

УДК 574.24+631.4

НАКОПЛЕНИЕ НИЗКОМОЛЕКУЛЯРНЫХ СОЕДИНЕНИЙ КАК ОТВЕТНАЯ РЕАКЦИЯ РАСТЕНИЙ НА ТЕХНОГЕННОЕ ЗАСОЛЕНИЕ

© 2023 г. О. А. Четина^а, *, О. З. Еремченко^а, И. В. Пахоруков^а

^аПермский государственный национальный исследовательский университет, Россия 614990 Пермь, ул. Букирева, 15

*e-mail: lymar11@rambler.ru

Поступила в редакцию 17.05.2022 г.

После доработки 25.10.2022 г.

Принята к публикации 05.11.2022 г.

В условиях южной тайги растительное сообщество на техногенно засоленной аллювиальной почве представлено рудеральными видами из состава местной флоры. Показано, что при прогрессирующем засолении почвы у растений проявились видоспецифичные реакции, выраженные в аккумуляции низкомолекулярных соединений: марь сизая *Chenopodium glaucum* L. накапливала пролин и глицинбетаин, лебеда раскидистая *Atriplex patula* L. – пролин, бескильница расставленная *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl. – флавоноиды, ситник жабий *Juncus bufonius* L. – глицинбетаин. На кислой засоленной почве в листьях лебеды отмечено повышенное содержание пролина, а в бескильнице – накопление флавоноидов.

Ключевые слова: техногенное засоление, аллювиальные почвы, факультативные галофиты, солевой и кислотный стресс, пролин, флавоноиды, глицинбетаин

DOI: 10.31857/S036705972302004X, **EDN:** MXMNJI

С развитием химического производства связано образование техногенно засоленных почв, которые заселяются рудеральными видами из состава местной флоры [1, 2]. Рудеральные растения, характеризующиеся определенной солеустойчивостью, следует отнести к группе факультативных галофитов; основную стратегию выживания этой группы растений связывают с ограничением поступления засоряющих ионов через корни [3]. Известно, что ответными реакциями растительной клетки на засоление корневой среды являются ионная компартментация в вакуолях, аккумуляция осмопротекторных соединений, активизация антиоксидантной защиты [3–7]. Устойчивость растений в условиях солевого стресса связана с накоплением низкомолекулярных соединений, в том числе пролина, флавоноидов и глицинбетаина. Пролин участвует в осморегуляции, защищает структуру белков, проявляет антиоксидантную активность. Флавоноиды при окислительном стрессе, взаимодействуя с липидным бислоем клеточных мембран, замедляют процессы перекисного окисления липидов клеточных мембран. Глицинбетаин в условиях засоления играет важную роль в осморегуляции, поддерживает редокс-статус клетки, сохраняет функции макромолекул и целостность мембран [6, 8–18].

В Пермском крае на территории Верхнекамского месторождения солей в зонах складирова-

ния отходов химической промышленности образовались засоленные почвы и почвогрунты. Некоторые особенности адаптации к ним растений, связанные с солевым обменом, опубликованы нами ранее [19, 20]. Под солеотвалами и шламохранилищами формируются подземные минерализованные воды, которые разгружаются в долинах малых рек Прикамья и способствуют засолению аллювиальных почв [21, 22]. Геоботаническое обследование речных долин показало, что с развитием техногенного засоления естественная флора замещается специфическими группировками растительности с доминированием рудеральных видов и галофитов [2].

В верхних горизонтах аллювиальных техногенно засоленных почв реакция почвенной среды варьирует от сильноокислых и до щелочных значений [21]. Механизмы устойчивости растений к щелочной реакции среды, а также совместному воздействию засоления и щелочности недостаточно изучены [6, 12, 17, 23–25]. Кислотный стресс растений и участие низкомолекулярных соединений в адаптации растений к кислым почвам остаются в центре внимания ученых [24–26]. Публикаций, связанных с адаптационным значением низкомолекулярных соединений у растений, произрастающих на засоленных кислых почвах, нами не найдено.

Цель наших исследований – изучить накопление пролина, флавоноидов и глицинбетаина в листьях как проявление защитных механизмов растений при техногенном засолении, в том числе на фоне неблагоприятной реакции почвенной среды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Территория исследований расположена в Березниковском городском округе Пермского края. Объектом исследований являлись растения на техногенно засоленной аллювиальной почве в долине р. Быгель. Малая р. Быгель относится к бассейну р. Камы в пределах южно-таежной подзоны. Засоление аллювиальной почвы связано с разгрузкой подземных минерализованных вод, сформированных под влиянием солетвала Березниковского калийного производственного рудоуправления № 4: координаты участка исследований – 59°27.419' с.ш., 056°55.052' в.д. (в системе координат WGS-84). При помощи программы ArcMap 10.5 установили, что в долине р. Быгель площадь пятна с изреженной растительностью на техногенно засоленной аллювиальной почве составляет около 2027 м².

В пределах исследуемой части речной долины на фоне низкого проективного покрытия (менее 30–40%) встречались участки, занятые одним из трех видов однолетних растений: марью сизой *Chenopodium glaucum* L., лебедой раскидистой *Atriplex patula* L., ситником жабим *Juncus bufonius* L., а также многолетним злаком – бескильницей расставленной *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl. Кроме этих растений, единичными экземплярами представлены вейник наземный *Calamagrostis epigejos* L., осот полевой *Sonchus arvensis* L. и мать-и-мачеха *Tussilago farfara* L.

В середине лета 2020 г. на засоленном участке долины р. Быгель проведен сбор листьев со средней части побегов мари сизой и лебеды раскидистой, а также листьев ситника жабьего и бескильницы расставленной. Для каждого вида пробы листьев собирали в пяти местах произрастания; сопряженно с растительной пробой отбирали почвенные пробы из прикорневой зоны растений. Листья растений фиксировали при температуре 105°C в течение 20 мин и досушивали при 60°C [27]. Почвенные пробы сушили в помещении до воздушно-сухого состояния.

