

## Mekanisme Toleransi Tanaman pada Lahan Salin: Akumulasi Prolin

SELIS MERIEM

Jurusan Biologi, Fakultas Sains dan Teknologi, Universitas Islam Negeri Alauddin Makassar  
Jl. H.M. Yasin Limpo No.36 Gowa, Indonesia. 92113  
Email: selis.meriem@uin-alauddin.ac.id

### ABSTRACT

Salinity enhances the inhibiting factor of plant growth and development and increase the decline of plant productivity in glycophyte plants. High levels of sodium and chlorine stimulate the production of proline (Pro) which play a role as an osmoregulator and buffer in maintaining cell turgor. This review discusses the physiological mechanisms of tolerant adaptation to salinity through the study of biosynthesis and regulation of gene expression, morpho-physiological responses and the role of ABA phytohormones in Pro accumulation. Proline is a secondary metabolite synthesized through nitrogen metabolism pathways of glutamate and or ornithine precursors. The stressed plant will carry out a defense mechanism through (1) expressing the P5CS, PDH, ProT, and  $\delta$ -OAT genes associated with high Pro synthesis metabolism in roots, (2) increasing Pro in roots at the early of stress and in flowers at the generative phase, and (3) high N absorption in roots. Increased uptake of N,  $\text{NH}_4^+$ , supports the assimilation of N in roots as a response of plants to increase growth and biomass under stress conditions. In addition, the increase in ABA stimulates genes related to salinity. Thus, application of  $\text{NH}_4^+$  and addition of ABA improves agricultural productivity by increasing crop resistance to salinity.

Keywords: ABA; gene; nitrogen; proline; salinity

### INTISARI

Salinitas menambah faktor penghambat pertumbuhan perkembangan tanaman serta meningkatkan penurunan produktivitas tanaman pada tanaman glikofit. Tingginya sodium dan klorin menstimulus produksi prolin (Pro) yang berperan sebagai osmoregulator dan buffer dalam mempertahankan turgor sel. Review ini membahas tentang mekanisme fisiologi adaptasi toleran terhadap salinitas melalui kajian biosintesis dan regulasi ekspresi gen, respon morfo-fisiologi dan peran fitohormon ABA terhadap akumulasi Pro. Prolin merupakan metabolit sekunder yang disintesis melalui metabolisme nitrogen dengan prekursor glutamat dan atau ornitin. Tanaman yang tercekam akan melakukan mekanisme pertahanan melalui (1) aktivasi gen P5CS, PDH, ProT, dan  $\delta$ -OAT terkait metabolisme sintesis Pro yang tinggi pada akar, (2) peningkatan Pro pada akar di awal cekaman dan pada bunga di fase generatif, dan (3) penyerapan N tinggi pada akar. Peningkatan serapan N,  $\text{NH}_4^+$ , mendukung asimilasi N di akar sebagai respon tanaman dalam meningkatkan pertumbuhan dan biomasa pada kondisi tercekam. Selain N, peningkatan ABA menstimulus gen-gen terkait stres salinitas. Dengan demikian, aplikasi  $\text{NH}_4^+$  dan penambahan ABA memperbaiki produktivitas pertanian dengan meningkatkan resistensi tanaman terhadap salinitas.

Kata kunci: ABA; gen; nitrogen; prolin; salinitas

### PENDAHULUAN

Salinitas tanah mengindikasikan adanya penumpukan kadar garam terlarut berlebih yang mereduksi pertumbuhan dan perkembangan tanaman. Penurunan produksi pangan akibat salinisasi ini terus mengalami peningkatan dan menjadi masalah vital secara global dalam industri pertanian. Akumulasi sodium dan klorin diakibatkan oleh proses alami yaitu penyerapan deposit garam dari air laut yang semakin meningkat akibat campur tangan manusia seperti kegiatan irigasi dan penebangan pohon yang mengarah pada perubahan iklim, khususnya peningkatan laju evaporasi pada musim kemarau. Proses tersebut

meningkatkan proses kapilaritas garam terlarut dari dalam tanah akibat daya tarik penguapan air menuju permukaan. Kehilangan ketersediaan air tanah akibat akumulasi NaCl menyebabkan garam terkonsentrasi pada lapisan atas tanah. Dengan demikian, tingginya salinitas menjadi racun bagi tanaman, terkecuali pada tanaman halofit yang mampu beradaptasi pada lingkungan salin pada konsentrasi garam tinggi yaitu  $> 200$  mM NaCl.

