

УДК 581.1

НАКОПЛЕНИЕ ПРОЛИНА, ФЛАВОНОИДОВ И ОРГАНИЧЕСКИХ КИСЛОТ В ЛИСТЬЯХ КРЕСС-САЛАТА В УСЛОВИЯХ СОЛЕЩЕЛОЧНОГО СТРЕССА

© 2024 г. А. К. Чернышева^{а, *}, О. З. Еремченко^а, К. И. Боталова^а^аПермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

*e-mail: nast483@bk.ru

Поступила в редакцию 19.01.2024 г.

После доработки 09.02.2024 г.

Принята к публикации 12.02.2024 г.

Исследовали изменения в содержании пролина, флавоноидов и органических (яблочной, лимонной, янтарной) кислот в растениях кресс-салата (*Lepidium sativum* L.) на начальном этапе развития соле-щелочного стресса. Двухфакторный эксперимент включил варианты с NaCl-засолением (50, 100, 150, 200 мМ), щелочности (при pH = 7–10) и варианты комбинированного воздействия соли и pH. С помощью двухфакторного дисперсионного анализа с определением силы влияния по Снедекору установили отдельное и взаимное действие факторов стресса на изменение высоты и массы надземной части растений, содержания воды, Na⁺, пролина, флавоноидов и общего содержания органических кислот в листьях. Через 24 и 48 ч после стресс-воздействия изменения высоты и массы кресс-салата были минимальными, сила влияния факторов стресса не более 4–7%. В листьях кресс-салата снизилось содержание воды; эти изменения обусловлены отдельным и взаимным воздействием NaCl-засоления и высоких значений pH на 35–53%. В листьях кресс-салата наблюдали заметное накопление Na⁺, его содержание в первые часы наблюдений зависело от отдельного влияния факторов стресса. Через сутки количество Na⁺ в листьях увеличилось относительно контроля в несколько раз, показатели отдельного и взаимного влияния факторов соле-щелочного стресса достигли 31–33%. Аккумуляция пролина в листьях в большей степени зависела от засоления и взаимного действия факторов стресса (влияние в пределах 26–33%). Влияние высоких значений pH не превышало 21%. Незначительное накопление флавоноидов отмечали только через 1 ч после стресс-воздействия. Установлено, что увеличение суммарного содержания лимонной, яблочной и янтарной кислот в равной степени зависело от отдельного и взаимного влияния факторов, суммарное воздействие NaCl-засоления и высоких значений pH достигало 97–99%. Таким образом, в условиях солещелочного стресса накопление органических кислот и пролина является основой адаптационных процессов в кресс-салате.

Ключевые слова: *Lepidium sativum*, двухфакторный эксперимент, органические кислоты, пролин, солещелочной стресс, флавоноиды

DOI: 10.31857/S0015330324040113, EDN: MNHPZA

ВВЕДЕНИЕ

Солевой стресс и механизмы толерантности растений к засолению в настоящее время остаются в центре внимания исследователей [1, 2, 3]. В природных условиях засоление может сопровождаться щелочной реакцией почвенной среды. Солевой и щелочной стрессы рассматриваются как разные типы стресса; одновременно отмечают, что щелочные соли (Na₂CO₃ + NaHCO₃) оказывают более негативное влияние на культурные растения, по сравнению с нейтральными солями (Na₂SO₄ + NaCl). При щелочном засолении нарушается проницаемость мембран, накапливаются активные формы кислорода, снижаются фотосинтетические показатели, замедляется рост листьев и корней. В основе

адаптации к щелочному засолению находятся антиоксидантная и осмопротекторная защиты, а также активизация процессов pH-регуляции растений [4–8].

Устойчивость растений как к засолению, так и к высоким значениям pH связана с накоплением в растениях низкомолекулярных органических соединений, в том числе пролина, флавоноидов и органических кислот. Пролин проявляет антиоксидантную активность [2, 9], участвует в pH-регуляции [10, 11], а также в осморегуляции цитоплазмы растений при солевом [1] и щелочном стрессе [8, 12]. Флавоноиды стабилизируют мембраны при окислительном стрессе, являются антиоксидантами [13–15]. Органические кислоты восстанавливают осмоти-

ческий баланс растительной клетки в условиях засоления [16, 17]. При воздействии щелочных солей органические кислоты в растениях накапливались в связи с необходимостью рН-гомеостаза [4, 6, 18].

В условиях щелочного засоления отмечали определенную трудность в отделении эффекта засоления от воздействия высоких рН на растения [19, 20]. При выстраивании картины устойчивости растений при воздействии нескольких факторов внешней среды используются статистические методы [7, 19, 21]; так, применение двухфакторного дисперсионного анализа позволило сопоставить влияние видовой принадлежности, микроклиматических условий и их взаимодействия на параметры структуры листа растений [22].

