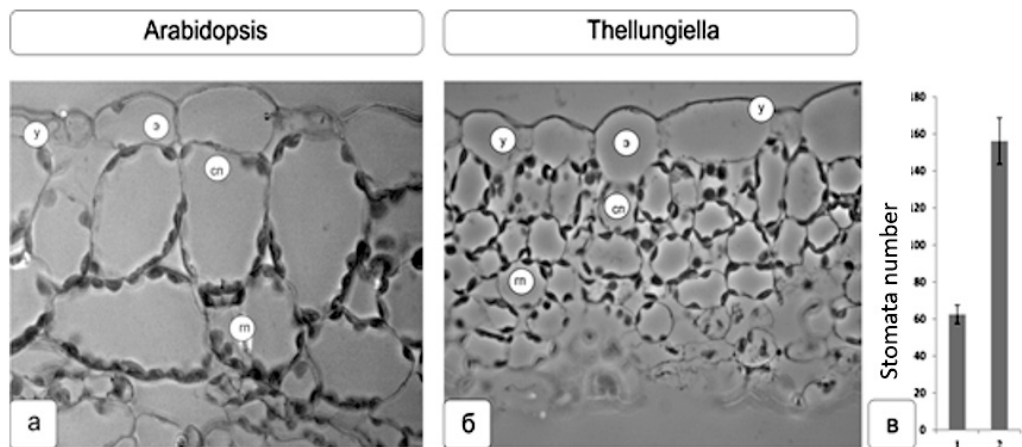
На поперечных срезах корней *Thellungiella botschantzevii*, пророщенных в растворе с сульфатом натрия, размер паренхимных клеток первичной коры мельче (ксероморфная структура), чем при выращивании в растворе с хлоридом натрия. На ультратонком срезе видно меньшее количество липидных капель по сравнению с вариантом без засоления ( $10 \pm 0,8$  шт на клетку). В вакуолях, как и в других вариантах, присутствуют белковые включения (см. рис. 1, в).

Исходя из этих данных можно предположить, что при проращивании семян *Thellungiella botschantzevii* водная среда индуцирует осмотический стресс. Проращивание в NaCl нормализует структуру клеток, однако, не полностью. Судя по состоянию клеточной структуры в тканях корней *Thellungiella botschantzevii*, проращивание в  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  оптимально для сохранения нормальной морфологии клеток.

Для более полного изучения этого вида растения (*Thellungiella botschantzevii*) было проведено также исследование анатомической структуры листовой пластинки. Для сравнения использовали анатомические характеристики тканей листа *A. thaliana*. Исследование проводили на поперечных срезах листовых пластинок контрольных (выращенных на воде) растений (рис. 2).



**Рис. 2.** Строение листовой пластинки: а – *A. thaliana*; б – *T. botschantzevii*; в – количество устьиц у *A. thaliana* (1) и у *T. botschantzevii* (2). Ув.  $\times 400$ . Обозначения: у – устьице; э – эпидерма; сп – столбчатая паренхима; гп – губчатая паренхима



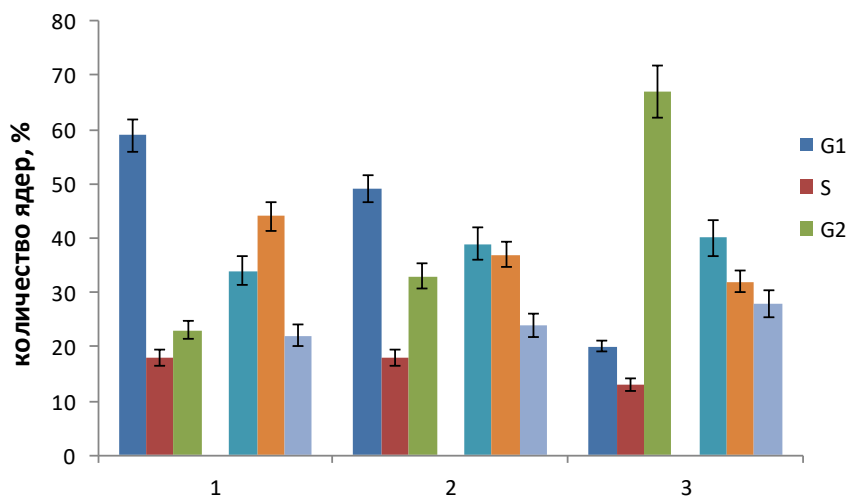
**Fig. 2.** The structure of the leaf blade: а – *A. thaliana*; б – *T. botschantzevii*; в – number of stomata in *A. thaliana* (1) and in *T. botschantzevii* (2). Magnification  $\times 400$ . Notations: у – stomata; э – epidermis; сп – palisade parenchyma; гп – spongy parenchyma