Kadar garam tinggi menghambat pertumbuhan dan menurunkan produksi tanaman. Cekaman abiotik ini menjadi faktor pembatas bagi sebagian besar tanaman glikofit yang rentan terhadap salinitas. Pada kondisi

tercekam, tumbuhan akan menunjukkan adaptasi fisiologi melalui produksi beberapa senyawa terlarut sebagai osmoregulator, di antaranya dalam bentuk metabolit sekunder yaitu prolin. Tanaman yang tercekam akan mengeluarkan senyawa ROS (*Reactive Oxygen Species*) dalam jumlah di atas ambang batas dan bersifat sebagai radikal bebas yang merusak sistem membran sel, merusak protein dan DNA, dan mengganggu proses metabolisme (Waszczak *et al.*, 2018). Studi baru membuktikan bahwa prolin mampu berperan sebagai (1) osmotikum dalam mempertahankan turgor sel (Hayat *et al.*, 2012) sehingga meningkatkan konduktansi stomata dan transpirasi yang berkorelasi positif terhadap peningkatan konsentrasi CO<sub>2</sub> internal, klorofil, kuantum PSII dan laju fotosintesis bersih (Wani *et al.*, 2019); dan (2) buffer dalam menyeimbangkan status redoks dalam sel dengan mempertahankan suplai NADP<sup>+</sup> (Sharma *et al.*, 2011). Beberapa studi juga telah membuktikan bahwa kandungan Pro meningkat tajam ketika tanaman terekspos cekaman salin (Houimli *et al.*, 2010; Hessini *et al.*, 2019). Sehingga Pro diketahui dapat dimanfaatkan sebagai indikator biokimia (Boscaiu *et al.*, 2013) dan antioksidan dalam menangkal ROS pada tanaman tercekam salin.

Review ini diawali dengan kajian respon seluler dalam biosintesis prolin, serta respon morfo-fisiologi tanaman yang tercekam salinitas. Selanjutnya, bagaimana peran fitohormon dan nutrisi, serta pendekatan ekspresi gen spesifik mengontrol sintesis prolin.

### **BIOSINTESIS DAN REGULASI PROLIN**

Senyawa prolin (Pro) pada tumbuhan disintesis melalui jalur metabolisme asam amino menggunakan prekursor glutamat (Glu) dan ornitin (Orn) (Per *et al.*, 2017). Pada jalur pertama, L-glutamate difosforilasi membentuk

L-glutamyl- $\gamma$ -phosphate yang kemudian direduksi oleh NADPH menjadi glutamic- $\gamma$ -semialdehyde (GSA). Eliminasi H<sub>2</sub>O dari GSA membentuk senyawa siklik  $\Delta^1$ -Pyrroline-5-carboxylate (P5C) dan selanjutnya direduksi oleh NADPH membentuk L-Proline. Pada jalur kedua, reaksi deaminasi oleh enzim ornithine- $\delta$ -aminotransferase mengkatalisis Orn membentuk GSA dalam jalur Glu atau konversi dalam bentuk senyawa intermediate  $\alpha$ -keto- $\delta$ -aminovalerate dan secara spontan membentuk isomernya yaitu  $\Delta^1$ -Pyrroline-2-carboxylate (P2C). Kemudian P2C direduksi membentuk L-Proline oleh enzim P2C reductase.

### **EKSPRESI GEN METABOLISME PROLIN**

Transkripsi gen yang mengekspresikan asam amino Pro diregulasi oleh gen spesifik pada setiap tanaman (Tabel 1). Namun secara umum, gen tersebut bersifat homolog terhadap gen yang berperan dalam metabolisme prolin. Ketika tanaman merespon NaCl sebagai cekaman pada level konsentrasi ambang batas lebih dari 200 mM, pada tingkat gen, tanaman akan meningkatkan ekspresi gen sintesis Pro melalui jalur glutamat atau ornitin. Pada *Oryza sativa* L., ornitin merupakan prekursor utama dalam sintesis Pro. Gen C1P5CS, C1PDH dan C1ProT merupakan gen homolog dari P5CS, PDH dan ProT yang ditemukan pada *C. lavandulifolium*. Ekspresi gen tersebut diregulasi oleh lama cekaman dan tahap pembungaan yang menunjukkan tingkat transkripsi tertinggi dibandingkan fase vegetatif kecuali pada daun dewasa. Hasil studi terbaru juga telah melaporkan adanya protein universal berupa MfUSP1 yang terbentuk saat tanaman merespon cekaman osmotik seperti salin. Transkrip gen ini mampu menginduksi peningkatan gen P5CS2 membentuk  $\Delta^1$ -Pyrroline-5-carboxylate (P5C).

