

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY OF PLANTS

УДК 581.1

doi:10.21685/2307-9150-2022-4-1

Изменения пероксидазной активности и содержания органических кислот в листьях пшеницы в условиях сощелочного стресса

О. З. Еремченко¹, А. К. Арисова², Р. В. Кайгородов³

^{1,2,3}Пермский государственный национальный
исследовательский университет, Пермь, Россия

¹eremch@psu.ru, ²nast483@bk.ru, ³romankaygorodov@mail.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* При одновременном воздействии засоления и щелочности на растения их ответные реакции направлены на осморегуляцию, защиту от избытка засоряющих ионов и окислительных радикалов, а также на pH-регуляцию. Существует определенная трудность в отделении эффекта токсичности солей от воздействия высоких pH на растение. Цель исследований – в условиях сощелочного стресса определить вклад засоления и щелочности в изменение пероксидазной активности и содержания некоторых органических кислот (восстановленной аскорбиновой кислоты, щавелевой, яблочной, янтарной, лимонной) в листьях пшеницы. *Материалы и методы.* Объектом является пшеница мягкая яровая (*Triticum aestivum* L.). Исследования проведены в двухфакторном эксперименте с воздействием NaCl-засоления (30 мМ, 70 мМ, 100 мМ, 150 мМ) и щелочности (7, 8, 9, 10 pH). Отбор растительных проб провели через 1, 4, 24 ч после стресс-воздействия. Определили активность пероксидаз – по методу Бояркина, восстановленную аскорбиновую кислоту – по Чупахинной, содержание щавелевой, лимонной, яблочной, янтарной – методом высокоэффективной жидкостной хроматографии. *Результаты.* Проведена оценка влияния засоления и щелочности, а также их взаимного действия на варьирование показателей, связанных с развитием окислительного стресса (пероксидазная активность и восстановленная аскорбиновая кислота), с осморегуляцией и pH-гомеостазом (органические кислоты). *Выводы.* В условиях сощелочного стресса концентрация NaCl и щелочность в максимальной степени определяли варьирование содержания органических кислот цикла Кребса в листьях пшеницы. Несколько ниже показатель влияния факторов на активность пероксидаз и содержание щавелевой кислоты. Факторная нагрузка на изменчивость содержания восстановленной аскорбиновой кислоты в первые часы была относительно пониженной, через сутки действие факторов стало незначимым. Проявилась тенденция к повышенному влиянию NaCl-засоления на пероксидазную активность в листьях пшеницы по сравнению с щелочностью. Величина pH в несколько большей степени, чем концентрация NaCl, определяла изменчивость содержания органических кислот в листьях растений.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., солевой стресс, щелочной стресс, пероксидаза, органические кислоты

© Еремченко О. З., Арисова А. К., Кайгородов Р. В., 2022. Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 License / This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 License.

Для цитирования: Еремченко О. З., Арисова А. К., Кайгородов Р. В. Изменения пероксидазной активности и содержания органических кислот в листьях пшеницы в условиях солещелочного стресса // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2022. № 4. С. 3–12. doi:10.21685/2307-9150-2022-4-1

The changes in peroxidase activity and organic acid content in wheat leaves exposed to salt-alkali stress

