

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY OF PLANTS

УДК 581.1 581.5

doi: 10.21685/2307-9150-2025-2-8

Изменение некоторых физиолого-биохимических показателей *Avena sativa* L. в условиях засоления и кислотности почвы

О. А. Четина¹, Н. С. Жуланова²

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

¹chetoks@gmail.com, ²ZhulanovaNatalia@yandex.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* Накопление солей в почвах часто сопровождается изменением pH в щелочную сторону, техногенное засоление может сопровождаться и кислой реакцией почвы. В условиях засоления и кислой реакции среды растения испытывают осмотический и окислительный стрессы. Целью исследования явилось изучение реакций растений овса посевного на комбинированное воздействие засоления NaCl и кислой реакции почвы по некоторым физиолого-биохимическим показателям. *Материалы и методы.* В качестве объекта исследования использовали овес посевной *Avena sativa* L. сорт Стайер, который выращивали в условиях модельного опыта на фоновой дерново-подзолистой почве с различными сочетаниями pH-уровня (pH 4,9 и pH 7,3) и засоления (0,5 % NaCl). Нейтральная среда (pH 7,3) создавалась добавлением CaCO₃. Засоление создавалось в процентном отношении к сухому весу почвы. Контролем являлся вариант без засоления с pH 7,3. Через 4 и 8 дней после появления всходов в листьях растений определяли перекись водорода ферротитриметрическим методом, активность каталазы – перманганатометрически, пероксидазную функцию – по методу А. Н. Бояркина. Морфометрические показатели фиксировали в течение 8 дней после появления всходов. *Результаты.* По сравнению с контролем сильнее ростовые процессы замедлялись в вариантах опыта с засолением и располагались в следующем порядке: pH 4,9 + NaCl > pH 7,3 + NaCl > pH 4,9. Содержание H₂O₂ в листьях овса в опытных вариантах в первый срок наблюдений не отличалось либо минимально отличалось от контроля, но во второй срок был выше во всех опытных вариантах в 1,6–1,7 раз. Активность каталазы в оба срока наблюдений была выше контроля в вариантах с засолением на 10–30 %. Во второй срок наблюдений активность каталазы в целом была на треть ниже в сравнении с первым во всех исследуемых вариантах. Активность пероксидаз в листьях овса во всех опытных вариантах была достоверно выше, чем в контрольном варианте, в оба срока эксперимента. Во второй срок наблюдений пероксидазная функция была выше в сравнении с первым во всех исследуемых вариантах (на 16–81 %). *Выводы.* Наибольшее угнетение растений овса, судя по морфометрическим показателям, наблюдалось на начальных этапах эксперимента (первые 4 дня), особенно в варианте опыта, сочетающем засоление и кислую реакцию почвы.

В адаптации растений к условиям засоления и кислотности почвы на этом этапе активное участие принимала каталаза, а к восьмому дню эксперимента – пероксидаза.

Ключевые слова: *Avena sativa*, pH почвы, засоление, окислительный стресс, ферменты-антиоксиданты, аскорбиновая кислота, флавоноиды, пролин, глицинбетаин

Для цитирования: Четина О. А., Жуланова Н. С. Изменение некоторых физиолого-биохимических показателей *Avena sativa* L. в условиях засоления и кислотности почвы // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2025. № 2. С. 83–92. doi: 10.21685/2307-9150-2025-2-8

Changes in some physiological and biochemical parameters of *Avena sativa* L. in conditions of salinity and soil acidity