Tabel 1. Regulasi metabolisme prolin-ekspresi gen

Gen	Konsentrasi NaCl (mM)	Jenis tumbuhan	Mekanisme ekspresi	Referensi
Ornithine $\delta$ -aminotransferase ( $\delta$ -OAT)	200	<i>Oryza sativa</i> L.	Overekspresi gen $\delta$ -OAT meng-upregulasi konsentrasi prolin melalui jalur ornitin	You <i>et al.</i> , 2012
CIP5CS, CIPDH, dan CIProT	300	<i>Chrysanthemum lavandulifolium</i>	Upregulasi sintesis protein P5CS, <i>proline dehydrogenase</i> (PDH) dan <i>proline transporter</i> (ProT) pada genotip toleran pada daun dewasa dan kapitulum yang semakin meningkat sampai hari ke-8 pengamatan	Zhang <i>et al.</i> , 2014
MfUSP1	200	<i>Medicago sativa</i> ssp. <i>sativa</i>	Upregulasi <i>pyrroline-5-carboxylate synthetase 2</i> (P5CS2) dan <i>downregulasi proline oxidase 1</i> dan <i>2</i> (PROX1 dan PROX2)	Gou <i>et al.</i> , 2020

## RESPON MORFO-FISIOLOGI

Penambahan kadar garam nyata menurunkan laju fotosintesis yang berdampak pada kehilangan biomassa tajuk dan akar tanaman seiring dengan peningkatan konsentrasi yaitu 75, 100, dan 150 mmol L<sup>-1</sup> NaCl (Watanabe *et al.*, 2000; De Lacerda *et al.*, 2003; Hessini *et al.*, 2019; Zhang *et al.*, 2020). Laju pertukaran gas yang menurun dan peningkatan suhu daun akibat penurunan potensial air daun merupakan indikasi awal cekaman. Kultivar genotipe rentan dan sensitif menunjukkan respon berbeda terhadap cekaman salin, namun pertumbuhannya secara signifikan lebih rendah dibandingkan tanpa penambahan NaCl. Panjang daun pada daun dewasa tanaman yang rentan mengalami reduksi sebanyak 37% lebih tinggi dan 1,18% klorofil yang lebih rendah dibandingkan genotipe toleran pada kultivar CSF (De Lacerda *et al.*, 2003). Ukuran daun yang tidak optimum terjadi karena ketidakseimbangan rasio Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup> akibat penambahan sodium. Potasium yang rendah menghambat pertumbuhan sel tanaman. Selain itu, indeks luas daun yang lebih kecil cenderung memiliki pertumbuhan primer yang lebih rendah, dikarenakan luas penampang daun untuk proses fiksasi karbon (C) tidak lebih tinggi dibandingkan tanaman kontrol. Sempitnya indeks luas daun sejalan dengan pengurangan konsentrasi pigmen klorofil yang berfungsi dalam mengeksitasi elektron foton. Penurunan fotoasimilat juga dapat dikaitkan

dengan pengurangan suplai gugus C pada rantai porfirin klorofil sehingga mempercepat waktu senesensi daun. Cekaman salin meningkatkan persentase senesensi pada kedua genotipe.