Цель наших исследований – в условиях комбинированного (солещелочного) стресса изучить влияние NaCl-засоления, щелочности и взаимного их действия на накопление пролина, флавоноидов и органических кислот в листьях кресс-салата *Lepidium sativum* L.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объект и условия выращивания. Исследования проводили на растениях кресс-салата (*Lepidium sativum* L.) сорта Весенний в двухфакторном опыте с комбинированным воздействием NaCl-засоления (50, 100, 150, 200 мМ) и боратного буфера (при рН = 7–10) (табл. 1). Реакцию среды у растворов контролировали на приборе Экотест-120 (“ЭКОНИКС”, Россия).

Сухие семена кресс-салата (2 г) высаживали в умеренно увлажненный вермикулит в контейнеры размером 16×12×7 см. Растения выращивали в течение 6 дней, на 7 день в корневую среду вносили растворы с определенной концентрацией соли и разной реакцией среды (рН).

Определение морфофизиологических и биохимических параметров. Высоту и сырую массу надземной части кресс-салата исследовали через 24 и 48 ч после стресс-воздействия в 25-кратной повторности. Для определения количества воды в листьях через 24 и 48 ч после стресс-воздействия в каждом варианте опыта

отбирали листья десяти растений кресс-салата в 5-кратной повторности. После их высушивания при температуре 60°C (до постоянного веса) по потере воды вычисляли относительное содержание воды (в %).

Для изучения содержания натрия, пролина, флавоноидов и органических кислот через 1, 4 и 24 ч после стресс-воздействия проводили сбор листьев. Листья растений фиксировали при температуре 95°C в течение 20 мин и досушивали при 60°C.

Содержание Na⁺ измеряли в водном экстракте листьев методом пламенной фотометрии (ФПА-2 “Загорский оптико-механический завод”, Россия) [23]. Количество пролина установили методом Bates с соавт. [24]. Флавоноиды извлекали 70% раствором этанола; суммарное содержание продуктов взаимодействия с 5% хлоридом алюминия в 95% спирте установили методом спектрофотометрии при длине волны 425 нм (СФ-2000 “ОКБ Спектр”, Россия) [25].

Органические кислоты (лимонную, яблочную и янтарную) измеряли в водном экстракте листьев растений методом обращено-фазной высокоэффективной жидкостной хроматографии с ультрафиолетовой детекцией при длине волны 263 нм (Ultimate 3000 “Dionex”, США). Тип колонки: “Polar Advantage II C18” (“Thermo Fisher Scientific”, США) 2.1×150 мм, 3 мкм, 120 Å. Подвижная фаза: элюент А – фосфатный буфер рН = 2.5, 20 мМ, элюент Б – ацетонитрил ОСЧ сорт 0, скорость потока 0.19 мл/мин, режим элюирования градиентный: 0–3.0 мин элюент Б 5%; 3.0–3.5 мин элюент Б до 10%; 3.5–6.5 мин элюент Б 10%; 6.5–7.5 мин элюент Б до 25%; 7.5–10 мин элюент Б 25%; 10–2 мин элюент Б до 5%. Объем ввода пробы 20 мкл [26].

Все биохимические определения проведены в трехкратной биологической и двукратной аналитической повторности.

Математическая обработка данных. Математическую обработку данных проводили с помощью статистической диалоговой системы STADIA 8.0. Распределение данных по высоте и массе кресс-салата не отличались от нормального распределения (уровень значимости $P = 0.06–0.87$), тестировали по критериям

Таблица 1. Схема двухфакторного эксперимента (варианты опыта)

NaCl 0 мМ + рН = 7	NaCl 0 мМ + рН = 8	NaCl 0 мМ + рН = 9	NaCl 0 мМ + рН = 10
NaCl 50 мМ + рН = 7	NaCl 50 мМ + рН = 8	NaCl 50 мМ + рН = 9	NaCl 50 мМ + рН = 10
NaCl 100 мМ + рН = 7	NaCl 100 мМ + рН = 8	NaCl 100 мМ + рН = 9	NaCl 100 мМ + рН = 10
NaCl 150 мМ + рН = 7	NaCl 150 мМ + рН = 8	NaCl 150 мМ + рН = 9	NaCl 150 мМ + рН = 10
NaCl 200 мМ + рН = 7	NaCl 200 мМ + рН = 8	NaCl 200 мМ + рН = 9	NaCl 200 мМ + рН = 10

Колмогорова и омега-квадрат. Значимость различий между средними значениями контроля и опыта по измеренным показателям оценивали с использованием двухфакторного дисперсионного анализа с повторными измерениями по критерию Фишера и наименьшей существенной разнице (HCP_{05}). Сила влияния факторов определена по Снедекору, при $P < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Высота и масса растений

Через 24 ч после стресс-воздействия наблюдали значимое снижение высоты кресс-салата в варианте с отдельным воздействием щелочности ($pH = 8$) и при комбинированном воздействии факторов стресса, особенно при максимальном засолении (табл. 2). Во второй период наблюдений (48 ч) высота растений в условиях солещелочного стресса не отличалась от высоты растений в контрольном варианте опыта ($NaCl\ 0\ mM + pH = 7$), значимое уменьшение высоты наблюдали лишь в варианте $NaCl\ 200\ mM + pH = 8$.