O.Z. Eremchenko¹, A.K. Arisova², R.V. Kaygorodov³

^{1,2,3}Perm State National Research University, Perm, Russia

¹eremch@psu.ru, ²nast483@bk.ru, ³romankaygorodov@mail.ru

Abstract. *Background.* Simultaneous exposure of plants to saline and alkaline stress induces feedback reactions directed at osmoregulation, pH regulation and protection against excess salt ions and oxygen radicals. It's relatively hard to discriminate the toxic effect of salinity from the effect of high pH on plants. The purpose of the study was to determine the influence of salinity and alkalinity on peroxidase activity and organic acid content (reduced ascorbic acid, oxalic acid, malic acid, succinic acid, citric acid) in wheat leaves exposed to salt-alkali stress. *Materials and methods.* The object of the study is a soft spring wheat (*Triticum aestivum* L.). The two-factor experiment was conducted: plants were exposed to NaCl salinity (30 mM, 70 mM, 100 mM, 150 mM) and alkalinity (7, 8, 9, 10 pH). Plant samples were harvested 1h, 4h and 24h after exposure to stress. Peroxidase activity was determined according to Boyarkin; reduced ascorbic acid content was measured according to Chupakhina; oxalic, malic, succinic and citric acid concentrations were determined by HPLC. *Results.* The study determined the influence of salinity and alkalinity as well as its combined impact on parameters associated with the development of oxidative stress (peroxidase activity and reduced ascorbic acid), osmoregulation, pH-stat and ion balance (organic acids). *Conclusions.* In salt-alkali stress conditions NaCl concentration and alkalinity had the highest impact on the content of Krebs cycle acids in wheat leaves. The effect of these factors on peroxidase activity and oxalic acid content was slightly lower. The impact of both factors on reduced ascorbic acid content during the first hours of the experiment was low and didn't reach significance by the end of the day. The impact of NaCl-salinity on peroxidase activity tended to be increased when compared to alkalization. A pH value influenced organic acids content in wheat leaves to a greater extent than NaCl concentration.

Keywords: *Triticum aestivum* L., salt-stress, alkali-stress, peroxidase, organic acids

For citation: Eremchenko O.Z., Arisova A.K., Kaygorodov R.V. The changes in peroxidase activity and organic acid content in wheat leaves exposed to salt-alkali stress. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennyye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2022;(4):3–12. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2022-4-1

Введение

При одновременном воздействии засоления и щелочности на растения их ответные реакции направлены на осморегуляцию, защиту от избытка засоляющих ионов и окислительных радикалов, а также на pH-регуляцию. Солевой и щелочной стресс рассматривают как разные типы стресса; одновременно отмечают, что воздействие щелочных солей на растение более негативное, чем нейтральных солей [1–3].

В основе адаптации и кросс-адаптации растений к неблагоприятным условиям внешней среды лежит эффективное функционирование антиокси-

дантной системы [4, 5]. Окислительный стресс у растений вызывается как избытком солей [6], так и щелочностью [7]. Устойчивость растений в условиях стресса в определенной степени связывают и с метаболизмом органических кислот. Органические кислоты участвуют в рН-гомеостазе, осмотической регуляции и балансе избытка катионов [8]. При щелочном засолении отмечают определенную трудность в отделении эффекта токсичности солей от воздействия высоких рН на растения [9, 10]. Цель наших исследований – в условиях солещелочного стресса изучить вклад засоления и щелочности в изменение пероксидазной активности и содержание некоторых органических кислот (восстановленной аскорбиновой кислоты, яблочной, янтарной, лимонной, щавелевой) в листьях пшеницы.

Материалы и методы

Объектом исследований является пшеница мягкая яровая (*Triticum aestivum* L.) сорта Горноуральский. Исследования проведены в двухфакторном опыте с комбинированным воздействием NaCl-засоления (30, 70, 100, 150 мМ) и щелочности (7, 8, 9, 10 рН).

Растения выращивали на увлажненном вермикулите в течение пяти дней, на 6-й день в корневую среду вносили растворы с определенной концентрацией соли и разной реакцией среды (рН). Реакцию среды в растворах регулировали внесением NaOH, величину рН контролировали на приборе «Экотест-120». Концентрация натрия в незасоленных щелочных вариантах опыта находилась в пределах 2–5 мМ.

Отбор растительных проб провели через 1, 4, 24 ч после стресс-воздействия. Пробу измельчали вручную, из нее брали навеску. В сырой массе листьев растений изучены активность пероксидаз по методу Бояркина [11] и восстановленная аскорбиновая кислота – по методу Чупахиной [12].