O.A. Chetina¹, N.S. Zhulanova²

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

¹chetoks@gmail.com, ²ZhulanovaNatalia@yandex.ru

Abstract. *Background.* The accumulation of salts in soils is often accompanied by a change in pH to the alkaline side, technogenic salinization can be accompanied by an acidic reaction of the soil. Under conditions of salinization and acidic reaction of the environment, plants experience osmotic and oxidative stresses. The purpose of the research was to study the reactions of oat plants to the combined effects of NaCl salinity and acidic soil reaction according to some physiological and biochemical parameters. *Materials and methods.* *Avena sativa* L. oats of the Steyer variety were used as the object of the study. The plants were grown in a model experiment on a background sod-podzolic soil with various combinations of pH (pH 4.9 and pH 7.3) and salinity (0.5 % NaCl). A neutral medium (pH 7.3) was created by the addition of CaCO₃. Salinity was created in % relation to the dry weight of the soil. The control was a saline-free variant with a pH of 7.3. 4 and 8 days after the appearance of seedlings in the leaves of plants, hydrogen peroxide was determined by the ferrothiocyanate method, catalase activity was determined permanganometrically, and peroxidase function was determined by the method of A.N. Boyarkin. Morphometric parameters were recorded within 8 days after the emergence of seedlings. *Results.* Compared with the control, growth processes slowed down more strongly in the variants of the experiment with salinity and were arranged in the following order: pH 4.9 + NaCl > pH 7.3 + NaCl > pH 4.9. The H₂O₂ content in oat leaves in the experimental variants did not differ or minimally differed from the control during the first observation period, but in the second period it was 1.6–1.7 times higher in all experimental variants. Catalase activity in both observation periods was higher than the control in the variants with salinity by 10–30 %. In the second follow-up period, catalase activity was generally one-third lower compared to the first in all studied variants. The activity of peroxidases in oat leaves in all experimental variants was significantly higher than in the control variant in both experimental periods. In the second follow-up period, peroxidase function was higher in comparison with the first in all studied variants (by 16–81 %). *Conclusions.* The greatest depression of oat plants, judging by morphometric indicators, was observed at the initial stages of the experiment (the first 4 days), especially in the experimental version combining salinization and acidic soil reaction. Catalase was actively involved in the adaptation of plants to the conditions of salinity and soil acidity at this stage, and peroxidase by the 8th day of the experiment.

Keywords: *Avena sativa*, soil pH, salinity, oxidative stress, antioxidant enzymes, ascorbic acid, flavonoids, proline, glycine betaine

For citation: Chetina O.A., Zhulanova N.S. Changes in some physiological and biochemical parameters of *Avena sativa* L. in conditions of salinity and soil acidity. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki* = *University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2025;(2):83–92. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2025-2-8

Введение

Засоление почв является одним из важнейших стресс-факторов в жизнедеятельности растений. Накопление солей в почвах часто сопровождается изменением pH в щелочную сторону, техногенное засоление может сопровождаться кислой реакцией почвы, хотя для большинства растений, в особенности для молодых, оптимальный диапазон составляет 5,5–7,5 pH [1]. Так, например, под солеотвалами и шламохранилищами на территории Верхнекамского месторождения солей формируются подземные минерализованные воды, которые разгружаются в долинах малых рек Прикамья и способствуют засолению аллювиальных почв. В верхних горизонтах аллювиальных техногенно засоленных почв реакция почвенной среды может варьировать от сильнокислых и до кислых значений [2]. В обзорной статье по устойчивости растений к кислым почвам отмечено [3], что токсичность преимущественно связывают с избытком подвижного алюминия. В кислых почвах эффект токсичности алюминия и протонов разделить практически невозможно, поэтому и отдельный кислотный стресс остается не в полной мере оцененным. По мнению ряда исследователей [3, 4], в кислых (или щелочных) условиях корневой среды эффективность процессов поддержки pH цитоплазмы может уменьшиться.

В условиях засоления затрудняется поступление воды в клетки растений, что обусловлено повышенным осмотическим давлением почвенного раствора [5]. Не только засоление, но и pH показатели корневой среды влияют на содержание воды в клетках растений [6]. Наибольшие потери воды у растений отмечены при действии кислой реакции корневой среды, как отдельного фактора, так и в сочетании с засолением [6]. Соли, попадая в цитоплазму клеток растений, оказывают токсическое действие, вызывая нарушения метаболизма [5].

Адаптация растений к засолению состоит не только в регуляции механизмов поддержания ионного и осмотического гомеостаза, но и в сохранении определенного безопасного уровня активных форм кислорода (АФК). Важную роль в этом играют антиоксидантные ферменты: супероксиддисмутаза, каталаза, аскорбатпероксидаза и др. Альтернативным защитным механизмом у растений является стресс-зависимое накопление низкомолекулярных органических антиоксидантов: аскорбиновой кислоты, флавоноидов, токоферола, глутатиона и других, которые действуют как окислительно-восстановительные буферы, удаляя высокие уровни АФК, и обнаруживаются во всех компартментах клетки [7]. Таким образом, целью нашего исследования явилось изучение реакций растений овса посевного на комбинированное воздействие засоления NaCl и кислой реакции почвы по некоторым физиолого-биохимическим показателям.