По результатам двухфакторного дисперсионного анализа в первый период наблюдений влияние факторов солещелочного стресса на высоту кресс-салата было небольшим, показатели отдельного влияния засоления, а также взаимного действия факторов составили по 6–7%. Через 48 ч влияние высоких значений pH и взаимного действия на высоту кресс-салата осталось низким – 4% (рис. 1).

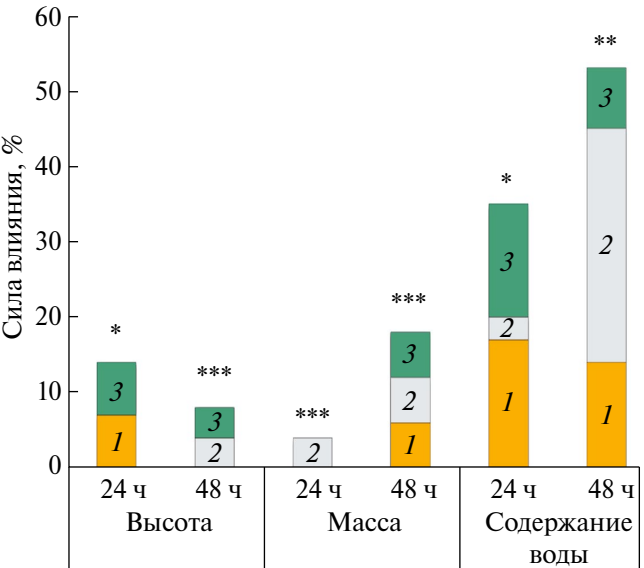


Рис. 1. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа высоты, массы и содержания воды в растениях кресс-салата в зависимости от 1 – $NaCl$ -засоления ($NaCl$), 2 – щелочности (pH) и 3 – взаимного действия этих факторов ($NaCl + pH$) в условиях солещелочного стресса; влияние факторов значимо: * – при уровне $P \leq 0.015$; ** – $P \leq 0.001$; *** – $P \leq 0.0001$.

Значимое снижение массы надземной части кресс-салата через 24 ч после стресс-воздействия наблюдали лишь в одном варианте опыта ($NaCl\ 200\ mM + pH = 8$) относительно растений в кон-

Таблица 2. Изменение высоты и сырой массы надземной части кресс-салата, содержание воды в листьях при соле-щелочном стрессе

Период наблю- дений, ч	pH	Высота, мм					Масса, мг					Содержание воды, %				
		NaCl, mM														
		0	50	100	150	200	0	50	100	150	200	0	50	100	150	200
24	7	27	27	27	25	23	11.1	12.0	12.5	11.5	12.2	90.1	90.2	90.1	89.7	88.4
	8	24	27	27	25	24	9.6	8.9	9.5	8.8	8.2	89.8	85.2	87.2	86.4	85.8
	9	26	24	26	23	24	9.3	9.1	10.5	9.1	9.7	87.6	86.9	88.3	87.8	87.5
	10	25	26	23	25	24	9.5	12.1	9.0	10.6	10.0	87.6	86.2	87.8	87.5	87.7
	HCP ₀₅ = 2.4					HCP ₀₅ = 2.6					HCP ₀₅ = 1.63					
48	7	27	29	29	29	29	10.7	11.0	12.3	12.3	11.4	89.4	90.4	90.1	88.6	87.0
	8	26	29	28	25	23	7.1	7.8	10.0	10.6	9.1	83.3	82.6	85.3	85.1	81.6
	9	26	25	27	25	25	10.2	10.1	10.5	8.7	10.2	87.1	87.6	86.6	85.0	85.1
	10	29	27	27	29	29	7.3	8.2	9.4	11.0	10.4	82.0	82.4	85.3	86.2	84.3
	HCP ₀₅ = 2					HCP ₀₅ = 1.4					HCP ₀₅ = 1.96					

Примечание: HCP_{05} – наименьшая существенная разность при $P < 0.05$.

троле (табл. 2). Через 48 ч после стресс-воздействия уменьшение массы растений было отмечено в шести вариантах опыта как при отдельном действии факторов засоления и высоких значений pH, так и при их комбинированном действии. Двухфакторный дисперсионный анализ показал, что в первый период наблюдений небольшое влияние на массу растений оказывал фактор высоких значений pH (4%). Во второй период наблюдений показатели отдельного влияния NaCl-засоления, высоких значений pH и их взаимного действия на массу кресс-салата составили 6–7% (рис. 1).

Содержание воды

Через 24 ч развития солещелочного стресса пониженное содержание воды в листьях кресс-салата наблюдали в большинстве вариантах опыта, по сравнению с контролем (табл. 2). Через 48 ч после стресс-воздействия потери воды в листьях кресс-салата увеличились.