Содержание лимонной, яблочной, янтарной, щавелевой кислот определяли в образцах сухой массы растений. После стресс-воздействия в каждый период наблюдений проводили сбор образцов растительной массы, фиксировали при температуре 105 °С и досушивали при 60 °С. Водный экстракт органических кислот исследовали методом обращено-фазной высокоэффективной жидкостной хроматографии с ультрафиолетовой детекцией (ОФ ВЭЖХ УФ) на приборе «Dionex, Ultimate 3000».

Биологическая повторность определения физиолого-биохимических показателей – трехкратная. Данные эксперимента обрабатывались двухфакторным дисперсионным анализом с повторными измерениями (при уровне значимости нулевой гипотезы $P < 0,05$), с определением влияния факторов на варьирование показателей по Снедекору. Расчеты проведены в пакете Stadia 8.0.

Результаты

Пероксидазная активность. Во все периоды наблюдений изменчивость пероксидазной активности зависела от NaCl-засоления на 22–31 % при уровне значимости $P < 0,0001$ (табл. 1). Факторная нагрузка щелочности была сравнительно низкой в первый и третий период наблюдений (7–8 %, $P < 0,0001$) и повышалась до 23 % ($P < 0,0001$) через 4 ч после стресс-воздействия. От взаимного действия факторов изменчивость пероксидазной активности зависела на 32–33 % ($P = 0,0001$).

Таблица 1

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа активности пероксидаз и содержания восстановленной аскорбиновой кислоты в листьях пшеницы в зависимости от NaCl-засоления (фактор NaCl), щелочности (фактор pH) и при взаимном их действии (фактор NaCl × pH)

Период наблюдений	Показатель	Факторы, показатель влияния (%)		
		NaCl	pH	NaCl × pH
1 ч	Пероксидазная активность	22	7	32
	Восстановленная аскорбиновая кислота	4	–	20
4 ч	Пероксидазная активность	31	23	32
	Восстановленная аскорбиновая кислота	17	26	17
24 ч	Пероксидазная активность	29	8	33
	Восстановленная аскорбиновая кислота	–	–	–

Примечание. «–» – отсутствие значимого влияния факторов.

Восстановленная аскорбиновая кислота. Пониженную факторную нагрузку выявили в изменениях содержания восстановленной аскорбиновой кислоты в листьях пшеницы (табл. 1). Показатель влияния концентрации NaCl в первый час наблюдений составил 4 % ($P = 0,0001$) и увеличился до 17 % ($P = 0,001$) через 4 ч после стресс-воздействия. Значимое влияние щелочности (26 %, $P = 0,006$) на этот показатель отмечено только во второй период наблюдений. В первые два периода наблюдений варьирование содержания этой кислоты зависело от взаимного действия NaCl-засоления и щелочности на 17–20 % ($P < 0,0001$). Через сутки после стресс-воздействия такого значимого влияния факторов на содержание восстановленной аскорбиновой кислоты не было выявлено.

Органические кислоты цикла Кребса. Влияние засоления и щелочности на изменчивость содержания яблочной кислоты в растениях оставалось высоким (68–99 %, $P < 0,0001$) в течение всех периодов наблюдений (табл. 2). Относительно пониженная факторная нагрузка через 1 ч после стресс-воздействия связана с небольшим по силе влиянием NaCl-засоления на изменения содержания яблочной кислоты в листьях пшеницы.

Показатели отдельного влияния факторов засоления и щелочности, а также взаимное их действие на количество лимонной кислоты во все периоды наблюдений были примерно равными (28–33 %, $P < 0,0001$), а их общая факторная нагрузка на изменчивость содержания кислоты составляла 93–97 %.

Общая факторная нагрузка на изменчивость содержания янтарной кислоты в листьях пшеницы по всем периодам наблюдений колебалась в пределах 71–97 % ($P \leq 0,0001$). Относительное снижение влияния факторов через 4 ч после стресс-воздействия было связано с уменьшением показателя отдельного влияния NaCl-засоления до 5 % ($P = 0,0001$).