В почвенных пробах из прикорневой зоны растений определяли актуальную кислотность (рН_{вод}) и содержание ионов: 1) Cl⁻ – в водной вытяжке (в соотношении почва : раствор 1 : 5) аргентометрическим методом по Мору; 2) подвижных ионов Na⁺ и K⁺ – извлеченных 0.2 н раствором HCl при соотношении почва : раствор 1 : 5 с последующим определением пламенно-фотометрическим методом.

Количество пролина в сухой массе листьев определяли по методу Bates et al. [28]. Флавоноиды извлекали 70%-ным раствором этанола; суммарное содержание продуктов взаимодействия с 5%-ным спиртовым раствором AlCl₃ установили методом спектрофотометрии при длине волны 425 нм. Глицинбетаин определяли спектрофотометрически (спектрофотометр “СФ-2000”, Россия) по методу Grieve and Grattan [29]. Аналитическая повторность определения – трехкратная.

Сравнение растений по содержанию органических соединений в листьях провели дисперсионным методом с применением критерия Краскела-Уоллиса; значимыми считали различия между сравниваемыми средними величинами с доверительной вероятностью 95% и выше ($P < 0.05$). В диаграммах по содержанию пролина, флавоноидов и глицинбетаина приведены средние арифметические биологических повторностей и их стандартные ошибки.

Количество пролина, флавоноидов и глицинбетаина в растительных пробах, а также данные по величине рН и содержанию ионов в сопряженно отобранных почвенных пробах были обработаны методом регрессионного анализа; адекватность полученных уравнений оценили при уровне значимости нулевой гипотезы $P < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Отмечена неоднородность условий обитания растений в речной долине, выраженная в разной реакции почвенной среды и варьировании содержания засоряющих ионов в почве. Места произрастания ситника характеризовались кислой реакцией почвенной среды, у лебеды – кислой и нейтральной, у бескильницы – слабокислой и щелочной, а у мари – нейтральной и щелочной (рис. 1а).

Самый высокий уровень содержания хлорид-ионов в почве обнаружен в местах произрастания ситника и лебеды (рис. 1б). Максимальное количество подвижного Na⁺ наблюдали в почве из прикорневой зоны мари и бескильницы (рис. 1в). Содержание подвижного K⁺ в почве было ниже содержания Na⁺; наибольшее его количество отмечено в почве в местах произрастания мари, лебеды и бескильницы (рис. 1г).

Содержание пролина, флавоноидов и глицинбетаина в растениях

В зависимости от содержания пролина в листьях растения расположились в следующей последовательности: лебеда = бескильница > мари > ситник (рис. 2а). В ситнике количество пролина было в 3 раза меньше, чем в лебеде и бескильнице. Относительно повышенное накопление флавоноидов характерно для листьев лебеды и мари (рис. 2б); их количество в несколько раз вы-