В первый период наблюдений на содержание воды почти в равной степени воздействовал фактор засоления (показатель влияния 17%)

и взаимное действие факторов (15%). Во второй период наблюдений при некотором снижении влияния засоления и взаимного действия факторов на количество воды существенно усилилось отдельное воздействие высоких значений pH — до 31%. Суммарное влияние стресс-факторов на изменение количества воды в кресс-салате усиливалось с 35% в первый период наблюдений и до 53% — во второй период наблюдений (рис. 1).

Содержание Na^+

В условиях соле-щелочного стресса отмечали тенденцию к накоплению Na^+ в листьях кресс-салата (табл. 3). Через 1 ч после стресс-воздействия повышенное количество Na^+ наблюдали в шести вариантах опыта при комбинировании засоления и высоких значений pH; при этом в варианте NaCl 200 мМ + pH = 10 содержание Na^+ было вдвое выше, чем на контроле. Во второй период наблюдений (4 ч) содержание Na^+ увеличилось, особенно, в вариантах NaCl 150, 200 мМ при всех уровнях pH. Через сутки после стресс-воздействия аккумуляция

Таблица 3. Изменение содержания Na^+ и пролина в листьях кресс-салата при солещелочном стрессе, мг/100 г сухой массы

Период наблюдений, ч	рН	Na ⁺					Пролин				
		NaCl, мМ									
		0	50	100	150	200	0	50	100	150	200
1	7	105	92	113	146	96	222	607	1254	502	722
	8	122	151	176	117	126	375	689	313	260	790
	9	138	176	147	117	185	571	574	703	453	626
	10	117	105	206	169	219	612	676	270	726	547
	HCP ₀₅ = 52					HCP ₀₅ = 108					
4	7	143	181	147	176	245	186	478	1126	397	475
	8	159	193	227	211	236	183	785	206	654	516
	9	126	172	176	257	270	277	486	329	835	204
	10	126	113	168	219	253	428	379	859	507	558
	HCP ₀₅ = 46					HCP ₀₅ = 113					
24	7	150	383	453	1066	1816	330	281	311	488	1105
	8	164	176	654	1961	2234	335	624	638	641	957
	9	194	253	453	1724	2139	329	656	619	1084	836
	10	182	677	515	1316	1888	380	547	559	1349	1124
	HCP ₀₅ = 69					HCP ₀₅ = 148					

Примечание: HCP₀₅ — наименьшая существенная разность при $P < 0.05$.

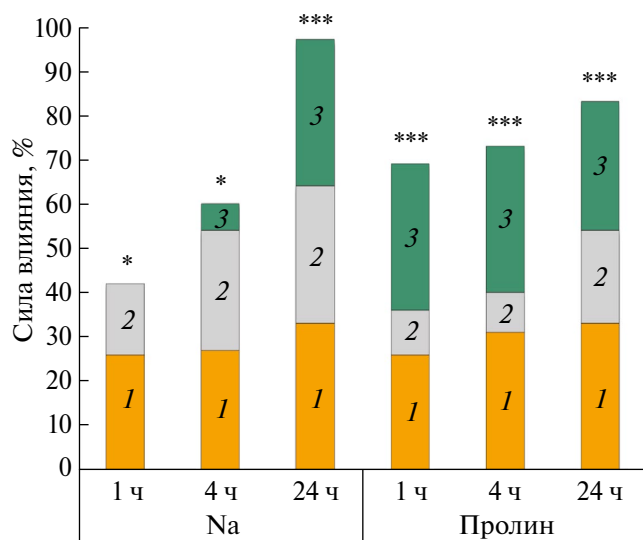


Рис. 2. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа содержания Na⁺ и пролина в растениях кресс-салата в зависимости от 1 – NaCl-засоления (NaCl), 2 – щелочности (pH) и 3 – взаимного действия этих факторов (NaCl + pH) в условиях соле-щелочного стресса; влияние факторов значимо: * – при уровне $P \leq 0.015$; *** – $P \leq 0.0001$.

Na⁺ в кресс-салате еще усилилась, в вариантах 150 и 200 мМ NaCl при всех значениях pH его количество было в 7–15 раз выше, чем у растений в контрольном варианте опыта.

В первый период наблюдений на содержание Na⁺ в листьях кресс-салата влияли засоление и высокие значения pH, при этом показатель засоления был выше (рис. 2). Через 4 ч после стресс-воздействия заметно усилилось воздействие высоких значений pH. В третий период наблюдений изменение содержания Na⁺ в равной степени зависело как от отдельных факторов стресса, так и от взаимного их действия. Суммарное влияние факторов возрастало от 42% через 1 ч, до 60% – через 4 ч и до 97% – через 24 ч развития солевщелочного стресса.

