

# ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

---

## PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY OF PLANTS

УДК 581.1 + 581.5  
doi:10.21685/2307-9150-2022-3-1

### Динамика показателей развития солевого стресса у овса посевного при разном уровне pH корневой среды

О. А. Четина<sup>1</sup>, А. К. Арисова<sup>2</sup>

<sup>1,2</sup>Пермский государственный национальный  
исследовательский университет, Пермь, Россия

<sup>1</sup>lymar11@rambler.ru, <sup>2</sup>nast483@bk.ru

**Аннотация.** *Актуальность и цели.* Развитие процесса засоления почв может сопровождаться как снижением, так и повышением pH; при этом растения испытывают комплексный стресс (солевой + щелочной стресс, солевой + кислотный стресс). Цель исследований – проследить динамику содержания перекиси водорода, пероксидазной активности и содержания пролина в листьях овса посевного под воздействием NaCl на фоне кислой, нейтральной и щелочной реакций корневой среды. *Материалы и методы.* В качестве объекта исследования использовали овес посевной *Avena sativa* L. Растения выращивали на вермикулите в течение 6 дней, далее добавляли стресс-факторы, в качестве которых использовали растворы, сочетающие засоление NaCl (200 мМ) и разные уровни pH (pH 3, pH 6.5, pH 10). Щелочная среда создавалась глицин-КОН буфером, кислая – уксусной кислотой. После стресс-воздействия в течение 48 ч в листьях растений определяли содержание перекиси ферроцианидным методом, пероксидазную функцию – по методу Бояркина, пролин – по методу Бейтса. *Результаты.* При воздействии засоления NaCl на фоне нейтральной реакции среды высота растений была ниже контрольного варианта только через 48 ч наблюдений; в листьях овса наблюдали изменчивость в содержании перекиси, повышение активности пероксидаз и накопление пролина. В варианте NaCl на щелочной среде высота овса не отличалась от высоты растений на фоне щелочной реакции среды; в отдельные сроки наблюдений в листьях овса отмечено повышение активности пероксидаз и накопление пролина. Засоление на фоне кислой реакции среды способствовало снижению высоты растений овса; в листьях не повышалась активность пероксидаз, а накопление пролина отмечали только через сутки после стресс-воздействия. *Выводы.* На фоне нейтральной, щелочной и кислой реакции среды отмечена разная степень проявления солевого стресса. Повышенное угнетение и слабые ответные реакции растений свидетельствуют о наиболее негативном воздействии солей на фоне кислой реакции среды.

**Ключевые слова:** солевой стресс, кислая и щелочная реакция, перекись водорода, пероксидаза, пролин

**Для цитирования:** Четина О. А., Арисова А. К. Динамика показателей развития солевого стресса у овса посевного при разном уровне pH корневой среды // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2022. № 3. С. 3–15. doi:10.21685/2307-9150-2022-3-1

## Dynamics of salt stress parameters in cultivated oat with different pH levels of root environment

O.A. Chetina<sup>1</sup>, A.K. Arisova<sup>2</sup>

<sup>1,2</sup>Perm State National Research University, Perm, Russia

<sup>1</sup>lymar11@rambler.ru, <sup>2</sup>nast483@bk.ru

**Abstract.** *Background.* The development of the process of soil salinization can be accompanied by both a decrease and an increase in pH; at the same time, plants experience complex stress (salt + alkaline stress, salt + acid stress). The purpose of the research is to trace the dynamics of hydrogen peroxide content, peroxidase activity and proline content in oat leaves under the influence of NaCl against the background of acidic, neutral and alkaline reactions of the root environment. *Materials and methods.* The oat *Avena sativa* L. was used as the object of study. Plants were grown on vermiculite for 6 days, then stress factors were added, which were solutions combining NaCl salinity (200 mM) and different pH levels (pH 3, pH 6.5, pH ten). The alkaline medium was created with a glycine-KOH buffer, and the acidic medium was created with acetic acid. After stress exposure for 48 hours, peroxide content was determined in plant leaves by the ferrothiocyanate method, peroxidase function – by the Boyarkin method, proline – by the Bates method. *Results.* When exposed to NaCl salinity against the background of a neutral reaction of the environment, the height of the plants was lower than the control variant only after 48 hours of observation; in oat leaves, variability in the content of peroxide, an increase in the activity of peroxidases, and the accumulation of proline were observed. In the NaCl variant on an alkaline medium, the height of oats did not differ from the height of plants against the background of an alkaline reaction of the medium; in some periods of observation, an increase in the activity of peroxidases and the accumulation of proline were noted in oat leaves. Salinization against the background of an acid reaction of the environment contributed to a decrease in the height of oat plants; the activity of peroxidases did not increase in the leaves, and the accumulation of proline was noted only a day after the stress exposure. *Conclusions.* Against the background of neutral, alkaline and acid reactions of the environment, different degrees of manifestation of salt stress were noted. Increased inhibition and weak plant responses indicate the most negative effect of salts against the background of an acidic environment.