Верхний слой клеток — эпидерма — защищена одним слоем кутикулы. Под эпидермой находится столбчатая паренхима, состоящая из удлиненных клеток, между которыми находится небольшое межклеточное пространство. Под столбчатой паренхимой расположена губчатая паренхима, состоящая из клеток неправильной формы, с большими количеством межклеточников. Нижняя часть листа покрыта нижним эпидермисом. На рис. 2 хорошо видны различия в структуре листа обеих растений. В листе *Thellungiella botschantzevii* — клетки эпидермы заметно крупнее, чем клетки паренхимы листа. В листе *A. thaliana*, наоборот, клетки столбчатой паренхимы существенно крупнее, чем клетки эпидермы, и значительно крупнее, чем клетки столбчатой паренхимы листа *Thellungiella botschantzevii*. Клетки листа *Thellungiella botschantzevii* покрыты более толстым слоем кутикулы, чем у *A. thaliana*, но клетки губчатой паренхимы более мелкие с небольшими межклеточниками, тогда как у *A. thaliana* эти клетки гораздо крупнее, с большими воздухоносными полостями. Таким образом, лист *Thellungiella botschantzevii* выглядит более защищенным от воздействий по сравнению с *A. thaliana*.

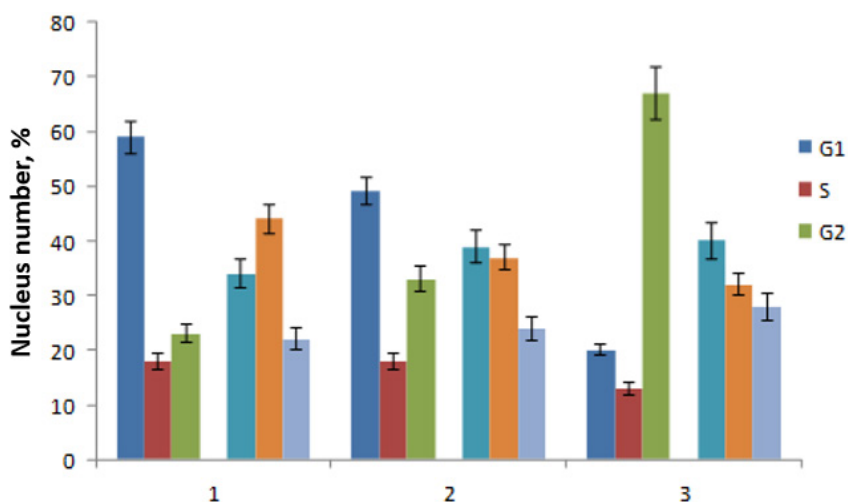
Эпидермис листа содержит устьица, которых обычно значительно больше в нижнем эпидермисе. Мы провели подсчет количества устьиц на 1 мм поверхности нижнего эпидермиса у изучаемых растений. Было показано, что плотность размещения устьиц в эпидермисе у *A. thaliana* и *Thellungiella botschantzevii* заметно различается. У *Thellungiella botschantzevii* устьиц на 1 мм поверхности нижнего эпидермиса в среднем в 2,5 раза больше, чем у *A. thaliana* (см. рис. 2, в).