Содержание пролина

В условиях солещелочного стресса в кресс-салате наблюдали аккумуляцию пролина почти во всех вариантах опыта по сравнению с контролем (табл. 3). В первые часы наблюдений наибольшее количество пролина было в варианте NaCl 100 мМ + pH = 7, контрольный уровень превышен в 5–6 раз. Через сутки после стресс-воздействия максимальное содержание пролина отмечали в вариантах NaCl 150, 200 мМ + pH = 10, где его количество в 3.5–4 раза выше, чем в контрольных растениях.

Накопление пролина в наибольшей степени зависело от засоления и взаимного дей-

ствия факторов стресса, показатели влияния находились в пределах 26–33%. Воздействие высоких значений pH на содержание пролина несколько ниже, при этом показатели влияния возрастали с 9–10% – в первые часы наблюдений и до 21% – через сутки. Суммарное действие стресс-факторов на содержание пролина за период наблюдений увеличилось от 69 до 83% (рис. 2).

Содержание флавоноидов

Через 1 ч после стресс-воздействия, как правило, наблюдали накопление флавоноидов в листьях кресс-салата; лишь в варианте pH = 8 без засоления количество флавоноидов не отличалось от контрольного уровня (табл. 4). Самая высокая аккумуляция флавоноидов (больше контроля на 53%) была в варианте с наибольшим засолением (NaCl 200 мМ + pH = 7). В последующий период наблюдений содержание флавоноидов было ниже или не отличалось от их содержания в контрольных растениях.

Через 1 ч после стресс-воздействия суммарное влияние показателей стресса на содержание флавоноидов составляло 32%, а наибольшим было воздействие высоких значений pH (рис. 3). В последующий период наблюдений на фоне отсутствия аккумуляции флавоноидов показатели суммарного влияния факторов стресса снизились во второй и третий период наблюдений до 9 и 15% соответственно.

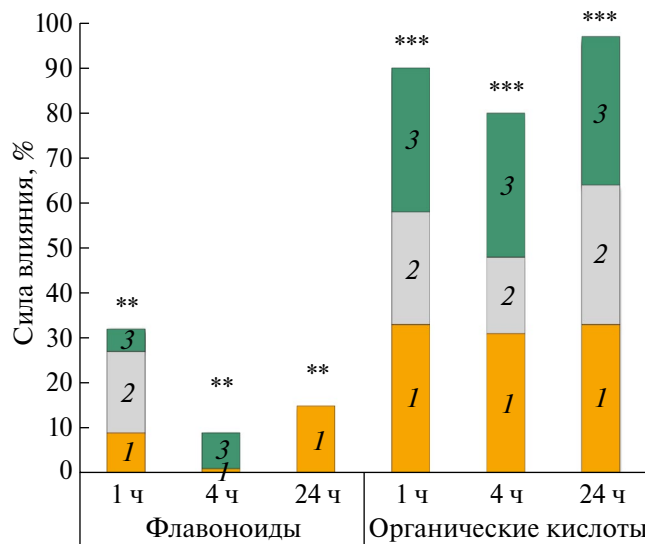


Рис. 3. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа содержания флавоноидов и суммы органических кислот (лимонной, яблочной и янтарной) в растениях кресс-салата в зависимости от 1 – NaCl-засоления (NaCl), 2 – щелочности (pH) и 3 – взаимного действия этих факторов (NaCl + pH) в условиях соле-щелочного стресса; влияние факторов значимо: ** – $P \leq 0.001$; *** – $P \leq 0.0001$.

Таблица 4. Изменение содержания флавоноидов и органических кислот (лимонной, яблочной и янтарной) в листьях кресс-салата при соле-щелочном стрессе

Период наблюдений, ч	pH	Флавоноиды, мг/100 г сухой массы					Сумма органических кислот, мг/10 г сухой массы				
		NaCl, mM									
		0	50	100	150	200	0	50	100	150	200
1	7	297	374	381	329	455	335	380	492	521	419
	8	292	384	424	393	416	375	403	511	506	509
	9	352	381	430	438	350	382	434	438	482	454
	10	378	443	423	451	414	404	494	450	508	468
	HCP ₀₅ = 55					HCP ₀₅ = 18					
4	7	360	399	332	352	318	446	543	557	469	458
	8	347	305	375	277	331	460	583	592	518	502
	9	344	392	339	339	283	499	549	569	517	503
	10	356	340	366	323	290	620	579	496	471	536
	HCP ₀₅ = 41					HCP ₀₅ = 26					
24	7	323	277	245	178	224	463	561	577	651	437
	8	253	285	251	249	216	496	654	619	596	457
	9	259	334	184	285	246	509	645	683	567	628
	10	310	338	267	288	231	637	575	656	581	631
	HCP ₀₅ = 78					HCP ₀₅ = 28					

Примечание: HCP₀₅ – наименьшая существенная разность при $P < 0.05$.