Jika pertumbuhan kultivar CSF yang toleran lebih tinggi dibandingkan genotipe rentan, kultivar yang berbeda dari gandum Xinchun (XC) menunjukkan respon yang berbeda (Zhang *et al.*, 2020). Hal ini dapat disebabkan oleh beberapa faktor, di antaranya: (1) umur gandum yang berbeda ketika diberi perlakuan, cekaman NaCl diberikan pada 7 HST pada kultivar CSF sedangkan 14 HST pada kultivar XC; dan (2) konsentrasi NaCl yang tinggi diaplikasikan pada kultivar CSF sebanyak 100 mmol L<sup>-1</sup> sedangkan pada XC sebanyak 75 mmol L<sup>-1</sup>. Berdasarkan dua hasil penelitian tersebut dapat dijelaskan bahwa pada pemberian konsentrasi NaCl yang tinggi pada usia tanam yang lebih singkat, tanaman toleran telah memiliki adaptasi osmoregulasi dengan mempertahankan ion K<sup>+</sup> lebih tinggi dan ion Na<sup>+</sup> lebih rendah dalam sitoplasma serta rasio Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup> rendah (0,510/0,358 mol kg<sup>-1</sup> berat kering). Dengan demikian tanaman toleran mampu mengontrol efek cekaman salin terhadap turgiditas sel sehingga reduksi panjang daun lebih kecil dibandingkan tanaman rentan. Perlakuan NaCl yang lebih rendah pada usia tanam lebih lama menjelaskan bahwa akumulasi NaCl pada tanaman sensitif menginisiasi mekanisme adaptasi dibandingkan genotipe toleran.

Tabel 2. Pertumbuhan dan kandungan nitrogen (N) pada tanaman gandum (Zhang *et al.*, 2020)

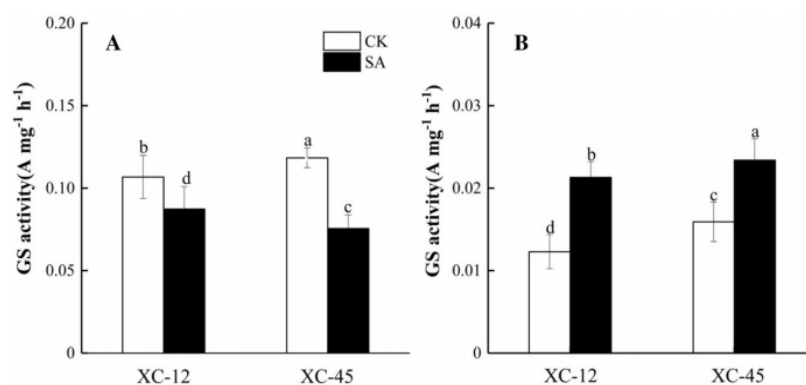
Perlakuan	Kultivar	Berat kering tajuk (g tanaman <sup>-1</sup> )	Berat kering akar (g tanaman <sup>-1</sup> )	Tinggi tanaman (cm)	Kandungan N tajuk (%)	Kandungan N akar (%)	Efisiensi penggunaan N (g g <sup>-1</sup> N)
Kontrol	Toleran (XC-45)	0,50 ± 0,05a	0,09 ± 0,01c	43,72 ± 1,74b	5,81 ± 0,20a	3,75 ± 0,46a	18,99 ± 1,17c
	Sensitif (XC-12)	0,52 ± 0,04a	0,09 ± 0,01c	49,00 ± 2,38a	5,87 ± 0,11a	3,89 ± 0,17a	19,91 ± 2,47c
75 mmol L <sup>-1</sup> NaCl	Toleran (XC-45)	0,19 ± 0,02c	0,14 ± 0,02b	23,40 ± 3,24d	4,39 ± 0,38b	0,94 ± 0,12c	27,41 ± 2,88b
	Sensitif (XC-12)	0,25 ± 0,02b	0,18 ± 0,04a	30,14 ± 1,05c	4,03 ± 0,45b	1,46 ± 0,43b	32,69 ± 1,91a

Data menunjukkan nilai mean ±SD. Angka yang diikuti oleh huruf yang sama pada kolom yang sama tidak berbeda nyata berdasarkan uji Tukey pada  $\alpha = 5\%$ .

Stres salinitas nyata menurunkan pertumbuhan tajuk dan akar tanaman (Tabel 2). Jika dibandingkan dengan kultivar toleran, kultivar sensitif menunjukkan biomassa kering tajuk dan akar serta tinggi tanaman yang nyata lebih tinggi. Pada kondisi tercekam salinitas, akar tanaman menunjukkan upaya resistensi tertinggi dibandingkan tajuk. Hal ini dapat ditunjukkan pada kandungan N tertinggi di akar disertai dengan tingginya nilai efisiensi penggunaan nitrogen (EPN). Bahkan nilai tertinggi ditunjukkan oleh kultivar sensitif. Regulasi melalui metabolisme N ini semakin diperkuat oleh studi Zhang *et al.* (2020) bahwa enzim *glutamin synthetase* (GS) paling tinggi terekspresi di akar (Gambar 1), aktivitas ini berlangsung dalam sitosol. Sedangkan aktivitas GS pada tanaman toleran ditemukan lebih tinggi pada tajuk dan metabolisme ini terjadi dalam kompartemen kloroplas daun.