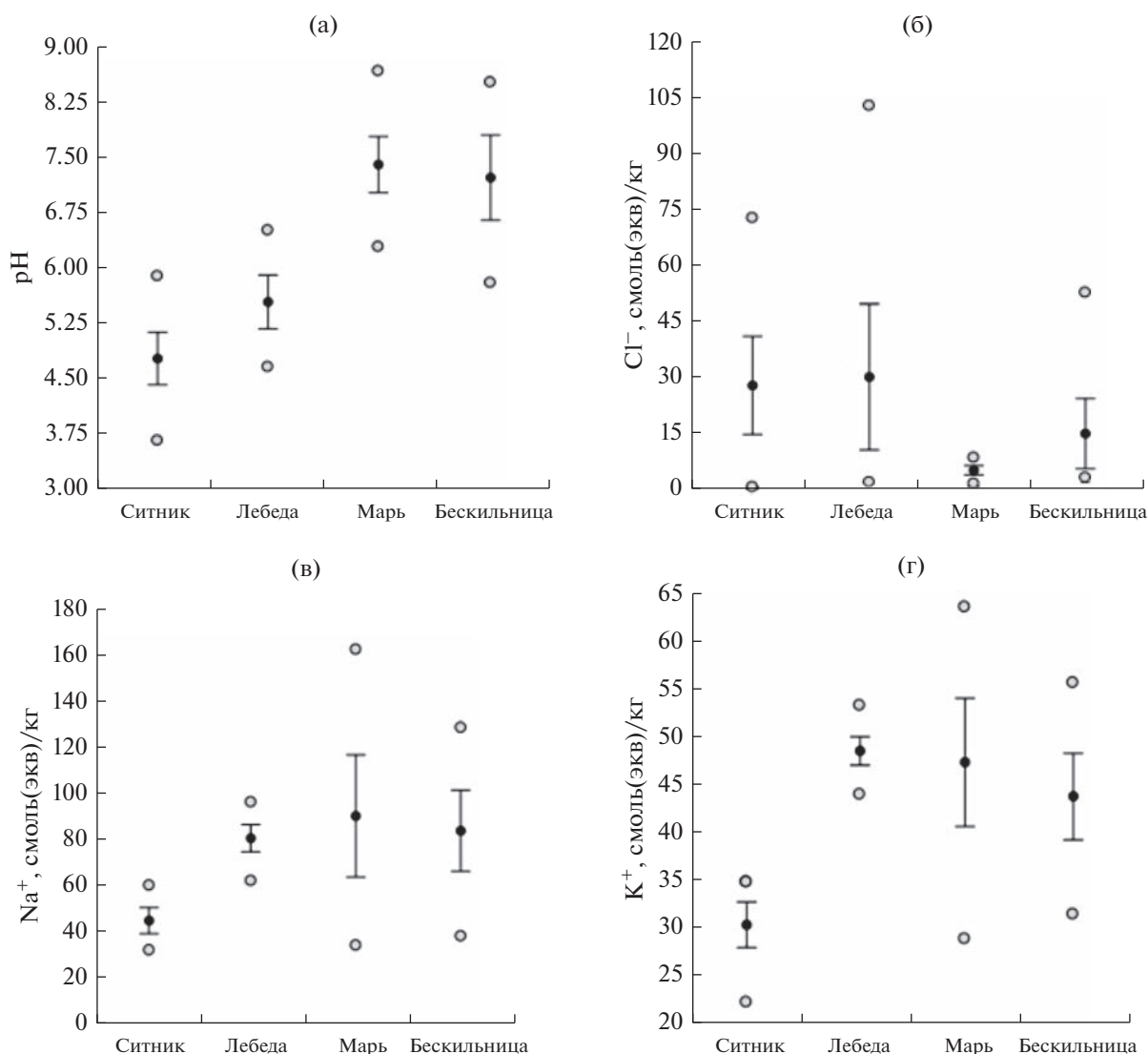


Рис. 1. Свойства почвы из прикорневой зоны растений: а – $pH_{\text{вод}}$; б – содержание ионов Cl^- , смоль(экв)/кг почвы; в – содержание подвижных ионов Na^+ , смоль(экв)/кг почвы; г – содержание подвижных ионов K^+ , смоль(экв)/кг почвы; черными точками обозначены средние со стандартными отклонениями, серыми – диапазон варьирования показателя внутри выборки.

ше, чем в листьях ситника и бескильницы. Повышенным количеством глицинбетаина в листьях отличалась лебеда, у ситника и бескильницы содержание этих соединений было меньше в несколько раз (рис. 2в).

Таким образом, для листьев лебеды и мари характерно наибольшее количество пролина, флавоноидов и глицинбетаина; бескильница отличалась средним накоплением пролина в листьях, содержание флавоноидов и глицинбетаина в ней было низким. Ситник характеризовался наименьшим количеством трех исследуемых низкомолекулярных соединений, при этом содержание флавоноидов в нем выше, чем в бескильнице.

Зависимости между накоплением пролина и почвенными показателями

Количество пролина в листьях мари прямо пропорционально связано с содержанием в почве хлоридов натрия: регрессионные зависимости адекватны полученным данным при уровне значимости $P = 0.006-0.008$, коэффициенте корреляции $r = 0.81-0.82$. При увеличении содержания Cl^- в почве от 1 до 8 смоль(экв)/кг количество пролина возрастало с 8 до 37 мг/10 г сухой массы листьев (рис. 3а). В листьях мари на почве с содержанием подвижного Na^+ менее 70 смоль(экв)/кг количество пролина составляло менее 20 мг/10 г сухой массы, но, когда засоление Na^+ достигало 145–160 смоль(экв)/кг, оно возрастало почти до

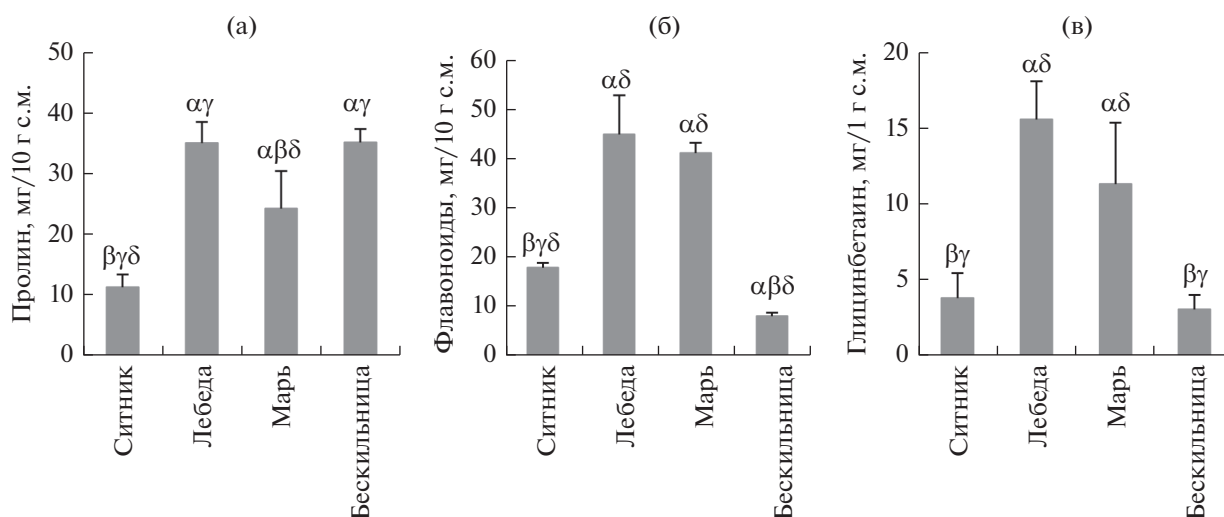


Рис. 2. Среднее содержание пролина (а), флавоноидов (б) и глицинбетаина (в) в листьях растений; буквенными индексами вверху диаграмм показаны статистически значимые различия в содержании низкомолекулярных соединений между растениями по критерию Краскела-Уоллиса: α – ситник, β – лебеда, γ – марь, δ – бескильница.