**Keywords:** salinization, acid and alkaline reaction, hydrogen peroxide, peroxidase, proline.

**For citation:** Chetina O.A., Arisova A.K. Dynamics of salt stress parameters in cultivated oat with different pH levels of root environment. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2022;(3):3–15. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2022-3-1

### Введение

Изучение физиологии стресса и механизмов устойчивости у растений является актуальнейшей проблемой современной физиологической науки. В результате хозяйственной деятельности человека создаются новые неблагоприятные условия для растений (загрязнение тяжелыми металлами, нефтепродуктами, глобальное потепление и др.), которые в сочетании с природными факторами создают новые риски в производстве продуктов питания, в технологиях озеленения и восстановления ландшафтов. Развитие солевого

стресса и механизмов толерантности у растений уже несколько десятилетий находится в центре внимания исследователей [1–3]. В природных и техногенных ландшафтах развитие засоления может сопровождаться как снижением, так и повышением pH [4]. При этом растения испытывают комплексный солевой и щелочной стресс, солевой и кислотный стресс, а адаптивные механизмы направлены на осморегуляцию, защиту от избытка засоляющих ионов и окислительных радикалов, pH-регуляцию. В ряде работ обосновано усиленное негативное воздействие на растения щелочных солей ( $\text{NaHCO}_3$  и  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ ), по сравнению с нейтральными солями ( $\text{NaCl}$  и  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ) [5, 6]. Ответная реакция растений на засоление при разной кислотности-щелочности реакции корневой среды изучена недостаточно. Цель наших исследований – проследить реакцию растений овса посевного на воздействие засоления  $\text{NaCl}$  на фоне разной кислотности-щелочности реакции корневой среды по содержанию перекиси водорода, пероксидазной активности и содержанию пролина в листьях. Первые два показателя характеризуют ответную реакцию растений на окислительный стресс [7, 8]; а пролин – обладает многофункциональной активностью, участвует в осморегуляции, выполняет протекторную и pH-регуляторную роль [9, 10].

### Материалы и методы

В качестве объекта исследования использовали несортной овес посевной *Avena sativa* L.

Предварительно замоченные семена овса высаживали в умеренно увлажненный вермикулит в контейнеры размером 16×12×7 см. Растения в течение 5 дней выращивали при температуре 25 °C и длине светового дня – 18 ч. На 6-й день в вермикулит вносили кислые (pH 3) и щелочные (pH 10) растворы. В вариантах опыта с засолением растворы с разной pH среды содержали  $\text{NaCl}$  в концентрации 200 мМ. В контрольном варианте растения поливали дистиллированной водой (pH 6,5).

Кислую среду растворов (pH 3) создавали уксусной кислотой, щелочную среду растворов (pH 10) – глицин-КОН буфером. Реакцию среды в вермикулите контролировали путем измерения на иономере в течение двух суток; через 24 ч она оставалась устойчивой, через 48 ч кислотность и щелочность среды изменялись в нейтральную сторону на 0,5 pH.

После стресс-воздействия через определенные интервалы времени (1, 2, 3, 4, 5, 6, 16, 24 и 48 ч) отбирали пробы зеленых листьев для определения содержания перекиси и пероксидазной функции. Определение количества перекиси проводили ферроцианидным методом [11], пероксидазной функции – по методу А. Н. Бояркина [12]. Пролин определяли в сухих пробах листьев – по методу Бейтса [13]. Биологическая и аналитическая повторность определения физиолого-биохимических показателей – трехкратная. Значимость различий между вариантами опыта оценивали дисперсионным непараметрическим методом (критерий Крускал – Уоллиса); значимыми считали различия между сравниваемыми средними величинами с доверительной вероятностью 95 % и выше ( $P \leq 0,05$ ).

Высоту растений замерили по вариантам опыта в 30-кратной повторности через 24 и 48 ч после стресс-воздействия; существенность различий между вариантами оценили статистически по критерию Стьюдента ( $P \leq 0,05$ ).

## Результаты

### Высота надземной части растений

Через 24 ч после стресс-воздействия высота надземной части растений в вариантах с кислой и щелочной средой была меньше контрольного варианта (рис. 1,а). В условиях кислотного стресса высота растений была наименьшей в оба срока наблюдений, на 12–15 % ниже относительно контрольного варианта ( $P$  варьировал в диапазоне 0,001–0,013). На фоне щелочной реакции корневой среды наблюдалось снижение на 7 % через 24 ч после воздействия стресс-фактора ( $P = 0,015$ ), через 48 ч значимых различий с контрольным вариантом не обнаружено ( $P = 0,116$ ).