Asimilasi glutamin dengan reaksi penambahan NH<sub>4</sub><sup>+</sup> pada senyawa glutamat merupakan reaksi siklik GS-GOGAT yang

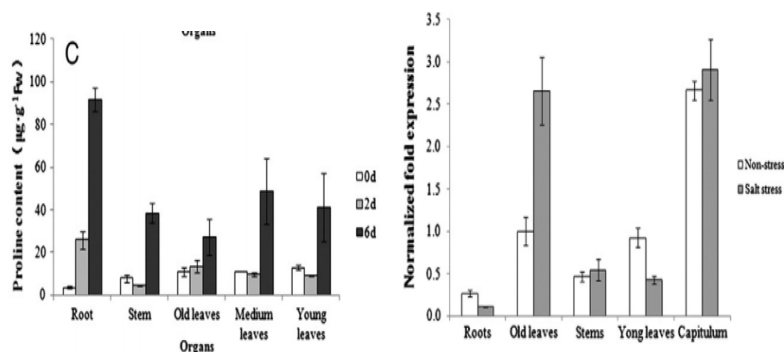
berperan penting dalam menyediakan N organik. Nilai EPN yang nyata lebih tinggi pada kondisi stres salin dapat dijelaskan melalui studi terbaru tentang pengaruh penambahan nitrogen pada kondisi stres salin (Hessini *et al.*, 2019). Tanaman jagung yang ditambahkan nitrogen dalam bentuk NH<sub>4</sub><sup>+</sup> mampu menekan dampak kerugian dari NaCl dibandingkan NO<sub>3</sub>. Kompetisi penyerapan kation antara Na<sup>+</sup> dan NH<sub>4</sub><sup>+</sup> dapat dikatakan sebagai mekanisme awal inhibisi pada zona akar sehingga mampu menurunkan potensial osmotik sel dan meningkatkan potensial air daun untuk menjaga keseimbangan turgiditas sel (Watanabe *et al.*, 2000). Dengan demikian tanaman yang tercekam salin akan memperlihatkan strategi pertahanan dengan meningkatkan penyerapan nitrogen dalam bentuk NH<sub>4</sub><sup>+</sup> untuk mendukung asimilasi N di akar. Metabolisme N yang tinggi di akar menandakan respon tanaman dalam meningkatkan pertumbuhan dan biomassa pada kondisi tercekam.



Gambar 1. Aktivitas enzim GS pada daun (A) dan akar (B). CK= kontrol; SA = cekaman salinitas (Zhang *et al.*, 2020)

Hasil studi penelitian Zhang *et al.* (2014) membuktikan bahwa konsentrasi Pro tertinggi ditemukan pada organ akar secara signifikan dibandingkan pada batang, daun tua, daun sedang dan daun muda (Gambar 2). Secara fisiologi, lokalisasi Pro pada akar merupakan respon pertahanan pertama yang berlangsung pada tanaman toleran, agar tanaman tetap dapat mempertahankan pertumbuhan biomassa di atas permukaan tanah dan mereduksi kerugian akibat cekaman salinitas. Seiring dengan pertumbuhan dan perkembangan, gen yang

mengontrol metabolisme sintesis Pro paling tinggi terekspresi pada daun tua dan bunga. Gen akan mengekspresikan produksi enzim P5CS, PDH dan protein transpor Pro yang berfungsi dalam sintesis asam amino berupa prolin pada fase generatif pembungaan. Tahap ini membutuhkan lebih banyak pasokan nutrisi, terutama nitrogen, dan Pro akan berperan sebagai salah satu sumber asam amino sekaligus osmotikum dalam mempertahankan keseimbangan osmotik sel.