При сравнении влияния солей на распределение клеток по фазам клеточного цикла у *A. thaliana* и *Thellungiella botschantzevii* оказалось, что в корневой меристеме *A. thaliana* под действием высоких концентраций солей снижается количество клеток в G1 и S фазах по сравнению с контролем, в G2 фазе число клеток увеличивается, особенно значительно (в 3 раза) при сульфатном засолении, что свидетельствует о чувствительности к солям, так как содержание клеток в G2 фазе является показателем устойчивости [20]. В растениях *Thellungiella botschantzevii*, выращенных при

высоких концентрациях NaCl и Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, не наблюдали существенных изменений в накоплении клеток по фазам клеточного цикла по сравнению с контролем. При сравнении с растениями *A. thaliana* в условиях сульфатного засоления количество клеток у *Thellungiella botschantzevii* в G<sub>1</sub> и S фазе возрастает в 2,2 раза, а количество клеток в G<sub>2</sub>-фазе снижается в 2,4 раза (рис. 3). Таким образом, вид *Thellungiella botschantzevii* значительно превосходит *A. thaliana* по устойчивости к солям.



**Рис. 3.** Распределение клеток по фазам клеточного цикла у *A. thaliana* и *T. botschantzevii*: 1 – контроль; 2 – NaCl; 3 – Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>; левые столбики – *A. thaliana*; правые – *T. botschantzevii*



**Fig. 3.** Distribution of cells by phases of the cell cycle in *A. thaliana* and *T. botschantzevii*: 1 – control; 2 – NaCl; 3 – Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>; left columns – *A. thaliana*; right columns – *T. botschantzevii*

Мы попытались косвенно оценить еще не определенный размер генома *Thellungiella botschantzevii* и сравнить его с известным размером генома *A. thaliana*. С этой целью мы провели количественную оценку содержания ДНК ядер клеток

растений цитофотометрическим методом, а также определили их площадь (табл.). При определении количества ДНК и площади хромоцентрических ядер клеток *Thellungiella botschantzevii* оказалось, что их значения примерно вдвое превышают аналогичные показатели *A. thaliana*, что указывает на удвоение хромосомного материала в ядрах *Thellungiella botschantzevii*. Таким образом, размер генома у *Thellungiella botschantzevii* оказался вдвое больше по сравнению с *A. thaliana*. Увеличение размера генома можно рассматривать как расширение адаптивных возможностей вида.

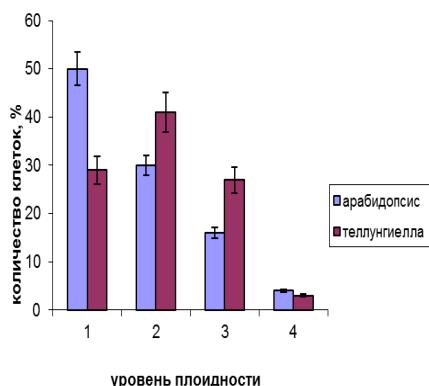
**Содержание ДНК, площадь ядер и размер генома у *A. thaliana* и *Thellungiella botschantzevii***

Вид	Геном, 1С, пг	Сод. ДНК, 2С, пг	PL	Площадь ядер, мкм <sup>2</sup>
<i>Arabidopsis thaliana</i>	0,16 ± 0,01	0,32±0,02	2	3,32±0,07
<i>Thellungiella botschantzevii</i>	0,35 ± 0,02	0,70± 0,05	2	7,47 ±0,15