Содержание органических кислот

В условиях развития солещелочного стресса установлено увеличение содержания лимонной, яблочной и янтарной кислот в листьях кресс-салата (табл. 4). Через 1 ч после стресс-воздействия наибольшее накопление органических кислот наблюдали в варианте опыта с NaCl 150 mM + pH = 7, через 4 ч – в варианте pH = 10 без засоления, а через 24 ч – в варианте NaCl 100 mM + pH = 9 (выше контроля на 55%).

Влияние факторов солещелочного стресса на содержание органических кислот в кресс-салате было максимально высоким, сумма показателей влияния достигала 80–97% (рис. 3). Одинаково высоким было отдельное действие засоления и взаимное действие факторов стресса, их показатели влияния достигали 31–33%. В первые часы наблюдений на аккумуляцию органических кислот в меньшей степени воздействовали высокие значения pH (17–25%), но через сутки развития солещелочного стресса показатель влияния pH увеличился до 31%.

ОБСУЖДЕНИЕ

В течение 24–48 ч развития солещелочного стресса влияние факторов на изменение морфологических показателей кресс-салата было минимальным (показатели влияния на высоту и массу в пределах 4–7%); по-видимому, негативное воздействие щелочного засоления не успело реализоваться за этот период наблюдений.

Прослежено отрицательное влияние засоления на содержание воды в кресс-салате, что соответствует информации о нарушении осморегуляции и уменьшении доступности воды растениям на первой стадии развития солевого стресса [2, 27]. Через 48 ч после стресс-воздействия снижение содержания воды в растении в большей степени зависело от высоких значений pH. Щелочная среда нарушает строение и функции клеточных мембран, по А.А. Захарину и Л.А. Паничкину [28] при избытке ионов гидроксила снижалась проницаемость воды для клеток корня. При этом обезвоживание клеток корня происходило в 2 раза сильнее, чем под воздействием раствора NaCl той же концентрации.

При развитии солещелочного стресса аккумуляция Na^+ в кресс-салате в значительной степени определялась фактором засоления. Известно, что ионный гомеостаз в растениях при засолении поддерживается с помощью активного транспорта Na^+ , в том числе при участии белков – антипортеров [3]. Концентрация засоряющих ионов в цитозоле гликофитов до определенного уровня не считается проблематичной [20]. Их накопление в условиях засоления позволяет растению поглощать воду даже при снижении интенсивности транспирации [29].

В нашем эксперименте на количество Na^+ в кресс-салате в значительной степени воздействовали высокие значения pH. Воздействие щелочных растворов на растение приводит к изменению градиента трансмембранного электрохимического потенциала и нарушению транспорта ионов [4, 6, 30]. Через 24 ч после стресс-воздействия в изменение содержания Na^+ не меньший вклад вносило взаимное действие факторов соле-щелочного стресса, т.к. нарушение состояния мембран под влиянием высоких значений pH может привести к бесконтрольному поступлению Na^+ в растения [17, 19, 30].

Ответной реакцией растений на дефицит воды является аккумуляция низкомолекулярных соединений в клетке [2, 27, 31]. В нашем эксперименте увеличение содержания пролина под влиянием NaCl-засоления соотносится с данными по накоплению пролина в листьях культурных растений в условиях солевого стресса [6, 7, 32]. Количество пролина в листьях кресс-салата в определенной степени зависело и от высоких значений pH корневой среды, что может быть обусловлено участием пролина в pH-регуляции цитоплазмы растений [10, 11].

С избыточным накоплением Na^+ связывают окислительный стресс растений [3]. Проллин поддерживает окислительно-восстановительный баланс за счет участия в нейтрализации активных форм кислорода [9, 34]. При щелочном стрессе аккумуляция пролина в проростках пшеницы обеспечивала защиту от окислительного повреждения [12]. Возможно, взаимное действие факторов солещелочного стресса на содержание пролина в кресс-салате обусловлено его антиоксидантной активностью.

Аккумуляцию флавоноидов в растениях связывают с их способностью к антиоксидантной активности и стабилизации мембран при окислительном стрессе [15]. Отмечали высокую антиоксидантную активность флавоноидов, во многом превосходящую активность других антиоксидантов (аскорбиновой кислоты и α -токоферола) [14]. Вероятно, через 1 ч после стресс-воздействия накопление флавоноидов в кресс-салате под влиянием факторов солещелочного стресса было направлено на защиту от

окислительного повреждения. В последующем в антиоксидантную защиту включались другие участники, и количество флавоноидов в листьях кресс-салата уменьшалось. Общая активность радикальных окислительных процессов, жизненно важных для поддержания гомеостаза клеток высших растений, поддерживается разными представителями антиоксидантной системы [35].

Органические кислоты участвуют в pH-гомеостазе, осмотической регуляции и балансе избытка катионов [4, 18]. С этим связано высокое отдельное и взаимное влияние засоления и высоких значений pH на накопление яблочной, лимонной и янтарной кислот в кресс-салате в условиях солещелочного стресса. Органические кислоты восстанавливали водный баланс растительных клеток при засолении [5, 6, 16]. Ответом на действие щелочных солей было накопление органических кислот (щавелевая, лимонная, яблочная, муравьиная, этиловая, янтарная), как в побегах, так и в корнях растений [5, 19].