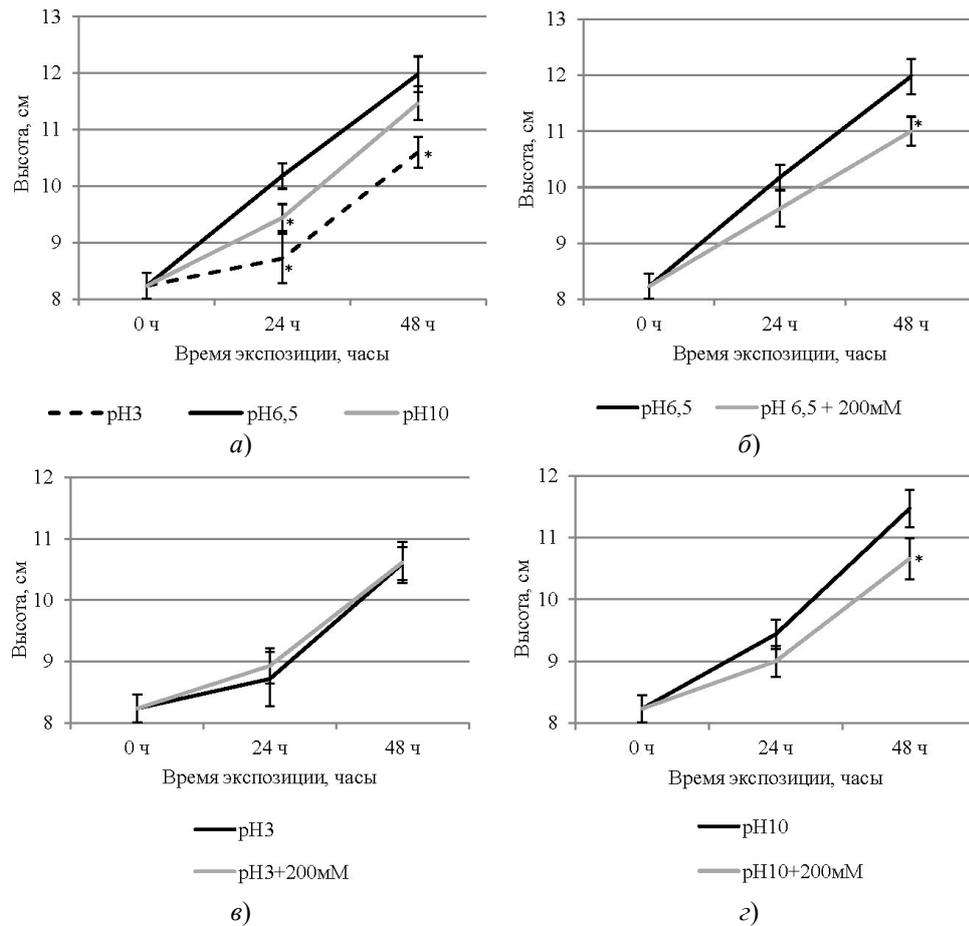


Рис. 1. Высота надземной части растений овса посевного при засолении NaCl и разном уровне pH корневой среды: а – варианты опыта с различным уровнем pH корневой среды; б – варианты опыта с засолением NaCl при нейтральном уровне pH; в – варианты опыта с засолением NaCl и pH 3; з – варианты опыта с засолением NaCl и pH 10. Звездочкой отмечены значимые различия между вариантами опыта в каждый временной промежуток: а – между вариантом pH 6,5 и вариантами pH 3, pH 10; б, в, з – между вариантами с засолением и без него при каждом уровне pH

При воздействии засоления NaCl 200 мМ на фоне нейтральной реакции среды через 24 ч не наблюдалось статистически значимых различий с кон-

трольным вариантом по высоте надземной части ( $P = 0,347$ ) (рис. 1,б). Через 48 ч отмечено угнетение растений и снижение высоты на 14 % относительно незасоленного варианта опыта ( $P = 0,003$ ).

Засоление на фоне кислой реакции корневой среды не оказало значимого влияния на высоту надземной части растений в оба срока наблюдений ( $P = 0,287-0,460$ ) (рис. 1,в). В варианте с засолением на щелочной среде через 24 ч после стресс-воздействия не наблюдали значимого влияния на высоту растений ( $P = 0,098$ ), но через 48 ч высота овса была ниже на 7,5 % относительно незасоленного щелочного варианта опыта ( $P = 0,03$ ) (рис. 1,г).

#### *Содержание перекиси водорода в листьях растений*

После добавления кислых и щелочных растворов в корневую среду содержание перекиси водорода (рис. 2,а) через 1 ч снижалось на фоне рН 10 (на 34 % относительно контроля) ( $P = 0,030$ ), затем значительно возрастало через 3 часа (на кислой среде на 57,5 % ( $P = 0,028$ ), а на щелочной среде – на 34 % ( $P = 0,042$ ). В последующие часы наблюдений уровень перекиси постепенно снижался и через 24 ч приблизился к контрольному уровню ( $P = 0,130-0,260$ ). В целом в условиях кислой корневой среды перекиси в листьях овса накапливалось больше, чем в щелочных условиях.

Под воздействием засоления NaCl на фоне нейтральной реакции корневой среды (рис. 2,б) в отдельные сроки наблюдалось увеличение количества перекиси в листьях овса относительно контрольного варианта: через 3 ч – на 25 % ( $P = 0,028$ ) и через 5 ч – на 11 % ( $P = 0,047$ ), в остальные сроки значимых различий с контролем не отмечалось ( $P = 0,10-0,350$ ). Через 24 ч после стресс-воздействия содержание перекиси снизилось на 36 % ( $P = 0,028$ ), через 48 ч – на 26 % относительно контрольного варианта ( $P = 0,029$ ).

Под воздействием засоления на фоне кислой реакции корневой среды в течение первых 5 ч отмечено снижение уровня перекиси водорода в листьях на 23–47 % относительно растений в незасоленном кислом варианте опыта ( $P = 0,028-0,036$ ) (рис. 2,в). В последующие сроки наблюдений эти варианты опыта не имели значимых различий ( $P = 0,070-0,090$ ).

В варианте с засолением и щелочной реакцией корневой среды (рис. 2,г) наблюдалось снижение количества  $H_2O_2$  в растениях относительно незасоленного щелочного варианта через 3 и 48 ч после стресс-воздействия, на 19 % ( $P = 0,030$ ) и 37,5 % ( $P = 0,030$ ) соответственно. В остальные сроки наблюдений по количеству перекиси между засоленными и незасоленными вариантами опыта на фоне щелочной реакции среды не выявлено значимых различий ( $P = 0,06-0,43$ ).

#### *Активность пероксидазы в листьях растений*

В условиях кислой реакции корневой среды в первые 6 ч после стресс-воздействия в активности пероксидазы в листьях овса не наблюдалось значимых различий с контрольным вариантом опыта ( $P = 0,157-0,500$ ) (рис. 3,а). Но через 24 ч и 48 ч в условиях кислотного стресса отмечено усиление пероксидазной функции в растениях на 56 % ( $P = 0,030$ ) и на 72 % ( $P = 0,030$ ) соответственно. При щелочном стрессе прирост активности пероксидазы на 25 % наблюдался через 2 ч ( $P = 0,029$ ), наибольший прирост активности на 59 % – через 48 ч ( $P = 0,030$ ), по сравнению с растениями в варианте с нейтральной реакцией среды.