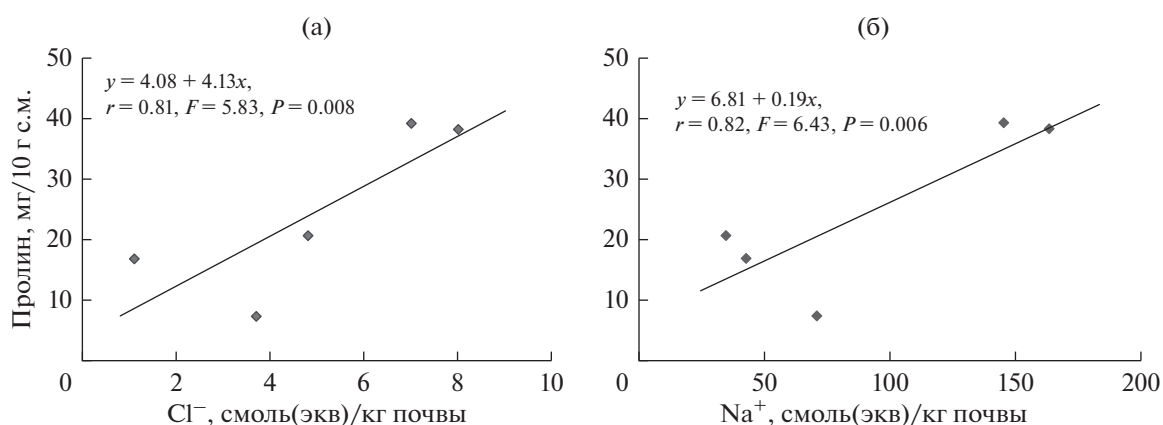


Рис. 3. Зависимость между количеством пролина в листьях марь и содержанием ионов Cl⁻ (а) и Na⁺ (б) в почве.

40 мг/10 г сухой массы листьев (рис. 3б). Зависимости между количеством пролина в листьях марь и реакцией почвенной среды не установлено.

В листьях лебеда содержание пролина зависело от хлоридного засоления почвы: регрессионная зависимость адекватна полученным данным при $P = 0.025$, $r = 0.76$ (рис. 4а). При содержании Cl⁻ менее 40 смоль(экв)/кг почвы лебеда накапливала пролина менее 37 мг/10 г, но, когда засоление почвы хлорид-ионами становилось выше 40 смоль(экв)/кг, количество пролина возрастало до 42–43 мг/10 г сухой массы листьев.

Как было отмечено выше, лебеда произрастала на засоленных почвах с нейтральной и кислой реакцией среды. Установлена зависимость между содержанием пролина в листьях лебеда и реакцией почвенной среды: уравнение регрессии адекватно полученным данным при $P = 0.001$, $r = -0.96$

(рис. 4б). На засоленной почве с реакцией среды, близкой к нейтральной, в листьях лебеда содержалось минимальное количество пролина – около 27 мг/10 г сухой массы; на кислой засоленной почве растения аккумулировали пролин в количестве 37–43 мг/10 г. В целом количество пролина в листьях лебеда определялось двумя факторами почвенной среды, что подтверждено уравнением множественной регрессии, адекватным полученным данным при $P = 0.01$, $r = 0.99$: $y = 76.15 + 0.015x_1 - 7.73x_2$, где y – содержание пролина, мг/10 г сухой массы листьев, x_1 – содержание Cl⁻ в почве, мМ-экв/100 почвы, x_2 – pH почвы.

В листьях бескильницы и ситника не выявлено зависимости между содержанием пролина в листьях и количеством засоряющих ионов в почве; отсутствовали и значимые связи между содержа-

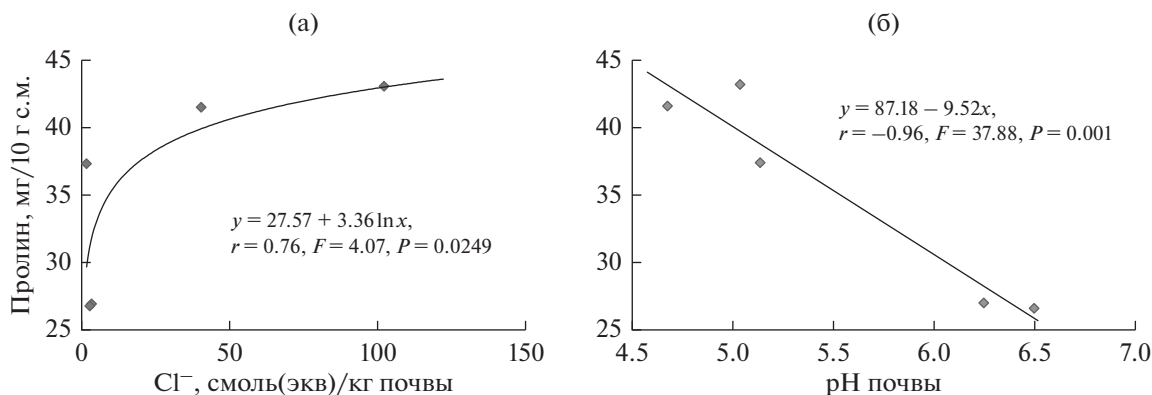


Рис. 4. Зависимость между количеством пролина в листьях лебеды и содержанием ионов Cl^- в почве (а), количеством пролина и реакцией почвенной среды (б).