Материалы и методы

В качестве объекта исследования использовали овес посевной *Avena sativa* L. сорт Стайер. Растения овса выращивались в условиях модельного опыта при температуре 25 °C и длине светового дня – 18 ч. Предварительно замоченные семена высаживали в контейнеры размером 16×12×7 см с фоновой дерново-подзолистой почвой в различных сочетаниях pH-уровня (pH 4,9 и pH 7,3) и засоления (0,5 % NaCl).

Исходный pH-уровень почвы 4,9, гидролитическая кислотность 8,5 мг-экв/100 г почвы. По результатам гидролитической кислотности рассчитана доза извести для нейтрализации почвенной кислотности и пересчитана на 400 г почвы (объем почвы в контейнере). Нейтральная среда (pH7,3)

создавалась добавлением 2 г CaCO_3 . Засоление NaCl (0,5 %) создавалось в процентном отношении к сухому весу почвы. Контролем являлся вариант без засоления с pH 7,3.

Через 4 и 8 дней после появления всходов снимали растительный материал, который использовали для определения содержания перекиси, пероксидазной функции, активности каталазы. Морфометрические показатели фиксировали в течение 8 дней после появления всходов. Определение количества перекиси проводили ферротитационным методом [8], активность каталазы – перманганометрически [9], пероксидазной функции – по методу А. Н. Бояркина [10]. Биологическая и аналитическая повторность определения физиолого-биохимических показателей – трехкратная. Значимость различий между вариантами опыта оценивали дисперсионным непараметрическим методом (критерий Краскала – Уоллиса); значимыми считали различия между сравниваемыми средними величинами с доверительной вероятностью 95 % и выше ($p \leq 0,05$). Морфометрические показатели растений, длину надземной части и площадь листа замерили по вариантам опыта в 30-кратной повторности; существенность различий между вариантами оценили статистически по критерию Стьюдента ($p \leq 0,05$).

Результаты и их обсуждение

Важными биологическими параметрами, которые позволяют получить представления об уровне устойчивости растений к действию стрессовых факторов, являются показатели, отражающие прорастание семян, рост и развитие растений на начальных этапах онтогенеза. При наблюдении за изменением длины надземной части растений оказалось, что засоление в сочетании с нейтральной реакцией почвы снижало высоту растений на 34 % относительно контроля ($p = 0$) к 8 сут наблюдения (рис. 1, а). Кислая реакция почвенной среды достоверно снижает скорость роста овса на 22 % относительно контроля ($p = 0,0002$), а в сочетании с засолением (pH 4,9 + NaCl) на 47 % от контроля ($p = 0$) и на 30 % от варианта опыта pH 4,9 ($p = 0$). При воздействии засоления на нейтральном фоне площадь листовой пластинки сокращалась на 51 % от контроля ($p = 0$) к 8 дню наблюдений (рис. 1, б); в варианте pH 4,9 – на 27 % ($p = 0$); в варианте pH 4,9 + NaCl – на 61 % от контроля ($p = 0$) и на 47 % от варианта опыта pH 4,9 ($p = 0$).