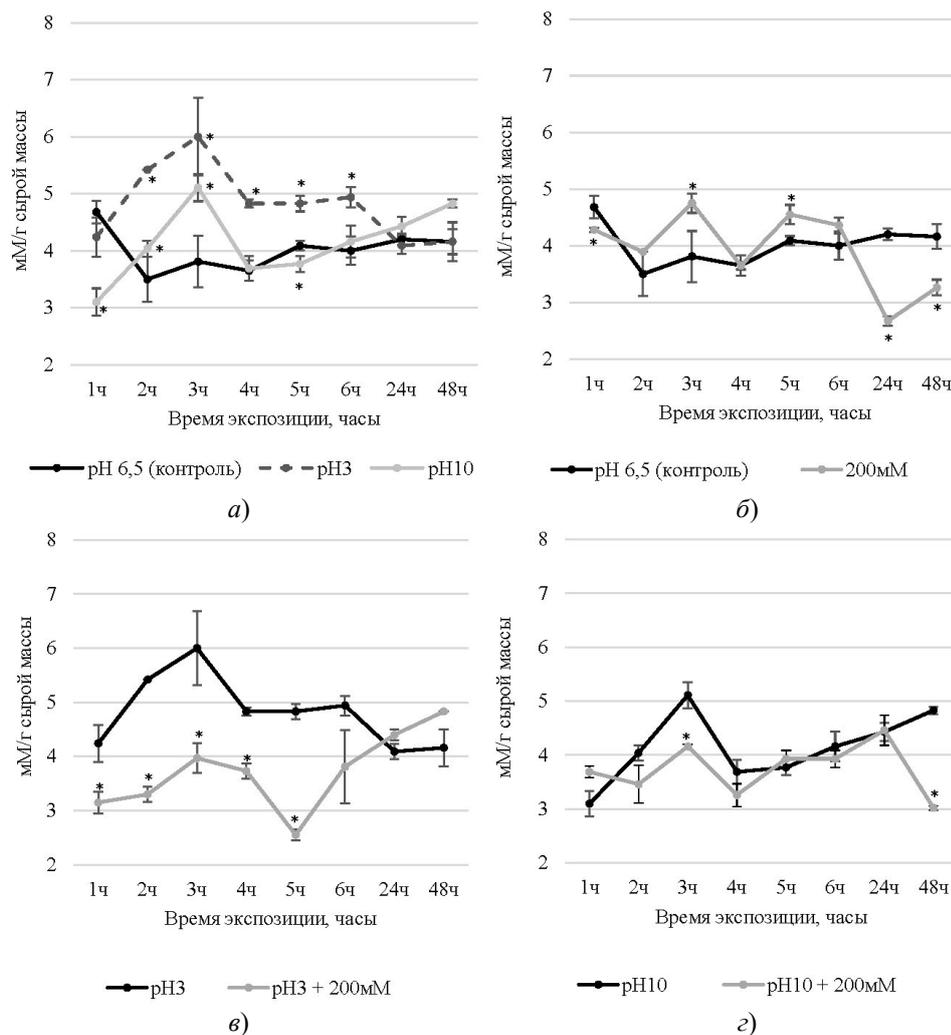


Рис. 2. Динамика содержания перекиси в надземных органах растений при засолении NaCl и разном уровне pH корневой среды: *а* – варианты опыта с различным уровнем pH корневой среды; *б* – варианты опыта с засолением NaCl при нейтральном уровне pH; *в* – варианты опыта с засолением NaCl и pH 3; *з* – варианты опыта с засолением NaCl и pH 10. Звездочкой отмечены значимые различия между вариантами опыта в каждый временной промежуток: *а* – между вариантом pH 6,5 и вариантами pH 3, pH 10; *б, в, з* – между вариантами с засолением и без него при каждом уровне pH

При засолении NaCl и нейтральной реакции корневой среды во все сроки наблюдений наблюдалось существенное усиление активности пероксидаз в листьях относительно растений в контрольном варианте опыта (рис. 3,б). Наибольшая активность пероксидазы зафиксирована через 4 ч после стрессового воздействия (в 2,7 раза выше контрольного уровня) ( $P = 0,031$ ).

В условиях солевого стресса на кислой реакции корневой среды не установлено изменений пероксидазной функции в листьях овса по сравнению с растениями в незасоленном кислом варианте опыта (рис. 3,в) ( $P = 0,066-0,500$ ).

Засоление корневой среды на щелочном фоне способствовало усилению пероксидазной функции через 3–4 ч на 24–27 % ( $P = 0,031–0,036$ ), через 48 ч – на 38 % относительно незасоленного щелочного варианта опыта ( $P = 0,029$ ) (рис. 3,з). В остальные временные интервалы активность пероксидаз в листьях по вариантам опыта не имела значимых различий ( $P = 0,130–0,425$ ).