Щавелевая кислота. Через 1 ч после стресс-воздействия изменения в содержании щавелевой кислоты зависели от щелочности (33 %, $P < 0,0001$) и взаимного влияния засоления и щелочности (28 %, $P < 0,0001$); общая факторная нагрузка в варьировании содержания щавелевой кислоты составила

62 % (табл. 2). Через 4 ч после стресс-воздействия сила отдельного влияния засоления и щелочности была около 8 % ($P < 0,0001$), высоким осталось влияние взаимного их действия (33 %, $P < 0,0001$). Через 24 ч изменения содержания щавелевой кислоты определяла общая факторная нагрузка (на 54 %).

Таблица 2

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа содержания органических кислот в листьях пшеницы в зависимости от NaCl-засоления (фактор NaCl), щелочности (фактор pH) и при взаимном их действии (фактор NaCl × pH)

Период наблюдений	Кислота	Факторы, показатель влияния (%)		
		NaCl	pH	NaCl × pH
1 ч	Яблочная	6	32	30
	Лимонная	28	32	33
	Янтарная	32	22	32
	Щавелевая	2	33	28
4 ч	Яблочная	23	33	33
	Лимонная	31	33	33
	Янтарная	5	33	33
	Щавелевая	8	8	33
24 ч	Яблочная	33	33	33
	Лимонная	30	33	33
	Янтарная	28	33	33
	Щавелевая	21	16	17

Примечание. Все показатели влияния значимы при $P \leq 0,0001$.

Обсуждение

Используемый в эксперименте интервал концентраций NaCl (от 30 до 150 мМ) относится к условиям умеренного солевого стресса. По ранее опубликованным результатам двухфакторного эксперимента [13] общая факторная нагрузка засоления, щелочности и их взаимного действия на высоту и массу пшеницы через 24 ч после стресс-воздействия составляла 5 и 12 % соответственно, а через 48 ч – 5 и 18 % соответственно.

В условиях стресса на сверхпродукцию активных форм кислорода (АФК) растения отвечают усилением антиоксидантной защиты [14, 15]. Повышенная активность антиоксидантных ферментов отмечалась в условиях солевого [16] и щелочного стресса [7]. По нашим данным изменение пероксидазной активности под воздействием засоления и щелочности проявилось через 1 ч после стресс-воздействия, что указывает на быструю ответную реакцию растений. Вероятно, повышенная активность антиоксидантных ферментов связана с включением пероксидаз, находящихся в неактивном состоянии [17].

Окислительный стресс растений и увеличение продукции АФК в условиях засоления связывают с избыточным накоплением ионов Na^+ [16]. В нашем эксперименте в течение суток изменчивость пероксидазной активности зависела от NaCl-засоления на 22–31 %. По мнению ряда исследователей, для первой стадии солевого стресса наиболее характерно нарушение осморегуляции [6, 18], что сопровождается также и окислительным стрессом.

Щелочность, с одной стороны, может способствовать усилению ферментативной защиты растений [7], а с другой – нарушения рН-гомеостаза и баланса ионов могут снизить активность ферментов в клетке. В нашем эксперименте сила влияния фактора щелочности на изменчивость пероксидазной активности уступала фактору засоления.

По нашим данным, сила совместного факторного действия во все периоды наблюдений была достаточно устойчивой и определяла изменчивость пероксидазной активности в листьях пшеницы более чем на 30 %. Щелочная среда нарушает строение клеточных мембран и влияет на транспорт засоряющих ионов в клетки [3, 9, 19]. По-видимому, в условиях сощелочного стресса концентрация NaCl в зависимости от градиента щелочности может по-разному влиять на пероксидазную активность в листьях пшеницы.

В фотосинтетических и митохондриальных электронтранспортных цепях аскорбиновая кислота участвует в функционировании аскорбат-глутатионового цикла, в котором H_2O_2 восстанавливается до H_2O . В условиях стресса этот цикл играет важную роль в регуляции уровня АФК [4, 15]. В нашем исследовании в течение первых 4 ч развития стресса показатель влияния NaCl-засоления возрастал от 4 до 17 %. Обычно увеличение количества аскорбиновой кислоты, как и других неферментативных антиоксидантов, связывают с адаптацией растений к засолению [6]. Щелочность повлияла на изменение содержания аскорбиновой кислоты только во второй период наблюдений (4 ч). Взаимное действие засоления и щелочности на изменения количества восстановленной аскорбиновой кислоты в первые два периода наблюдений (1 и 4 ч), возможно, связано с нарушением строения и функций мембран, как это было установлено в исследованиях влияния щелочных солей на растения [3, 9, 19].