**DNA content, nuclei area, and genome size in *A. thaliana* and *Thellungiella botschantzevii***

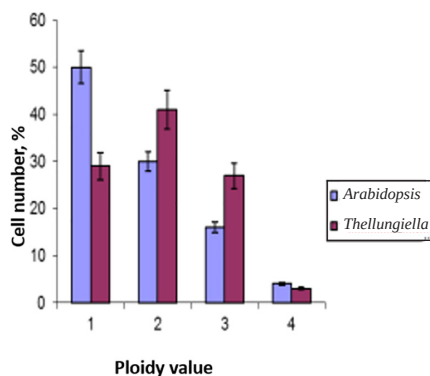
Species	Genome, 1C, пг	DNA content, 2C, пг	PL	Nuclei area, μm <sup>2</sup>
<i>Arabidopsis thaliana</i>	0.16 ± 0.01	0.32±0.02	2	3.32±0.07
<i>Thellungiella botschantzevii</i>	0.35 ± 0.02	0.70± 0.05	2	7.47 ±0.15

У исследуемых видов обнаружено увеличение уровня пloidности от 2С до 16С, но разное количество полиплоидных клеток (рис. 4). Так, у *Thellungiella botschantzevii* по сравнению с *A. thaliana* их больше на уровне 4С и 8С, что, по-видимому, придает растению устойчивость к стрессовым условиям. Это может свидетельствовать также о том, что такие растения характеризуются повышенной адаптацией к среде обитания и определяют параметр устойчивости. Известно, что естественная полиплоидность в природе распространена достаточно широко, особенно в районах с экстремальными условиями обитания.



**Рис. 4.** Уровень пloidности и количество полиплоидных клеток у *A. thaliana* и *T. botschantzevii*: 1 – 2С; 2 – 4С; 3 – 8С; 4 – 16С





**Fig. 4.** Ploidy value and number of polyloid cells in *A. thaliana* and *T. botschantzevii*: 1 – 2C; 2 – 4C; 3 – 8C; 4 – 16C

## Выводы

Таким образом, в результате анатомических исследований корней и листьев *Thellungiella botschantzevii* определена аккумуляция в клетках корня липидных и белковых включений; в эпидермальных клетках листьев — более плотное расположение устьиц. Изучение цитокинетических свойств растения экстремофила *Thellungiella botschantzevii* при высоких концентрациях NaCl и Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> позволило выявить структурно-функциональные преобразования на клеточном уровне и оценить действие засоления. Накопление клеток в фазе G1 и S свидетельствуют о большой адаптации *Thellungiella botschantzevii* к высоким концентрациям NaCl и Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> по сравнению с *A. thaliana*. Высокий уровень плоидности (до 16C) и содержание максимального количества полиплоидных клеток на уровне 4C и 8C придает растению устойчивость к стрессам. Определенный нами размер генома указывает на расширение адаптивных возможностей вида. Вид *Thellungiella botschantzevii* является уникальной моделью для разного рода исследований, в т. ч. генетических и может помочь в разработке предложений для повышения устойчивости сельскохозяйственных растений.

## Библиографический список / References

- Wu HJ, Zhang Z, Wang JY, Oh DH, Dassanayake M, Liu B, et al. Insights into salt tolerance from the genome of *Thellungiella salsuginea*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2012; 109(30):12219—12224. doi: 10.1073/pnas.1209954109
1. Wang XJ, Shi DC, Wang XY, Wang J, Sun YS, Liu JQ. Evolutionary Migration of the Disjunct Salt Cress *Eutrema salsugineum* (= *Thellungiella salsuginea*, Brassicaceae) between Asia and North America. *PLOS ONE*. 2015; 10(5): e0124010. doi: 10.1371/journal.pone.0124010
  2. Wang J, Zhang Q, Cui F, Hou L, Zhao S, Xia H, et al. Genome-Wide Analysis of Gene Expression Provides New Insights into Cold Responses in *Thellungiella salsuginea*. *Front. Plant Sci*. 2017; 8:713. doi: 10.3389/fpls.2017.00713
  3. Inan G, Zhang Q, Li P, Wang Z, Cao Z, Zhang H, et al. Salt Cress. A Halophyte and Cryophyte Arabidopsis Relative Model System and Its Applicability to Molecular Genetic Analyses of Growth and Development of Extremophiles. *Plant Physiology*. 2004; 135(3): 1718—1737. doi: 10.1104/pp.104.041723
  4. Orsini F, D'Urzo MP, Inan G, Serra S, Oh DH, Mickelbart MV, et al. A comparative study of salt tolerance parameters in 11 wild relatives of *Arabidopsis thaliana*. *J Exp Bot*. 2010; 61(13):3787—3798. doi: 10.1093/jxb/erq188