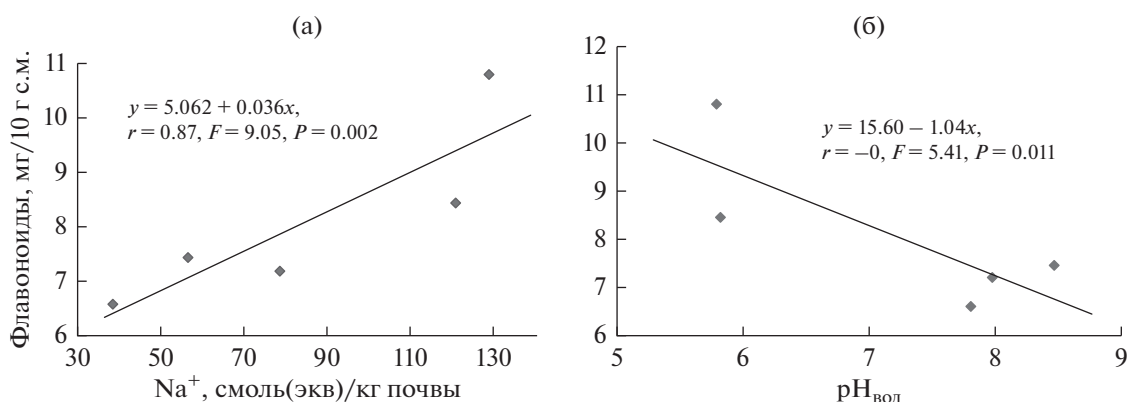


Рис. 5. Зависимость между количеством флавоноидов в листьях бескильницы и содержанием подвижного Na^+ в почве (а), между количеством флавоноидов и реакцией почвенной среды (б).

нием пролина в листьях этих растений и реакцией почвенной среды.

Зависимости между накоплением флавоноидов и почвенными показателями

У лебеды, мари и ситника не установлены связи между аккумуляцией флавоноидов в листьях и содержанием ионов Na^+ , K^+ , Cl^- в почве. Не связано накопление флавоноидов в листьях этих растений и с величиной pH почвы.

В листьях бескильницы на фоне относительно пониженного содержания флавоноидов выявлена прямая сильная связь между их количеством и содержанием подвижного Na^+ в почве: уравнение регрессии адекватно полученным данным при $P = 0.002$, $r = 0.87$ (рис. 5а). На фоне наименьшей засоленности почвы Na^+ содержание флавоноидов составляло около 6.5 мг/10 г сухой массы листьев бескильницы, а при наибольшем засолении увеличивалось почти до 11 мг/10 г. Выявлена отличительная особенность бескильницы — значи-

мая связь между содержанием флавоноидов в листьях и pH почвы: уравнение регрессии адекватно полученным данным при $P = 0.011$, $r = 0.80$ (рис. 5б). Произрастающие на слабощелочной почве растения в листьях содержали флавоноидов около 7 мг/10 г, а на кислой почве их количество увеличилось до 8.5–10.8 мг/10 г.

Зависимости между накоплением глицинбетаина и почвенными показателями

Установлена зависимость между содержанием глицинбетаина в листьях мари и количеством подвижного Na^+ в почве: уравнение регрессии адекватно полученным данным при $P = 0.015$, $r = 0.79$ (рис. 6а). На фоне содержания подвижного Na^+ менее 50 смоль(экв)/кг почвы в листьях мари глицинбетаина было менее 5 мг/10 г сухой массы; при повышенном засолении почвы Na^+ в листьях аккумулировалось до 15–22 мг/10 г глицинбетаина. Между количеством глицинбетаина в листьях мари и содержанием подвижного K^+ в почве так-

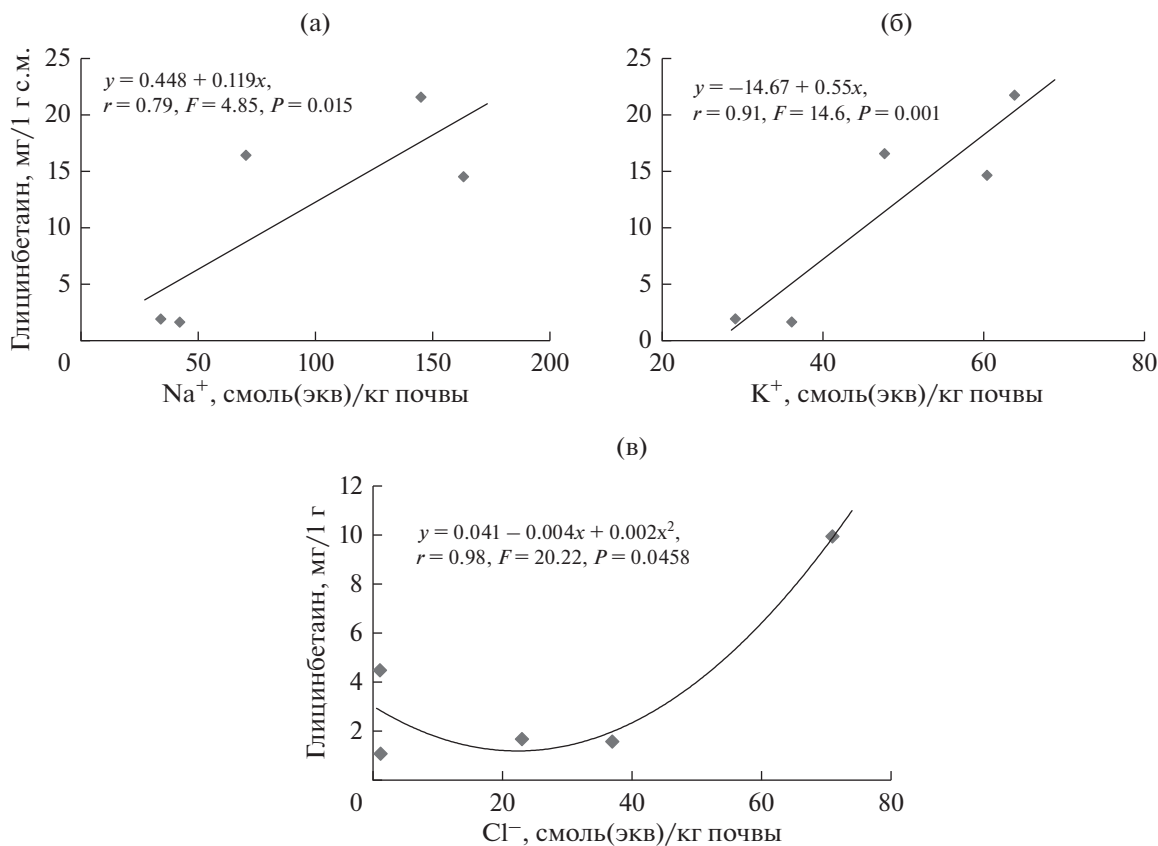


Рис. 6. Зависимость между количеством глицинбетаина в листьях мари и содержанием подвижных ионов Na^+ (а) и K^+ (б) в почве, а также между количеством глицинбетаина в листьях ситника и содержанием Cl^- в почве (в).