Наши исследования показали, что в первые часы развития солещелочного стресса в кресс-салате наибольшие изменения произошли в метаболизме органических кислот. Общее накопление лимонной, яблочной и янтарной кислот в равной степени связано с отдельным и взаимным действием NaCl-засоления и высоких значений pH, что указывает на их осмо- и pH-регулирующее значение. Аккумуляция пролина в первые часы наблюдений зависела преимущественно от засоления и взаимного действия факторов, влияние высоких значений pH было наименьшим. По-видимому, в условиях солещелочного стресса основная роль пролина направлена на осморегуляцию и защиту от окислительного повреждения. Участие флавоноидов в адаптационных процессах наблюдали лишь в первый час после стресс-воздействия, возможно, их накопление в это время направлено на защиту мембран от свободно-радикального повреждения.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Volkov V., Beilby M.J. Salinity tolerance in plants: Mechanisms and regulation of ion transport // Front. Plant Sci. 2017. V. 8. P. 1795. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01795>
2. Arif Y., Singh P., Siddiqui H., Bajguz A., Hayat S. Salinity induced physiological and biochemical changes

- in plants: An omic approach towards salt stress tolerance // *Plant Physiol. Biochem.* 2020. V. 156. P. 64.
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.08.042>
3. Amin I., Rasool S., Mir M.A., Wani W., Masoodi K.Z., Ahmad P. Ion homeostasis for salinity tolerance in plants: A molecular approach // *Physiol. Plant.* 2021. V. 171. P. 578.
<https://doi.org/10.1111/ppl.13185>
4. Yang C., Wang P., Li C., Shi D., Wang D. Comparison of effects of salt and alkali stresses on the growth and photosynthesis of wheat // *Photosynthetica.* 2008. V. 46. P. 107.
<https://doi.org/10.1007/s11099-008-0018-8>
5. Guo R., Shi L., Ding X., Hu Y., Tian S., Yan D., Yang Y. Effects of saline and alkaline stress on germination, seedling growth, and ion balance in wheat // *Agron. J.* 2010. V. 102. P. 1252.
<https://doi.org/10.2134/agronj2010.0022>
6. Liu J., Shi D. Photosynthesis, chlorophyll fluorescence, inorganic ion and organic acid accumulations of sunflower in responses to salt and salt-alkaline mixed stress // *Photosynthetica.* 2010. V. 48. P. 127.
<https://doi.org/10.1007/s11099-010-0017-4>
7. Guo R., Yang Z., Li F., Yan C., Zhong X., Liu Q., Xia X., Li H. Zhao L. Comparative metabolic responses and adaptive strategies of wheat (*Triticum aestivum*) to salt and alkali stress // *BMC Plant Biol.* 2015. V. 15. P. 170.
<https://doi.org/10.1186/s12870-015-0546-x>
8. Hou R., Yang L., Wuyun T., Chen S., Zhang L. Genes related to osmoregulation and antioxidation play important roles in the response of *Trollius chinensis* seedlings to saline-alkali stress // *Front. Plant Sci.* 2023. V. 14. P. 1080504.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1080504>
9. Carvalho K., Campos M.K., Domingues D.S., Pereira L.F., Vieira L.G. The accumulation of endogenous proline induces changes in gene expression of several antioxidant enzymes in leaves of transgenic Swingle citrangelo // *Mol. Biol. Rep.* 2013. V. 40. P. 3269.
<https://doi.org/10.1007/s11033-012-2402-5>
10. Zhu J.K. Plant salt tolerance // *Trends Plant Sci.* 2001. V. 6. P. 66.
[https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01838-0](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01838-0)
11. Krishnan N., Dickman M.B., Becker D.F. Proline modulates the intracellular redox environment and protects mammalian cells against oxidative stress // *Free Radical Biol. Med.* 2008. V. 44. P. 671.
<https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2007.10.054>
12. Borhannuddin Bhuyan M.H.M., Hasanuzzaman M., Mahmud J.A., Hossain M.S., Bhuiyan T.F., Fujita M. Unraveling morphophysiological and biochemical responses of *Triticum aestivum* L. to extreme pH: coordinated actions of antioxidant defense and glyoxalase systems // *Plants.* 2019. V. 8. P. 24.
<https://doi.org/10.3390/plants801002>
13. Gould K.S., Lister C. Flavonoid functions in plants. In *Flavonoids: Chemistry, Biochemistry and Applications*. CRC Press LLC: Boca Raton, FL, USA, 2006. P. 397.
14. Khlestkina E. The adaptive role of flavonoids: emphasis on cereals // *Cereal Res. Commun.* 2013. V. 41. P. 185.
<https://doi.org/10.1556/crc.2013.0004>
15. Brunetti C., Di Ferdinando M., Fini A., Pollastri S., Tattini M. Flavonoids as antioxidants and developmental regulators: relative significance in plants and humans // *Int. J. Mol. Sci.* 2013. V. 14. P. 3540.
<https://doi.org/10.3390/ijms14023540>
16. Чжюу 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. С. 751.
17. Zhang H., Liu X.L., Zhang R.X., Yuan H.Y., Wang M.M., Yang H.Y., Ma H.Y., Liu D., Jiang C.J., Liang Z.W. Root damage under alkaline stress is associated with reactive oxygen species accumulation in rice (*Oryza sativa* L.) // *Front. Plant Sci.* 2017. V. 8. P. 1580.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01580>
18. 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. V. 160. P. 1.
[https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(00\)00347-2](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(00)00347-2)
19. Shi D., Wang D. Effects of various salt-alkaline mixed stresses on *Aneurolepidium chinense* (Trin.) Kitag. // *Plant Soil.* 2005. V. 271. P. 15.
<https://doi.org/10.1007/s11104-004-1307-z>
20. Genc Y., Taylor J., Lyons G., Li Y., Cheong J., Applebee M., Oldach K., Sutton T. Bread wheat with high salinity and sodicity tolerance // *Front. Plant Sci.* 2019. V. 10. P. 1280.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01280>
21. Иванищев В.В., Евграшкина Т.Н., Бойкова О.И., Жуков Н.Н. Засоление почвы и его влияние на растения // *Известия Тульского государственного университета. Науки о земле.* 2020. № 3. С. 28.
22. Иванова Л.А., Чанчикова А.Г., Ронжина Д.А., Золотарева Н.В., Косильников В.В., Кадушников Р.М., Иванов Л.А. Акклимация листьев луговых растений разных функциональных типов к экспериментальному потеплению климата // *Физиология растений.* 2016. Т. 63. С. 860.
<https://doi.org/10.7868/S0015330316050067>
23. Кусакина М.Г., Суворов В.И., Чудинова Л.А. Большой практикум "Биохимия". Лабораторные работы: учеб. Пособие. Перм. гос. нац. исслед. ун-т. Пермь, 2012. 148 с.
24. Bates L., Waldren P.P., Teare J.D. Rapid determination of proline of water stress studies // *Plant Soil.* 1973. V. 39. P. 205.
<https://doi.org/10.1007/BF00018060>
25. Курдюков Е.Е., Водопьянова О.А., Мусеева И.Я., Семенова Е.Ф. Методика количественного определения суммы флавоноидов в листьях моринги масличной (*Moringa oleifera*) // *Вест. Моск. ун-та. Сер 2. Химия.* 2021. Т. 62. С. 380.