5. Wiczarz M., Gubernator B, Kruk J, Niewiadomska E. Enhanced chloroplastic generation of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> in stress-resistant *Thellungiella salsuginea* in comparison to *Arabidopsis thaliana*. *Physiologia Plantarum*. 2015; 153(3):467—476. doi: 10.1111/ppl.12248
6. Yang R, Jarvis D, Chen H, Beilstein M, Grimwood J, Jenkins J, et al. The Reference Genome of the Halophytic Plant *Eutrema salsugineum*. *Front. Plant Sci*. 2013; 4:46. doi: 10.3389/fpls.2013.00046
7. Leonova T, Ovchinnikova V, Souer E, de Boer A, Babakov A. Isolated *Thellungiella* Shoots do not Require Roots to Survive NaCl and Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> Salt Stress. *Plant Signaling & Behavior*. 2009; 4(11):1059—1062. doi: 10.4161/psb.4.11.9799
8. Radyukina NL, Ivanov YV, Kartashov AV, Pashkovskiy PP, Shevyakova NI, Kuznetsov VV. Regulation of gene expression governing proline metabolism in *Thellungiella salsuginea* by NaCl and paraquat. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2011; 58:643. doi: 10.1134/S102144371104011X  
*Radyukina N.L., Ivanov Yu.V., Kartashov A.V., Pashkovskiy P.P., Shevyakova N.I., Kuznetsov V.V.* Regulation of gene expression governing proline metabolism in *Thellungiella salsuginea* by NaCl and paraquat // Физиология растений. 2011. Т. 58. № 4. С. 558—567.
9. Volkov V, Wang B, Dominy PJ, Fricke W, Amtmann A. *Thellungiella halophila*, a salt-tolerant relative of *Arabidopsis thaliana*, possesses effective mechanisms to discriminate between potassium and sodium. *Plant, Cell and Environment*. 2004; 27(1):1—14. doi: 10.1046/j.0016-8025.2003.01116.x
10. Fang Q, Xu Z, Song R. Cloning, characterization and genetic engineering of FLC homolog in *Thellungiella halophila*. *Biochem Biophys Res Commun*. 2006; 347(3):707—714. doi: 10.1016/j.bbrc.2006.06.165
11. Qiang XJ, Yu GH, Qiang LL, Sun LL, Zhang SH, Wei LI. *Thellungiella halophila* ThPIP1 gene enhances the tolerance of the transgenic rice to salt stress. *Journal of Integrative Agriculture*. 2015; 14(10):1911—1922. doi: 10.1016/S2095-3119(15)61045-0
12. Wang H, Wang H, Shao H, Tang X. Recent Advances in Utilizing Transcription Factors to Improve Plant Abiotic Stress Tolerance by Transgenic Technology. *Front. Plant Sci*. 2016; 7:67. doi: 10.3389/fpls.2016.00067
13. Wong CE, Li Y, Whitty BR, Díaz-Camino C, Akhter SR, Brandle JE, et al. Expressed sequence tags from the Yukon ecotype of *Thellungiella* reveal that gene expression in response to cold, drought and salinity shows little overlap. *Plant Mol Biol*. 2005; 58(4):561—574. doi: 10.1007/s11103-005-6163-6
14. Kononenko NV, Leonova TG, Chikida NN, Mitrofanova OP, Polyakov VY. Use of cytophotometry for determination of salt resistance of wild plants. *Russian agricultural sciences*. 2014; 40(6):408—410 doi: 10.3103/S1068367414060123  
*Кононенко Н.В., Леонова Т.Г., Чикида Н.Н., Митрофанова О.П., Поляков В.Ю.* Использование метода цитофотометрии для определения солеустойчивости дикорастущих растений // Доклады академии сельскохозяйственных наук. 2014. № 5. С. 13—15.
15. Shamustakimova AO, Leonov TG, Taranov VV, de Boer AH, Babakov AV. Cold stress increases salt tolerance of the extremophytes *Eutrema salsugineum* (*Thellungiella salsuginea*) and *Eutrema* (*Thellungiella*) *botschantzevii*. *Journal of Plant Physiology*. 2017; 208:128—138. doi: 10.1016/j.jplph.2016.10.009
16. Singer M, Berg P. *Geny i genomy* [Genes and genomes]. Moscow: Mir Publ.; 1998. (In Russ).  
*Сингер М., Берг П.* Гены и геномы. М.: Мир, 1998.
17. Kaul S, Koo HL, Jenkins J, Rizzo M, Rooney T, Tallon LJ. Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature*. 2000; 408(6814):796—815. doi: 10.1038/35048692
18. Chaban IA, Kononenko NV, Gulevich AA, Bogoutdinova LR, Khaliluev MR, Baranova EN. Morphological Features of the Anther Development in Tomato Plants with Non-Specific Male Sterility. *Biology*. 2020; 9(2):32. doi: 10.3390/biology9020032
19. Lutsenko EK, Marushko EA, Kononenko NV, Leonova TG. Effects of Fusicoccin on the Early Stages of Sorghum Growth at High NaCl Concentrations. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2005; 52(3):332—337. doi: 10.1007/s11183-005-0050-5  
*Луценко Э.К., Марушко Е.А., Кононенко Н.В., Леонова Т.Г.* Влияние фузикоцина на ранние этапы роста сорго при высоких концентрациях NaCl // Физиология растений. 2005. Т. 52. № 3. С. 378—383.