же отмечена прямая сильная связь: регрессионная зависимость адекватна полученным данным при $P = 0.001$, $r = 0.91$ (рис. 6б).

Для лебеды и бескильницы не установлены значимые связи между содержанием глицинбетаина в листьях и количеством засоряющих ионов в почве.

Для ситника прослежена криволинейная зависимость между содержанием глицинбетаина в листьях и количеством Cl^- в почве: уравнение регрессии адекватно полученным данным при $P = 0.046$, $r = 0.98$ (рис. 6в). На фоне засоленности хлорид-ионами менее 40 смоль(экв)/кг почвы содержание глицинбетаина было минимальным (1.1–4.5 мг/1 г), а при содержании Cl^- в количестве 71 смоль(экв)/кг аккумуляция глицинбетаина достигала 10 мг/1 г сухой массы листьев.

В листьях всех исследуемых растений не установлено значимых зависимостей между содержанием глицинбетаина в листьях и реакцией почвенной среды.

ОБСУЖДЕНИЕ

Об определенном уровне солеустойчивости исследуемых видов рудеральных растений свидетельствует их произрастание на засоленных почвах в разных регионах мира [6, 30–32]. Наши данные показали, что растения характеризуются достаточно широким лимитом толерантности к техногенному засолению. В почве из прикорневой зоны ситника максимальное содержание хлоридных солей отличалось от минимального засоления в 4.7 раза, у мари – в 8 раз, у бескильницы – в 25 раз, у лебеды – в 50 раз. Одновременно почва характеризовалась значительным содержанием ионов K^+ . В некоторых аллювиальных солончаковых почвах Прикамья содержание калия сопоставимо с уровнем натриевого засоления [21, 22].

Отмеченные в наших исследованиях нейтральная и слабощелочная реакции почвенной среды характерны для хлоридно-засоленных аллювиальных почв; в то же время среди них встречались почвы с кислыми поверхностными горизонтами [21, 22].

Таким образом, на исследуемом участке долины р. Быгель рудеральная растительность нахо-

дятся под воздействием хлоридного засоления и неблагоприятной реакции почвенной среды. Установленные регрессионные зависимости позволяют рассматривать накопление пролина, флавоноидов, глицинбетаина в листьях растений как ответную реакцию на увеличение содержания засоляющих ионов в почве. Считается, что эти низкомолекулярные соединения обеспечивают устойчивость растений в условиях солевого стресса [4, 5, 16, 17, 24, 25, 33].

Накопление пролина в органах растений связано с его многофункциональным значением в растительной клетке в стрессовых условиях [5, 7, 14, 34]. Полученные нами зависимости между показателями техногенного засоления и количеством пролина в листьях лебеды и мари соответствуют научным данным по увеличению содержания пролина в листьях культурных растений в условиях солевого стресса; отмечены [10, 12, 17] осмопротекторные свойства и антиоксидантная активность пролина.

Накопление пролина в листьях лебеды, по-видимому, повышало ее устойчивость к кислой реакции почвенной среды в условиях техногенного засоления. При кислотном стрессе наблюдали аккумуляцию пролина в листьях пшеницы и ржи [25]. Имитация кислотного дождя способствовала накоплению пролина в листьях томатов [26]. Кислая реакция среды усиливает водный дефицит в растении, так как под влиянием избытка протонов клетки корня становятся непроницаемыми для воды [35]. По данным М.Н.М. Вхуан et al. [24], при кислотном стрессе накопление пролина в проростках пшеницы поддерживало водный баланс и обеспечивало защиту от окислительного повреждения; отмечали участие пролина в рН-регуляции цитоплазмы растительной клетки [36, 37]. Таким образом, накопление пролина в листьях лебеды на кислой почве может быть направлено на поддержание осмотического потенциала и кислотно-щелочного баланса в клетках, на усиление антиоксидантной активности.

Известно [13, 16, 38], что флавоноиды участвуют в защите растений от воздействия неблагоприятных факторов внешней среды: повышенной интенсивности света, низких и высоких температур, тяжелых металлов, водного дефицита и т.д. Согласно нашим исследованиям, марь и лебеда аккумулировали наибольшее количество флавоноидов, но их содержание не связано со степенью засоления почвы. З.Ф. Рахманкулова с соавт. [16] отмечают, что при изначально высоком пуле низкомолекулярных соединений может отсутствовать зависимость между их накоплением и засоленностью среды обитания.

Бескильница аккумулировала флавоноиды в листьях по мере увеличения количества подвижного Na^+ в почве, что может быть связано с их

участием в антиоксидантной защите. При солевом стрессе в митохондриях и хлоропластах растительной клетки нарушается транспорт электронов, образуется избыток активных форм кислорода и, следовательно, усиливаются процессы свободнорадикального окисления [5, 7, 14]. Флавоноиды способны к антиоксидантной активности и участвуют в стабилизации мембран при окислительном стрессе [11, 13, 15].