Через сутки после стресс-воздействия влияние засоления и щелочности на содержание аскорбиновой кислоты становится незначимым, возможно, по причине того, что для защиты от избытка АФК активизировались другие низкомолекулярные антиоксиданты [5, 14, 15].

Следует отметить, что факторная нагрузка на изменения содержания восстановленной аскорбиновой кислоты в листьях пшеницы оказалась заметно ниже по сравнению с нагрузкой факторов на пероксидазную активность. Считается, что антиоксидантные ферменты находятся на первой линии защиты от окислительного стресса [5, 14, 15].

Влияние NaCl-засоления на изменчивость содержания органических кислот цикла Кребса и щавелевой кислоты может быть обусловлено их участием в осморегуляции. Осмотический компонент в действии засоления проявляется практически мгновенно; он связан со снижением поступления воды из засоленного раствора и возникновением дефицита воды. Ответной реакцией растений на дефицит воды является накопление осмотически активных веществ в клетке [18]. По данным Чжоу и Юй [20], при засолении органические кислоты поддерживают низкий водный потенциал в корнях и листьях проростков *Vetiveria zizanioides*. В условиях щелочного засоления накопление органических кислот в пшенице, рисе и подсолнечнике связывают с восстановлением осмотического баланса внутри растительных клеток [1, 21].

В течение всех периодов наблюдений значимое влияние щелочности на изменчивость содержания органических кислот, вероятно, связано с их участием в регуляции рН внутренней среды растений. Изменения в метаболизме

органических кислот принято рассматривать в качестве важнейшего адаптивного ответа растений при щелочном стрессе [1].

Выявленные колебания показателей содержания органических кислот в листьях пшеницы могут быть также обусловлены нарушением гликолиза в условиях сощелочного стресса. При подщелачивании протоплазмы рН-чувствительные ферменты переключают системы с продуцирования протонов (при гликолизе) на потребление протонов (в альтернативном пути дыхания). Альтернативный путь способен в течение короткого времени реагировать на сдвиги рН; отмечают его активизацию в условиях стресса [2, 22].

Таким образом, устойчивое влияние засоления и щелочности, а также максимально возможная в эксперименте общая факторная нагрузка на содержание органических кислот связаны со сложным метаболизмом органических кислот, их функциональной ролью в адаптационных процессах растений.

Заключение

1. В условиях сощелочного стресса содержание яблочной, лимонной и янтарной кислот в листьях пшеницы в максимальной степени зависело от концентрации NaCl и щелочности. В меньшей степени эти факторы воздействовали на активность пероксидаз, количество восстановленной аскорбиновой и щавелевой кислоты.

2. Проявилась тенденция к повышенному влиянию NaCl-засоления на пероксидазную активность и содержание восстановленной аскорбиновой кислоты в пшенице по сравнению со щелочностью.

3. Щелочность корневой среды в большей степени, чем концентрация NaCl, воздействовала на содержание органических кислот цикла Кребса и щавелевой кислоты в листьях пшеницы.

4. Отмечено взаимное действие засоления и щелочности на активность пероксидаз и содержание органических кислот, что связано, по-видимому, с тем, что влияние градаций одного из факторов зависит от того, на фоне какой градации другого фактора оно проявляется.