**Об авторах:**

*Кононенко Неонила Васильевна* — кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории клеточной биологии Всероссийский НИИ сельскохозяйственной биотехнологии; Российская Федерация, 127550, г. Москва, ул. Тимирязевская, д. 42; e-mail: nilava@mail.ru

*Леонова Татьяна Геннадиевна* — кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории стрессоустойчивости растений, Всероссийский НИИ сельскохозяйственной биотехнологии; Российская Федерация, 127550, г. Москва, ул. Тимирязевская, д. 42; e-mail: tleon2007@yandex.ru

*Чабан Инна Анатольевна* — кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории клеточной биологии, Всероссийский НИИ сельскохозяйственной биотехнологии; Российская Федерация, 127550, г. Москва, ул. Тимирязевская, д. 42; e-mail: inna\_chaban@rambler.ru

**About authors:**

*Kononenko Neonila Vasilevna* — Candidate of Biological Sciences, Leading Researcher, Laboratory of Cell Biology, Russian Research Institute of Agricultural Biotechnology; 42 Timiryazevskaya st., Moscow, 127550, Russian Federation; e-mail: nilava@mail.ru

*Leonova Tatyana Gennadievna* — Candidate of Biological Sciences, Leading Researcher, Laboratory of plant resistance to stress, Russian Research Institute of Agricultural Biotechnology; 42 Timiryazevskaya st., Moscow, 127550, Russian Federation; e-mail: tleon2007@yandex.ru

*Chaban Inna Anatolievna* — Candidate of Biological Sciences, Leading Researcher, Laboratory of Cell Biology, Russian Research Institute of Agricultural Biotechnology; 42 Timiryazevskaya st., Moscow, 127550, Russian Federation; e-mail: inna\_chaban@rambler.ru