При усилении кислотности почвы в листьях бескильницы отмечено накопление флавоноидов, что обусловлено, по-видимому, их значением в адаптации к кислой засоленной почве. Неблагоприятная реакция среды нарушает метаболизм растительных клеток [24, 39], усиливает токсическое воздействие солей [17]. В условиях кислотного стресса наблюдали аккумуляцию флавоноидов в листьях ржи [25]. Низкие значения рН вызывали развитие окислительного стресса в пшенице [24]. Флавоноиды, взаимодействуя с липидным бислоем клеточных мембран, замедляют процессы перекисного окисления липидов [11, 13, 15].

В листьях мари и ситника количество глицинбетаина возрастало с увеличением содержания засоляющих ионов в почве, что, вероятно, связано с осморегуляцией и стабилизацией клеточных структур. Глицинбетаин защищает белки от воздействия различных денатурирующих агентов [8]. Считается [6, 9], что он вносит значительный вклад в солеустойчивость растений. Защитную роль глицинбетаина в растительной клетке исследователи связывают со стабилизацией работы фотосинтетического аппарата в неблагоприятных условиях. При солевом стрессе, благодаря взаимодействию глицинбетаина с молекулами и клеточными структурами, сохраняется активность макромолекул, поддерживается целостность мембран [18].

Согласно З.Ф. Рахманкуловой с соавт. [16], для галофитов характерны различные биохимические стратегии солеустойчивости. В наших исследованиях у растений на техногенно засоленных почвах проявилась видовая специфика в накоплении низкомолекулярных соединений. При усилении засоленности почвы отмечена аккумуляция пролина в листьях лебеды, пролина и глицинбетаина — в листьях мари, флавоноидов — в листьях бескильницы, глицинбетаина — в листьях ситника.

На основании полученных данных можно говорить о том, что при техногенном засолении у рудеральных растений стратегия выживания связана с видоспецифичными реакциями, направленными на аккумуляцию пролина, флавоноидов и глицинбетаина. В адаптации к кислой реакции засоленной почвы определенное значение у лебеды имеет пролин, а у бескильницы — флавоноиды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Piernik A., Hulisz P., Rokicka A.* Micropattern of halophytic vegetation on technogenic soils affected by the soda industry // *Soil Science and Plant Nutrition*. 2015. V. 61. P. 98–112.
<https://doi.org/10.1080/00380768.2015.1028874>
2. *Шишконокова Е.А.* Антропогенная растительность территорий предприятий ОАО “Уралкалий” (Пермская область) // *Социально-экологические технологии*. 2017. № 3. С. 65–79.
3. *Розенцвет О.А., Нестеров В.Н., Богданова Е.С.* Структурные и физиолого-биохимические аспекты солеустойчивости галофитов // *Физиология растений*. 2017. Т. 64. № 4. С. 251–265.
4. *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.
5. *Карташов А.В., Радюкина Н.Л., Иванов Ю.В.* и др. Роль систем антиоксидантной защиты при адаптации дикорастущих видов растений к солевому стрессу // *Физиология растений*. 2008. Т. 55. № 4. С. 516–522.
6. *Chen S., Xing J., Lan H.* Comparative effects of neutral salt and alkaline salt stress on seed germination, early seedling growth and physiological response of a halophyte species *Chenopodium glaucum* // *African J. of Biotechnology*. 2012. V. 11. № 40. P. 9572–9581.
<https://doi.org/10.5897/AJB12.320>
7. *Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В.* Активные формы кислорода, антиоксиданты и устойчивость растений к действию стрессоров. Киев: Логос, 2019. 277 с.
8. *Sakamoto A., Murata N.* The role of glycine betaine in the protection of plants from stress: clues from line content in salt stressed spinach leaves // *Plant Growth Regul.* 2003. V. 40. P. 89–95.
9. *Mansour M.M.F., Salama K.H.A., Ali F.Z.M.* et al. Cell and plant responses to NaCl in *Zea mays* L. cultivars differing in salt tolerance // *Gen. Appl. Plant Physiol.* 2005. V. 31. № 1–2. P. 29–41.
10. *Yan H., Zhao W., Sheng Y.* et al. Effects of alkali-stress on *Aneurolepidium chinense* and *Helianthus annuus* // *The J. of Applied Ecology*. 2005. V. 16 (8). P. 1497–1501.
11. *Тараховский Ю.С., Музафаров Е.Н., Ким Ю.А.* Взаимодействие флавоноидов с мембранами // *Фенольные соединения: фундаментальные и прикладные аспекты*. 2010. С. 108–116.
12. *Liu J., Guo Q., Shi D.C.* Seed germination, seedling survival, and physiological response of sunflowers under saline and alkaline conditions // *Photosynthetica*. 2010. V. 48 (2). P. 278–286.
<https://doi.org/10.1007/s11099-010-0034-3>
13. *Brunetti C., di Ferdinando M., Fini A.* et al. Flavonoids as antioxidants and developmental regulators: relative significance in plants and humans // *Int. J. Mol. Sci.* 2013. V. 14 (2). P. 3540–3555.
<https://doi.org/10.3390/ijms14023540>
14. *Carvalho K., Campos M.K., Domingues D.S.* et al. The accumulation of endogenous proline induces changes in gene expression of several antioxidant enzymes in leaves of transgenic *Swingle citrumelo* // *Molecular Biology Reports*. 2013. V. 40 (4). P. 3269–3279.
<https://doi.org/10.1007/s11033-012-2402-5>
15. *Назарова В.Д., Бакумова Е.В., Бектемисова А.У.* Антиоксидантная активность флавоноидов // *Актуальные проблемы науки и образования в области естественных и сельскохозяйственных наук: Матлы III междунаучно-практич. конф., посвященной 90-летию академика Е.А. Букетова*. Петропавловск, 2015. С. 111–114.
16. *Рахманкулова З.Ф., Шуйская Е.В., Щербаков А.В.* и др. Содержание пролина и флавоноидов в побегах галофитов, произрастающих на территории Южного Урала // *Физиология растений*. 2015. Т. 62. № 1. С. 79–88.
17. *Guo R, Yang Z, Li F, Yan C.* et al. Comparative metabolic responses and adaptive strategies of wheat (*Triticum aestivum*) to salt and alkali stress // *ВМС Plant Biol.* 2015. P. 170.
<https://doi.org/10.1186/s12870-015-0546-x>
18. *Annunziata M.G., Ciarmiello L.F., Woodrow P.* et al. Spatial and temporal profile of glycine betaine accumulation in plants under abiotic stresses // *Frontiers in Plant Science*. 2019. V. 10. P. 230.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00230>
19. *Еремченко О.З., Лымарь О.А.* Почвенно-экологические условия зоны солотвалов и адаптация к ним растений // *Экология*. 2007. № 1. С. 18–23.
20. *Еремченко О.З., Четина О.А., Кусакина М.Г.* и др. Техногенные поверхностные образования зоны солотвалов и адаптация к ним растений. Пермь: Перм. гос. нац. исслед. ун-т, 2013. 148 с.
21. *Eremchenko O.Z., Pakhorukov I.V., Shestakov I.E.* Development of the solonchak process in soils of small river valleys in the taiga-forest zone in relation to the production of potassium salts // *Eurasian Soil Science*. 2020. V. 53. № 4. P. 512–522.
<https://doi.org/10.1134/S1064229320040055>
22. *Пахоруков И.В., Еремченко О.З.* Свойства вторично засоленных аллювиальных почв в таежно-лесной зоне Прикамья // *Сибирский лесной журн*. 2021. № 3. С. 76–86.
<https://doi.org/10.15372/SJFS20210307>
23. *Latef A.A.A., Tran L.S.* Impacts of priming with silicon on the growth and tolerance of maize plants to alkaline stress // *Frontiers in Plant Science*. 2016. V. 7. P. 243–256.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00243>
24. *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. V. 8. № 1. P. 24.
<https://doi.org/10.3390/plants8010024>
25. *Chetina O.A., Botalova K.I., Kaigorodov R.V.* Effects of alkalinity and acidity of the root medium on defense systems in *Triticum aestivum* and *Secale cereale* // *Russ. J. of Plant Physiology*. 2020. V. 67 (2). P. 334–343.
<https://doi.org/10.1134/S1021443720010033>
26. *Tomar P.* Estimation of some biochemical parameters in *Lycopersicon lycopersicum* (L.) cv. damyanti in response to acid rain // *Voyager*. 2018. V. 9. P. 34–41.
27. *Чернавина И.А., Потанов Н.Г., Косулина Л.Г.* и др. Большой практикум по физиологии растений.