Список литературы

1. Liu J., Shi D.-C. Photosynthesis, chlorophyll fluorescence, inorganic ion and organic acid accumulations of sunflower in responses to salt and salt-alkaline mixed stress // *Photosynthetica*. 2010. Vol. 48, № 1. P. 127–134. doi:10.1007/s11099-010-0017-4
2. Guo R., Yang Z., Li F. [et al.]. Comparative metabolic responses and adaptive strategies of wheat (*Triticum aestivum*) to salt and alkali stress // *BMC Plant Biology*. 2015. Vol. 15, № 1. P. 1–13. doi:10.1186/s12870-015-0546-x
3. Guo R., Shi L., Yan C. [et al.]. Ionic and metabolic responses to neutral salt or alkaline salt stresses in maize (*Zea mays* L.) seedlings // *BMC Plant Biology*. 2017. Vol. 17, № 1. P. 1–13. doi:10.1186/s12870-017-0994-6
4. Shao H. B., Chu L. Y., Lu Zh. H., Kang C. M. Primary Antioxidant Free Radical Scavenging and Redox Signaling Pathways in Higher Plant Cells // *International Journal of Biological Sciences*. 2008. Vol. 4, № 1. P. 8–14. doi:10.7150/ijbs.4.8
5. Колупаев Ю. Е., Карпец Ю. В., Кабашникова Л. Ф. Антиоксидантная система растений: клеточная компартментация, защитные и сигнальные функции, механизмы регуляции (обзор) // *Прикладная биохимия и микробиология*. 2019. Т. 55, № 5. С. 419–440. doi:10.1134/S0555109919050088
6. Arif Y., Singh P., Siddiqui H. [et al.]. Salinity induced physiological and biochemical changes in plants: An omic approach towards salt stress tolerance // *Plant. Physiol. Biochem.* 2020. Vol. 156. P. 64–77. doi:10.1016/j.plaphy.2020.08.042

7. Bhuyan M. H. M., Hasanuzzaman M., Mahmud J. A. [et al.]. Unraveling morphophysiological and biochemical responses of *Triticum aestivum* L. to extreme pH: Coordinated actions of antioxidant defense and glyoxalase systems // *Plants*. 2019. Т. 8, № 1. P. 24. doi:10.3390/plants8010024
8. López-Bucio J., Nieto-Jacobo M. F., Ramírez-Rodríguez V., Herrera-Estrella L. Organic acid metabolism in plants: from adaptive physiology to transgenic varieties for cultivation in extreme soils // *Plant Sci*. 2000. Vol. 160, № 1. P. 1–13. doi:10.1016/S0168-9452(00)00347-2
9. Shi D., Wang D. Effects of various salt-alkaline mixed stresses on *Aneurolepidium chinense* (Trin.) Kitag // *Plant and soil*. 2005. Vol. 271, № 1. P. 15–26. doi:10.1007/s11104-004-1307-z
10. Genc Y., Taylor J., Lyons G. [et al.]. Bread wheat with high salinity and sodicity tolerance // *Frontiers in plant science*. 2019. Vol. 10. P. 1280. doi:10.3389/fpls.2019.01280
11. Бояркин А. Н. Быстрый метод определения активности пероксидазы // *Биохимия*. 1951. Т. 16, № 4. С. 352–355.
12. Чупахина Г. Н. Физиологические и биохимические методы анализа растений : практикум. Калининград : Калинингр. ун-т, 2000. 59 с.
13. Арисова А. К., Еремченко О. З., Семенова В. А. Комбинированное воздействие NaCl-засоления и щелочности корневой среды на пероксидазную активность *Triticum aestivum* L. // *ЭкоБиоТех 2021* : сб. науч. тр. Всеросс. науч. конф. с междунар. участием. Уфа, 2021. С. 110–113.
14. Noctor G., Lelarge-Trouverie C., Mhamdi A. The metabolomics of oxidative stress // *Phytochemistry*. 2015. Vol. 112. P. 33–53. doi:10.1016/j.phytochem.2014.09.002
15. Прадедова Е. В., Нимаева О. Д., Саляев Р. К. Редокс-процессы в биологических системах // *Физиология растений*. 2017. Т. 64, № 6. С. 433–445. doi:10.7868/s0015330317050104
16. Amin I., Rasool S., Mir M. A. [et al.]. Ion homeostasis for salinity tolerance in plants: A molecular approach // *Physiologia Plantarum*. 2021. Vol. 171, № 4. P. 578–594. doi:10.1111/ppl.13185
17. Минибаева Ф. В., Гордон Л. Х. Продукция супероксида и активность внеклеточной пероксидазы в растительных тканях при стрессе // *Физиология растений*. 2003. Т. 50, № 3. С. 459–464.
18. Веселов Д. С., Маркова И. В., Кудоярова Г. Р. Реакция растений на засоление и формирование солеустойчивости // *Успехи современной биологии*. 2007. Т. 127, № 5. С. 482–493.
19. Zhang H., Liu X. L., Zhang R. X. [et al.]. Root damage under alkaline stress is associated with reactive oxygen species accumulation in rice (*Oryza sativa* L.) // *Frontiers in plant science*. 2017. Т. 8. P. 1580. doi:10.3389/fpls.2017.01580
20. Чжоу К., Юй В. Дж. Накопление неорганических и органических осмолитов и их роль в осмотической регуляции у проростков *Vetiveria zizanioides* при действии NaCl // *Физиология растений*. 2009. Т. 56, № 5. С. 751–758.
21. Guo R., Shi L., Ding X. [et al.]. Effects of Saline and Alkaline Stress on Germination, Seedling Growth, and Ion Balance in Wheat // *Agronomy journal*. 2010. Vol. 102, № 4. P. 1252–1260. doi:10.2134/agronj2010.0022
22. Van Dongen J. T., Gupta K. J., Ramirez-Aguilar S. J. [et al.]. Regulation of respiration in plants: a role for alternative metabolic pathways // *Journal of Plant Physiology*. 2011. Vol. 168. P. 1434–1443. doi:10.1016/j.jplph.2010.11.004