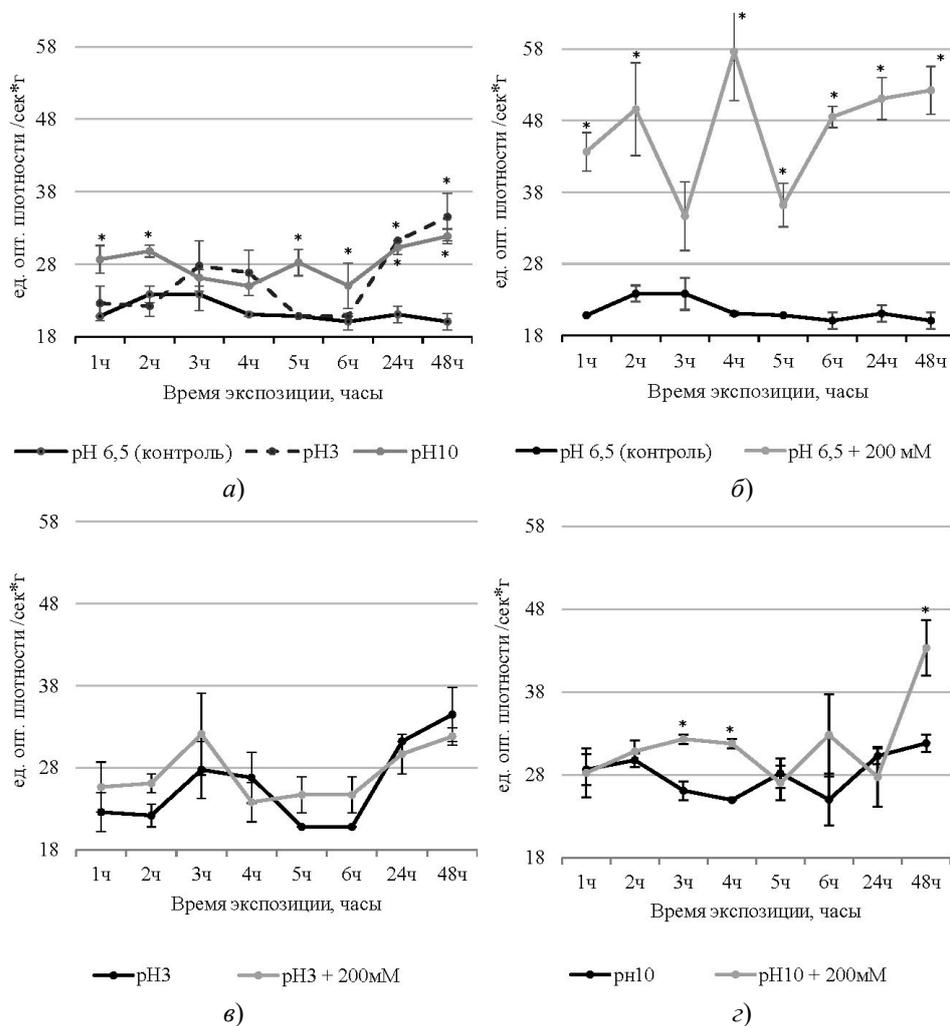


Рис. 3. Динамика пероксидазной функции в надземных органах растений при засолении NaCl и разном уровне pH корневой среды: а – варианты опыта с различным уровнем pH корневой среды; б – варианты опыта с засолением NaCl при нейтральном уровне pH; в – варианты опыта с засолением NaCl и pH 3; з – варианты опыта с засолением NaCl и pH 10. Звездочкой отмечены значимые различия между вариантами опыта в каждый временной промежуток: а – между вариантом pH 6,5 и вариантами pH 3, pH 10; б, в, з – между вариантами с засолением и без него при каждом уровне pH

#### Содержание пролина в листьях растений

В условиях кислотного и щелочного стресса в листьях овса содержание пролина было выше, чем в контрольных растениях ( $P = 0,028–0,036$ ) (рис. 4,а).

Количество его достигало максимальных значений при щелочном стрессе через 48 ч – 69 мг/10 г (выше контроля в 3 раза), а при кислотном стрессе через 24 ч – до 58 мг (в 2,6 раза выше контрольного варианта).