- Минеральное питание. Физиология клетки. Рост и развитие: Учеб. пособие для студентов биол. спец. вузов / Под ред. Рубина Б.А. М.: Высшая школа, 1978. 408 с.
28. Bates L., Waldren P.P., Teare J.D. Rapid determination of proline of water stress studies // *Plant Soil*. 1973. V. 39 (1). P. 205–207.
 29. Grieve C.M., Grattan S.R. Rapid assay for determination of water soluble quaternary ammonium compounds // *Plant Soil*. 1983. V. 70. P. 303–307. <https://doi.org/10.1007/BF02374789>
 30. Ungar I. Effect of salinity on seed germination, growth, and ion accumulation of *Atriplex patula* (*Chenopodiaceae*) // *American J. of Botany*. 1996. V. 83. № 5. P. 604–607.
 31. Tarasoff C.S., Mallory-Smith C.A., Ball D.A. Comparative plant responses of *Puccinellia distans* and *Puccinellia nuttalliana* to sodic versus normal soil types // *Journal of Arid Environments*. 2007. V. 70. № 3. P. 403–417. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2007.01.008>
 32. Erfanzadeh R., Hendrickx F., Maelfait J. P. et al. The effect of successional stage and salinity on the vertical distribution of seeds in salt marsh soils // *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 2010. V. 205. № 7. P. 442–448. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2009.12.010>
 33. Genc Y., Taylor J., Lyons G. et al. Bread wheat with high salinity and sodicity tolerance // *Frontiers in Plant Science*. 2019. V. 10. P. 1280. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01280>
 34. Aslam R., Bostan N., Nabgha-e-Amen M. et al. A critical review on halophytes: salt tolerant plants // *J. of Medicinal Plants Research*. 2011. V. 5. P. 7108–7118. <https://doi.org/10.5897/JMPRx11.009>
 35. Захарин А.А., Паничкин Л.А. Модель протонного барьера. Полная односторонняя непроницаемость клеток корня для воды под влиянием избытка протонов в апопласте // *Вестник ТСХА*. 2005. Вып. 3. С. 69–82.
 36. Zhu J.K. Plant salt tolerance // *Trends Plant Science*. 2001. V. 6. P. 66–71. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01838-0](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01838-0)
 37. Krishnan N., Dickman M.B., Becker D.F. Proline modulates the intracellular redox environment and protects mammalian cells against oxidative stress // *Free Radical Biology and Medicine*. 2008. V. 44. P. 671–681. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2007.10.054>
 38. Edreva A., Velikova V., Tsonev T. et al. Stress-protective role of secondary metabolites: diversity of functions and mechanisms // *General and Applied Plant Physiology*. 2008. V. 34. P. 67–78.
 39. Shavrukov Y., Hirai Y. Good and bad protons: genetic aspects of acidity stress responses in plants // *J. of Experimental Botany*. 2016. V. 67. № 1. P. 15–30. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv437>