References

1. Liu J., Shi D.-C. Photosynthesis, chlorophyll fluorescence, inorganic ion and organic acid accumulations of sunflower in responses to salt and salt-alkaline mixed stress. *Photosynthetica*. 2010;48(1):127–134. doi:10.1007/s11099-010-0017-4

2. Guo R., Yang Z., Li F. et al. Comparative metabolic responses and adaptive strategies of wheat (*Triticum aestivum*) to salt and alkali stress. *BMC Plant Biology*. 2015;15(1):1–13. doi:10.1186/s12870-015-0546-x
3. Guo R., Shi L., Yan C. et al. Ionic and metabolic responses to neutral salt or alkaline salt stresses in maize (*Zea mays* L.) seedlings. *BMC Plant Biology*. 2017;17(1):1–13. doi:10.1186/s12870-017-0994-6
4. Shao H.B., Chu L.Y., Lu Zh.H., Kang C.M. Primary Antioxidant Free Radical Scavenging and Redox Signaling Pathways in Higher Plant Cells. *International Journal of Biological Sciences*. 2008;4(1):8–14. doi:10.7150/ijbs.4.8
5. Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V., Kabashnikova L.F. Plant antioxidant system: cell compartmentation, protective and signaling functions, regulatory mechanisms (review). *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya = Applied biochemistry and microbiology*. 2019;55(5):419–440. (In Russ.). doi:10.1134/S0555109919050088
6. Arif Y., Singh P., Siddiqui H. et al. Salinity induced physiological and biochemical changes in plants: An omic approach towards salt stress tolerance. *Plant. Physiol. Biochem.* 2020;156:64–77. doi:10.1016/j.plaphy.2020.08.042
7. Bhuyan M.H.M., Hasanuzzaman M., Mahmud J.A. et al. Unraveling morphophysiological and biochemical responses of *Triticum aestivum* L. to extreme pH: Coordinated actions of antioxidant defense and glyoxalase systems. *Plants*. 2019;8(1):24. doi:10.3390/plants8010024
8. López-Bucio J., Nieto-Jacobo M.F., Ramírez-Rodríguez V., Herrera-Estrella L. Organic acid metabolism in plants: from adaptive physiology to transgenic varieties for cultivation in extreme soils. *Plant Sci*. 2000;160(1):1–13. doi:10.1016/S0168-9452(00)00347-2
9. Shi D., Wang D. Effects of various salt-alkaline mixed stresses on *Aneurolepidium chinense* (Trin.) Kitag. *Plant and soil*. 2005;271(1):15–26. doi:10.1007/s11104-004-1307-z
10. Genc Y., Taylor J., Lyons G. et al. Bread wheat with high salinity and sodicity tolerance. *Frontiers in plant science*. 2019;10:1280. doi:10.3389/fpls.2019.01280
11. Boyarkin A.N. Fast method for determining peroxidase activity. *Biokhimiya = Biochemistry*. 1951;16(4):352–355. (In Russ.)
12. Chupakhina G.N. *Fiziologicheskie i biokhimicheskie metody analiza rasteniy: praktikum = Physiological and biochemical methods of plant analysis: practical textbook*. Kaliningrad: Kaliningr. un-t, 2000:59. (In Russ.)