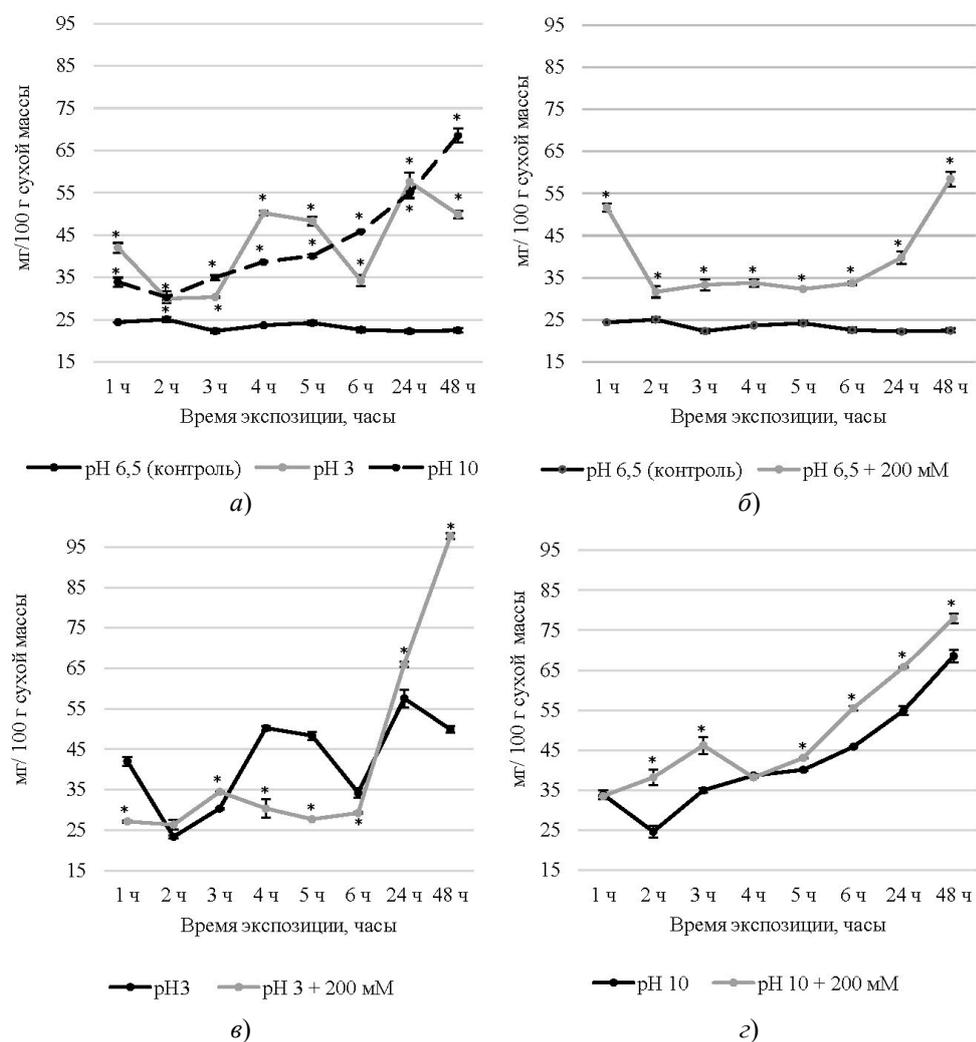


Рис. 4. Динамика содержания пролина в листьях овса посевного при засолении NaCl и разном уровне pH корневой среды: *а* – варианты опыта с различным уровнем pH корневой среды; *б* – варианты опыта с засолением NaCl при нейтральном уровне pH; *в* – варианты опыта с засолением NaCl и pH 3; *г* – варианты опыта с засолением NaCl и pH 10. Звездочкой отмечены значимые различия между вариантами опыта в каждый временной промежуток: *а* – между вариантом pH 6,5 и вариантами pH 3, pH 10; *б, в, г* – между вариантами с засолением и без него при каждом уровне pH

В условиях солевого стресса и нейтральной реакции корневой среды в целом отмечено повышенное содержание пролина в листьях по отношению к содержанию в контрольных растениях ( $P = 0,028-0,031$ ) (рис. 4,б). Наибольшее количество пролина аккумулировалось через 1 и 48 ч после стрессового воздействия, превышая контрольный уровень в 2,5 раза. В остальные сроки

наблюдений в варианте с засолением уровень пролина в листьях был повышен примерно на 47 % относительно контроля.

При засолении и кислой реакции корневой среды в первые шесть часов наблюдений содержание пролина в листьях овса было ниже или не отличалось от количества пролина у растений в незасоленном кислом варианте опыта ( $P = 0,028-0,350$ ) (рис. 4,б). Позднее была прослежена аккумуляция пролина в листьях: через 24 ч его содержание выше на 15 % ( $P = 0,029$ ), а через 48 ч – выше в 2 раза ( $P = 0,029$ ), чем у растений на незасоленной и кислой корневой среде.

В условиях комбинированного солевого и щелочного стресса количество пролина постепенно возрастало и в большинстве сроков наблюдений было выше, чем у растений при отдельном щелочном стрессе ( $P = 0,028-0,029$ ) (рис. 4,г). Через 1ч и 4 ч после стресс-воздействия значимых различия у растений в этих вариантах опыта не выявлено ( $P = 0,062-0,275$ ).

### Обсуждение

При изменении рН-уровня корневой среды нами отмечена значительная изменчивость в содержании пероксида водорода в листьях овса. Увеличение концентрации  $H_2O_2$  чередовалось с ее снижением до контрольных значений. Эти колебания связаны с кратковременными окислительными взрывами и подавлением их антиоксидантной системой [14]. Окислительный взрыв в свою очередь запускает дальнейший каскад ответных реакций, и в этом случае перекись водорода выполняет сигнальную функцию, связанную с включением антиоксидантной системы [7]. При сочетании солевого и кислотного, а также солевого и щелочного стресса в растениях не наблюдали увеличения содержания перекиси относительно незасоленных вариантов с соответствующей рН. Вероятно, в этих сложных условиях усилена антиоксидантная защита растений, что препятствует повышению содержания перекиси.

В условиях кислотного и щелочного стресса в течение первых шести часов наблюдений не установлено повышения пероксидазной активности в листьях овса. Возможно, в клетке активизировалась каталаза, этот фермент специализирован именно на удалении перекиси [15], количество которой не возрастало относительно растений в варианте с нейтральной реакцией корневой среды. Установлено, что изменение рН почвы способствовало активизации разных ферментов антиоксидантной защиты, в том числе каталазы и супероксиддисмутазы [16].

При солевом стрессе в листьях овса было зафиксировано усиление пероксидазной активности, направленное, по-видимому, на устранение избытка АФК. Это соответствует данным об активизации антиоксидантной ферментной защиты при засолении [17]. Пероксидазу считают одним из маркерных ферментов, в первую очередь активирующихся в ответ на стресс-воздействие [18]; при этом в антиоксидантную деятельность включаются пероксидазы, находящиеся в неактивном состоянии [19].

В наших наблюдениях при сочетании двух неблагоприятных факторов корневой среды в меньшей степени усиливалась активность пероксидаз, чем при отдельном солевом воздействии. В условиях солевого и кислотного стресса практически не отмечено усиления пероксидазной функции. При солевом и щелочном стрессе активность пероксидаз повышалась только в отдельные сроки наблюдений. Возможно, при смешанном стрессе участие пе-

пероксидаз в устойчивости растений овса препятствует смещению реакции клеточной среды.

Содержание свободного пролина является одним из маркеров устойчивости растений ко многим стрессовым воздействиям [20]. По накоплению пролина в условиях кислотного и щелочного стресса можно предположить его участие не только в антиоксидантной, но и рН-регулирующей деятельности. На участие пролина в регуляции рН клеточной среды указывают некоторые исследователи [9].

Устойчивость растений к избытку солей связывают с осморегуляторной, протекторной, антиоксидантной функцией пролина [20]. В наших опытах аккумуляция пролина подтверждает его особое значение при солевом стрессе на фоне нейтральной реакции корневой среды.