Gambar 2. Konsentrasi prolin pada tanaman dan ekspresi gen regulasi prolin pada tanaman *Chrysanthemum lavandulifolium* tercekam salin (Zhang *et al.*, 2014)

### PERAN ABA TERHADAP METABOLISME PROLIN

Asam absisat (ABA) merupakan fitohormon endogen yang secara fisiologis disintesis alami di kloroplas dan atau plastid melalui jalur karotenoid. Hormon ini menginduksi sintesis protein simpanan dan meningkatkan toleransi terhadap cekaman. Peningkatan ABA menstimulus gen-gen terkait stres salinitas terhadap protein pertahanan. Aplikasi penambahan hormon eksogen ABA

melalui studi terbaru yang dilakukan oleh Sripinyowanich *et al.* (2013) dan pemanfaatan bakteri PGPR (*Plant Growth-Promoting Rhizobacteria*) oleh Shahzad *et al.* (2017) mampu menginduksi ekspresi gen regulasi metabolisme Pro melalui jalur glutamat. Hormon eksogen melalui penyemprotan ABA dan inokulasi bakteri endofit keduanya dapat diaplikasikan dalam memperbaiki produktivitas pertanian dengan meningkatkan resistensi tanaman terhadap salinitas.

Tabel 3. Studi tentang fitohormon meningkatkan prolin pada tanaman tercekam salin

Fitohormon	Konsentrasi fitohormon	Konsentrasi NaCl	Tanaman	Mekanisme kerja	Referensi
ABA (Asam absisat)	50,100, 200 µM	0,5% (w/v) NaCl	<i>Oryza sativa</i> L.	Induksi ekspresi gen OsP5CS1 pada tanaman toleran dan induksi ekspresi gen OsP5CR pada genotipe toleran dan rentan dalam meningkatkan sintesis prolin jalur glutamat	Sripinyowanich <i>et al.</i> , 2013
ABA (Asam absisat)	0,32 ± 0,015–0,14 ± 0,030 ng mL <sup>-1</sup>	120 dan 250 mM	<i>Oryza sativa</i> L. 'Jin somi'	Inokulasi bakteri endofit <i>B. amyloliquefaciens</i> RWL-1 mampu meningkatkan resistensi terhadap salinitas	Shahzad <i>et al.</i> , 2017

## KESIMPULAN

Prolin (Pro) merupakan metabolit sekunder yang terakumulasi pada tanaman tercekam salinitas. Asam amino ini berfungsi sebagai osmoregulator dan osmoprotektan dengan mempertahankan keseimbangan osmotik sel. Ekspresi gen terkait enzim P5CS, PDH, ProT, dan  $\delta$ -OAT berperan dalam regulasi sintesis Pro. Beberapa tanaman sensitif menunjukkan tingkat efisiensi penggunaan nitrogen (N) yang lebih baik dibandingkan toleran, sehingga berkorelasi positif terhadap pertumbuhan dan perkembangan. Namun studi ini masih perlu dikaji kembali melalui perlakuan NaCl dengan konsentrasi bertingkat pada tanaman dengan variasi umur tanam pada fase vegetatif dan generatif. Respon pertahanan pertama yang ditunjukkan oleh tanaman tercekam salin adalah akumulasi Pro yang lebih tinggi pada akar seiring dengan tingginya penyerapan N. Penambahan N dalam bentuk  $\text{NH}_4^+$  juga mampu menghambat serapan  $\text{Na}^+$  sehingga menurunkan potensial osmotik sel dan meningkatkan potensial air daun dalam menjaga keseimbangan turgiditas sel. Fitohormon eksogen ABA ternyata mampu menginduksi gen terkait biosintesis Pro jalur glutamat sehingga dapat menjadi solusi terbaru bagi tanaman tercekam pada lahan salinitas.