13. Arisova A.K., Eremchenko O.Z., Semenova V.A. Combined effect of NaCl-salinization and alkalinity of the root medium on the peroxidase activity of *Triticum aestivum* L. *EkoBioTekh 2021: sb. nauch. tr. Vseross. nauch. konf. s mezhdunar. uchastiem = EcoBioTech 2021: proceedings of All-Russian scientific conference with international participation*. Ufa, 2021:110–113. (In Russ.)
14. Noctor G., Lelarge-Trouverie C., Mhamdi A. The metabolomics of oxidative stress. *Phytochemistry*. 2015;112:33–53. doi:10.1016/j.phytochem.2014.09.002
15. Pradedova E.V., Nimaeva O.D., Salyaev R.K. Redox processes in biological systems. *Fiziologiya rasteniy = Plant physiology*. 2017;64(6):433–445. (In Russ.). doi:10.7868/s0015330317050104
16. Amin I., Rasool S., Mir M.A. et al. Ion homeostasis for salinity tolerance in plants: A molecular approach. *Physiologia Plantarum*. 2021;171(4):578–594. doi:10.1111/ppl.13185
17. Minibaeva F.V., Gordon L.Kh. Superoxide production and extracellular peroxidase activity in plant tissues under stress. *Fiziologiya rasteniy = Plant physiology*. 2003;50(3):459–464. (In Russ.)
18. 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;127(5):482–493. (In Russ.)

19. Zhang H., Liu X.L., Zhang R.X. et al. Root damage under alkaline stress is associated with reactive oxygen species accumulation in rice (*Oryza sativa* L.). *Frontiers in plant science*. 2017;8:1580. doi:10.3389/fpls.2017.01580
20. Chzhou K., Yuy V.Dzh. Accumulation of inorganic and organic osmolytes and their role in osmotic regulation in seedlings of *Vetiver zizanioides* under the action of NaCl. *Fiziologiya rasteniy = Plant physiology*. 2009;56(5):751–758. (In Russ.)
21. Guo R., Shi L., Ding X. et al. Effects of Saline and Alkaline Stress on Germination, Seedling Growth, and Ion Balance in Wheat. *Agronomy journal*. 2010;102(4):1252–1260. doi:10.2134/agronj2010.0022
22. Van Dongen J.T., Gupta K.J., Ramirez-Aguilar S.J. et al. Regulation of respiration in plants: a role for alternative metabolic pathways. *Journal of Plant Physiology*. 2011;168:1434–1443. doi:10.1016/j.jplph.2010.11.004

Информация об авторах / Information about the authors

Ольга Зиновьевна Еремченко

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

E-mail: eremch@psu.ru

Ol'ga Z. Eremchenko

Doctor of biological sciences, professor, professor of the sub-department 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)

Роман Владимирович Кайгородов

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

E-mail: romankaygorodov@mail.ru

Roman V. Kaygorodov

Candidate of biological sciences, associate professor, associate professor of the sub-department plant physiology and soil ecology, 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 18.10.2022

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 10.11.2022

Принята к публикации / Accepted 20.11.2022