26. Руководство по методам контроля качества и безопасности биологически активных добавок к пище. М.: Федеральный центр госсанэпиднадзора Минздрава России, 2004. 240 с.
27. 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.
28. Захарин А.А., Паничкин Л.А. Модель протонного барьера. Полная односторонняя проницаемость клеток корня для воды под влиянием избытка протонов в апопласте // Известия ТСХА. 2005. № 3. С. 69.
29. Орлова Ю.В., Майорова О.В., Халилова Л.А., Мясоєдов Н.А., Неделяева О.И., Попова Л.Г., Балнокин Ю.В. Накопление и распределение неорганических ионов в тканях органов галофита *Suaeda altissima* (L.) Pall. в условиях засоления // Известия Уфимского научного центра РАН. 2018. № 3. С. 107. <https://doi.org/10.31040/2222-8349-2018-4-3-107-114>
30. Guo R., Yang Z., Li F., Yan C., Zhong X., Liu Q., Xia X., Li H., Zhao L. Ionomic and metabolic responses to neutral salt or alkaline salt stresses in maize (*Zea mays* L.) seedlings // BMC Plant Biol. 2017. V. 17. P. 1. <https://doi.org/10.1186/s12870-017-0994-6>
31. Roy S.J., Negrão S., Tester M. Salt resistant crop plant // Curr. Opin. Biotechnol. 2014. V. 26. P. 115. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2013.12.004>
32. Yan H., Zhao W., Sheng Y., Shi D., Zhou D. Effects of alkali-stress on *Aneurolepidium chinense* and *Helianthus annuus* // Chin. J. Appl. Ecol. 2005. V. 16. P. 1497.
33. Кузнецов В.В., Шевякова Н.И. Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция // Физиология растений. 1999. Т. 46. С. 321.
34. Радюкина Н.Л., Шашкунова А.В., Шевякова Н.И., Кузнецов В.В. Участие пролина в системе антиоксидантной защиты шалфея при действии NaCl и параквата // Физиология растений. 2008. Т. 55. С. 721.
35. Загоскина Н.В., Назаренко Л.В. Активные формы кислорода и антиоксидантная система растений // Вестник МГПУ. Сер. Естественные науки. 2016. Т. 2. № 22. С. 9.