При комбинированном стрессе участие пролина в адаптационных процессах было не настолько явным. В условиях солевого и кислотного стресса количество пролина возросло только через сутки после стресс-воздействия. При солевом и щелочном стрессе повышение содержания пролина отмечено только в отдельные сроки, по сравнению с растениями в незасоленном щелочном варианте опыта. Считается, что при засолении нарушение избирательного поглощения катионов происходит через 10–20 дней [3]. В нашем эксперименте с сочетанием двух неблагоприятных факторов среды наиболее вероятной выглядит протекторная роль пролина – защита компонентов клетки от избытка солей, которая проявляется через определенное время после внесения соли в корневую среду.

### Заключение

Результаты наших исследований показали разную степень проявления солевого стресса на фоне нейтральной, щелочной и кислой реакции корневой среды. Засоление NaCl 200 мМ на фоне нейтральной реакции среды не снизило высоту растений через 48 ч после внесения соли; в листьях овса наблюдали усиление изменчивости в содержании перекиси, повышение активности пероксидаз и накопление пролина.

Внесение NaCl в условиях щелочной среды (рН 10) не снизило высоту растений относительно варианта со щелочной средой; в отдельные сроки наблюдений отмечено повышение активности пероксидаз и накопление пролина в листьях овса.

Засоление на фоне кислой реакции среды (рН 3) способствовало определенному угнетению растений; в листьях овса не повышалась активность пероксидаз, а накопление пролина отмечали только через сутки после стресс-воздействия.

### Список литературы

1. Yang Y., Guo Y. Unraveling salt stress signaling in plants // *Journal of Integrative Plant Biology*. 2018. Vol. 60. P. 796–804.
2. Arif Y., Singh P., Siddiqui H. et al. Salinity induced physiological and biochemical changes in plants: An omic approach towards salt stress tolerance // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2020. Vol. 156. P. 64–77.
3. Веселов Д. С., Маркова И. В., Кудоярова Г. Р. Реакция растений на засоление и формирование солеустойчивости // *Успехи современной биологии*. 2007. Т. 125, № 7. С. 482–493.

4. Еремченко О. З., Митракова Н. В., Шестаков И. Е. Природно-техногенная организация почвенного покрова территории воздействия солеотвалов и шламохранилищ в Соликамско-Березниковском экономическом районе // Вестник Пермского университета. Сер.: Биология. 2017. Вып. 3. С. 311–320.
5. Liu J., Guo Q., Shi D. C. Seed germination, seedling survival, and physiological response of sunflowers under saline and alkaline conditions // *Photosynthetica*. 2010. Vol. 48. P. 278.
6. Lv B. S., Li X. W., Ma H. Y. et al. Differences in growth and physiology of rice in response to different saline-alkaline stress factors // *Agronomy Journal*. 2013. Vol. 105. P. 1119. URL: <https://doi.org/10.2134/agronj2013.0017>
7. Demidchik V. Mechanisms of oxidative stress in plants: from classical chemistry to cell biology // *Environmental and Experimental Botany*. 2015. Vol. 109. P. 212. URL: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.06.021>
8. Колупаев Ю. Е., Карпец Ю. В., Кабашникова Л. Ф. Антиоксидантная система растений: клеточная компартиментация, защитные и сигнальные функции, механизмы регуляции (обзор) // *Прикладная биохимия и микробиология*. 2019. Т. 55, № 5. С. 419–440.
9. Zhu J. K. Plant salt tolerance // *Trends in Plant Science*. 2001. Vol. 6. P. 66. URL: [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01838-0](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01838-0)
10. Ghosh U. K., Islam M. N., Siddiqui M. N. et al. Proline, a multifaceted signalling molecule in plant responses to abiotic stress: Understanding the physiological mechanisms // *Plant Biology*. 2021. Vol. 24. P. 227–239.
11. Sagisaka S. The occurrence of peroxide in a perennial plant, *Populus gelrica* // *Plant Physiology*. 1976. Vol. 57. P. 308–309.
12. Ермаков А. И., Арасимович В. В., Ярош Н. П. [и др.]. Методы биохимического исследования растений. Л. : Агропромиздат, 1987. 430 с.
13. Bates L. S., Waidren R. P., Tear J. D. Rapid determination of free proline for water stress studies // *Plant and soil*. 1973. Vol. 39, № 1. P. 205.
14. Baker C. J., Orlandi E. W. Active oxygen in plant pathogenesis // *Annual Review of Phytopathology*. 1995. Vol. 33. P. 299–321.
15. Омаров Р. Т., Смелова А. М. Сравнение активности ферментов антиоксидантного комплекса (каталаза, альдегидоксидаза) злаковых растений в условиях солевого стресса // *Вопросы науки*. 2015. Т. 2. С. 36–40.
16. Latef A. A. A., Tran L.-S. P. Impacts of priming with silicon on the growth and tolerance of maize plants to alkaline stress // *Frontiers in Plant Science*. 2016. Vol. 7. P. 243. URL: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00243>
17. Карташов А. В., Иванов Ю. В., Радюкина Н. Л. [и др.]. Активация некоторых защитных систем в растениях *Thellungiella halophila* при действии NaCl // *Известия ПГПУ. Естественные науки*. 2006. Т. 5, № 1. С. 57–61.
18. Шевякова Н. И., Стеценко Л. А., Мещеряков А. Б. [и др.]. Изменение активности пероксидазной системы в процессе стресс-индуцированного формирования САМ // *Физиология растений*. 2002. Т. 49, № 5. С. 670–677.
19. Минибаева Ф. В., Гордон Л. Х. Продукция супероксида и активность внеклеточной пероксидазы в растительных тканях при стрессе // *Физиология растений*. 2003. Т. 50. С. 459–464.
20. Колупаев Ю. Е., Вайнер А. А., Ястреб Т. О. Пролин: физиологические функции и регуляция содержания в растениях в стрессовых условиях // *Вестник Харьковского национального аграрного университета им. В. В. Докучаева*. 2014. № 2. С. 6–22.