## DAFTAR PUSTAKA

- Boscaiu, M., Lull, C., Llinares, J., Vicente, O., and Boira, H. 2013. Proline as a biochemical marker in relation to the ecology of two halophytic *Juncus* species. *Journal of Plant Ecology*. vol 6(2): 177–186. doi: <https://doi.org/10.1093/jpe/rts017>.
- De Lacerda, CF., Cambraia, J., Oliva, MA., Ruiz, HA., and Prisco, JT. 2003. Solute accumulation and distribution during shoot and leaf development in two sorghum genotypes under salt stress. *Environmental and Experimental Botany*. vol 49(2): 107–120. doi: [https://doi.org/10.1016/S0098-8472\(02\)00064-3](https://doi.org/10.1016/S0098-8472(02)00064-3).
- Gou, L., Zhuo, C., Lu, S., and Guo, Z. 2020. A universal stress protein from *Medicago falcata* (MfUSP1) confers multiple stress tolerance by regulating antioxidant defense and proline accumulation. *Environmental and Experimental Botany*. vol 178(June): 104168. doi: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104168>.
- Hayat, S., Hayat, Q., Alyemini, MN., Wani, AS., Pichtel, J., and Ahmad, A. 2012. Role of proline under changing environments: A review. *Plant Signaling and Behavior*. vol 7(11): 1456–1466. doi: <https://doi.org/10.4161/psb.21949>.
- Hessini, K., Issaoui, K., Ferchichi, S., Saif, T., Abdelly, C., Siddique, KHM., and Cruz, C. 2019. Interactive effects of salinity and nitrogen forms on plant growth, photosynthesis and osmotic adjustment in maize. *Plant Physiology and Biochemistry*. vol 139(October): 171–178. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.03.005>.
- Houimli, SIM., Denden, M., and Mouhanded, BD. 2010. Effects of 24-epibrassinolide on growth, chlorophyll, electrolyte leakage and proline by pepper plants under NaCl-stress. *EurAsian Journal of Biosciences*. vol 104(July): 96–104. doi: <https://doi.org/10.5053/ejobios.2010.4.0.12>.
- Per, TS., Khan, NA., Reddy, PS., Masood, A., Hasanuzzaman, M., Khan, MIR., and Anjum, NA. 2017. Approaches in modulating proline metabolism in plants for salt and drought stress tolerance: Phytohormones, mineral nutrients and transgenics. *Plant Physiology and Biochemistry*. vol 115: 126–140. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.03.018>.
- Shahzad, R., Khan, AL., Bilal, S., Waqas, M., Kang, SM., and Lee, IJ. 2017. Inoculation of abscisic acid-producing endophytic bacteria enhances salinity stress tolerance in *Oryza sativa*. *Environmental and Experimental Botany*. vol 136: 68–77. doi: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.01.010>.
- Sharma, S., Villamor, JG., and Verslues, PE. 2011. Essential role of tissue-specific proline synthesis and catabolism in growth and redox balance at low water potential. *Plant Physiology*. vol 157(1): 292–304. doi: <https://doi.org/10.1104/pp.111.183210>.
- Sripinyowanich, S., Klomsakul, P., Boonburapong, B., Bangyeekhun, T., Asami, T., Gu, H., Buaboocha, T., and Chadchawan, S. 2013. Exogenous ABA induces salt tolerance in indica rice (*Oryza sativa* L.): The role of OsP5CS1 and OsP5CR gene expression during salt stress. *Environmental and Experimental Botany*. vol 86: 94–105. doi: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.01.009>.
- Wani, AS., Ahmad, A., Hayat, S., and Tahir, I. 2019. Epibrassinolide and proline alleviate the photosynthetic and yield inhibition under salt stress by acting on antioxidant system in mustard. *Plant Physiology and Biochemistry*. vol 135: 385–394. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.01.002>.
- Waszczak, C., Carmody, M., and Kangasjärvi, J. 2018. Reactive oxygen species in plant signaling.

- Annual Review of Plant Biology*. vol 69(February): 1–28. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042817>.
- Watanabe, S., Kojima, K., Ide, Y., and Sasaki, S. 2000. Effects of saline and osmotic stress on proline and sugar accumulation in *Populus euphratica* in vitro. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*. vol 63(3): 199–206. doi: <https://doi.org/10.1023/A:1010619503680>.
- You, J., Hu, H., and Xiong, L. 2012. An ornithine  $\delta$ -aminotransferase gene OsOAT confers drought and oxidative stress tolerance in rice. *Plant Science*. vol 197: 59–69. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2012.09.002>.
- Zhang, K., Tang, J., Wang, Y., Kang, H., and Zeng, J. 2020. The tolerance to saline–alkaline stress was dependent on the roots in wheat. *Physiology and Molecular Biology of Plants*. vol 26(5): 947–954. doi: <https://doi.org/10.1007/s12298-020-00799-x>.
- Zhang, M., Huang, H., and Dai, S. 2014. Isolation and expression analysis of proline metabolism-related genes in *Chrysanthemum lavandulifolium*. *Gene*. vol 537(2): 203–213. doi: <https://doi.org/10.1016/j.gene.2014.01.002>.