### References

1. Yang Y., Guo Y. Unraveling salt stress signaling in plants. *Journal of Integrative Plant Biology*. 2018;60:796–804.

2. Arif Y., Singh P., Siddiqui H. et al. Salinity induced physiological and biochemical changes in plants: An omic approach towards salt stress tolerance. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2020;156:64–77.
3. Veselov D.S., Markova I.V., Kudoyarova G.R. Plant response to salinity and formation of salt tolerance. *Uspekhi sovremennoy biologii = Advances in modern biology*. 2007;125(7):482–493. (In Russ.)
4. Eremchenko O.Z., Mitrakova N.V., Shestakov I.E. Natural and technogenic organization of the soil cover in the area affected by salt dumps and sludge storages in the Solikamsk-Bereznikovskiy economic region. *Vestnik Permskogo universiteta. Ser.: Biologiya = Bulletin of Perm University. Series: biology*. 2017;(3):311–320. (In Russ.)
5. Liu J., Guo Q., Shi D.C. Seed germination, seedling survival, and physiological response of sunflowers under saline and alkaline conditions. *Photosynthetica*. 2010;48:278.
6. Lv B.S., Li X.W., Ma H.Y. et al. Differences in growth and physiology of rice in response to different saline-alkaline stress factors. *Agronomy Journal*. 2013;105:1119. Available at: <https://doi.org/10.2134/agronj2013.0017>
7. Demidchik V. Mechanisms of oxidative stress in plants: from classical chemistry to cell biology. *Environmental and Experimental Botany*. 2015;109:212. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.06.021>
8. Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V., Kabashnikova L.F. Antioxidant system of plants: cellular compartmentation, protective and signaling functions, regulatory mechanisms (review). *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya = Applied biochemistry and microbiology*. 2019;55(5):419–440. (In Russ.)
9. Zhu J.K. Plant salt tolerance. *Trends in Plant Science*. 2001;6:66. Available at: [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01838-0](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01838-0)
10. Ghosh U.K., Islam M.N., Siddiqui M.N. et al. Proline, a multifaceted signalling molecule in plant responses to abiotic stress: Understanding the physiological mechanisms. *Plant Biology*. 2021;24:227–239.
11. Sagisaka S. The occurrence of peroxide in a perennial plant, *Populus gelrica*. *Plant Physiology*. 1976;57:308–309.
12. Ermakov A.I., Arasimovich V.V., Yarosh N.P. et al. *Metody biokhimicheskogo issledovaniya rasteniy = Methods of biochemical research of plants*. Leningrad: Agropromizdat, 1987:430. (In Russ.)
13. Bates L.S., Waidren R.P., Tear J.D. Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant and soil*. 1973;39(1):205.
14. Baker C.J., Orlandi E.W. Active oxygen in plant pathogenesis. *Annual Review of Phytopathology*. 1995;33:299–321.
15. Omarov R.T., Smelova A.M. Comparison of the activity of enzymes of the antioxidant complex (catalase, aldehyde oxidase) of cereal plants under salt stress. *Voprosy nauki = Issues of science*. 2015;2:36–40. (In Russ.)
16. Latef A.A.A., Tran L.-S.P. Impacts of priming with silicon on the growth and tolerance of maize plants to alkaline stress. *Frontiers in Plant Science*. 2016;7:243. Available at: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00243>
17. Kartashov A.V., Ivanov Yu.V., Radyukina N.L. et al. Activation of some defense systems in *Thellungiella halophila* plants under the action of NaCl. *Izvestiya PGPU. Estestvennye nauki = Proceedings of Penza State Pedagogical University. Natural sciences*. 2006;5(1):57–61. (In Russ.)
18. Shevyakova N.I., Stetsenko L.A., Meshcheryakov A.B. et al. Changes in the activity of the peroxidase system during stress-induced CAM formation. *Fiziologiya rasteniy = Plant physiology*. 2002;49(5):670–677. (In Russ.)
19. Minibaeva F.V., Gordon L.Kh. Superoxide production and extracellular peroxidase activity in plant tissues under stress. *Fiziologiya rasteniy = Plant physiology*. 2003;50:459–464. (In Russ.)

20. Kolupaev Yu.E., Vayner A.A., Yastreb T.O. Proline: physiological functions and regulation of content in plants under stress conditions. *Vestnik Khar'kovsko-go natsional'nogo agrarnogo universiteta im. V.V. Dokuchaeva = Bulletin of Kharkov national Agrarian University named after Dokuchaev*. 2014;(2):6–22. (In Russ.)

**Информация об авторах / Information about the authors**

***Оксана Александровна Четина***

кандидат биологических наук, доцент,  
доцент кафедры физиологии растений  
и экологии почв, Пермский  
государственный национальный  
исследовательский университет  
(Россия, г. Пермь, ул. Букирева, 15)

E-mail: lyamar11@rambler.ru

***Oksana A. Chetina***

Candidate of biological sciences,  
associate professor, associate professor  
of the sub-department of plant physiology  
and soil ecology, Perm State National  
Research University (15 Bukireva street,  
Perm, Russia)

***Анастасия Каримовна Арисова***

аспирант, Пермский  
государственный национальный  
исследовательский университет  
(Россия, г. Пермь, ул. Букирева, 15)

E-mail: nast483@bk.ru

***Anastasiya K. Arisova***

Postgraduate student, Perm State  
National Research University  
(15 Bukireva street, Perm, Russia)

**Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflicts of interests.**

**Поступила в редакцию / Received 03.10.2022**

**Поступила после рецензирования и доработки / Revised 20.10.2022**

**Принята к публикации / Accepted 30.10.2022**