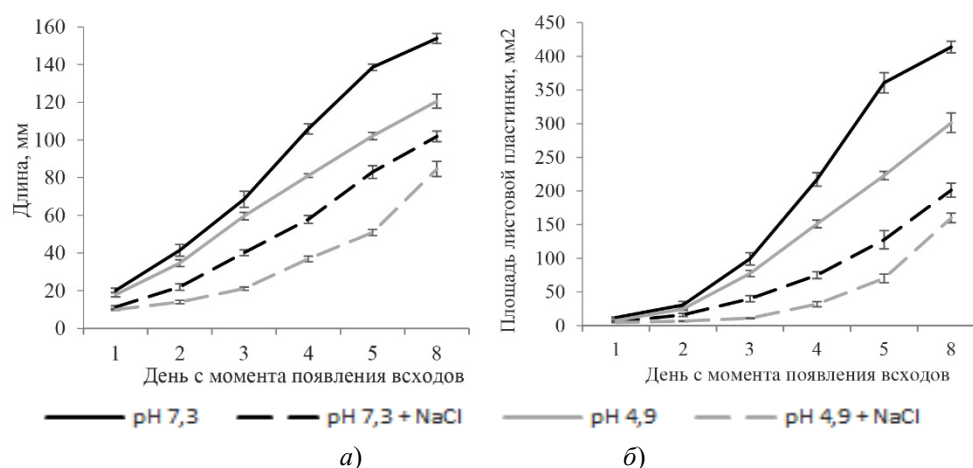


Рис. 1. Морфометрические показатели овса посевного в условиях засоления и разного уровня pH почвы: а – длина надземной части; б – площадь листовой пластинки

Сильнее ростовые процессы замедлялись в вариантах опыта с засолением и располагались в следующем порядке: pH 4,9 + NaCl > pH 7,3 + NaCl > pH 4,9. Солевой стресс оказывает отрицательное воздействие на ранние стадии онтогенеза проростков, ингибирует процессы митотического цикла и тем самым замедляет развитие растений [11–13]. По мнению некоторых авторов, депрессия ростовых процессов наблюдается при pH ниже 5, при этом происходит дестабилизация белкового, углеродного и фосфорного обменов. Менее вреден сдвиг pH корневой среды в щелочную сторону в связи с тем, что клетки корня растения выделяют CO₂, а иногда и органические кислоты, нейтрализующие избыточную щелочность [14, 15]. Сильнее всего подавлялся рост при сочетании факторов засоления и кислой pH корневой среды, что может быть связано не только с действием NaCl и кислотностью среды, но и с дополнительным негативным влиянием токсичных катионов почвы, таких как Al³⁺ и Mn²⁺ [3].

Воздействие неблагоприятных факторов внешней среды может приводить к интенсивному образованию активных форм кислорода. Содержание перекиси водорода в листьях овса на засоленной нейтральной почве увеличивалось ко второму сроку наблюдений на 58 % от контроля ($p = 0,049$), в первый срок достоверных различий с контролем не обнаружено ($p = 0,513$) (рис. 2). В варианте опыта с кислой почвой без засоления повышение уровня H₂O₂ зафиксировано в оба срока, на 32 % от контроля – 4 день ($p = 0,049$) и 69 % – 8 день ($p = 0,049$). На кислой почве с засолением увеличение количества H₂O₂ отмечали на 8 день наблюдений (на 60 % выше контроля, $p = 0,049$); в сравнении с вариантом pH 4,9 без засоления на 4 день эксперимента наблюдали снижение перекиси на 40 % ($p = 0,049$), а на 8 день – достоверных различий не обнаружено ($p = 0,513$).

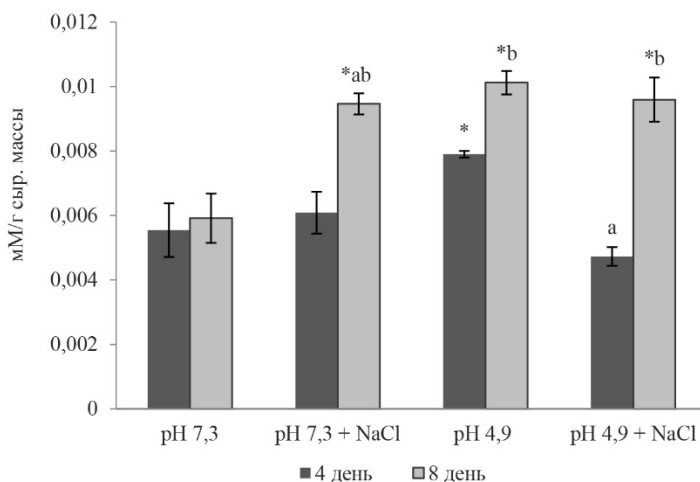


Рис. 2. Содержание перекиси в листьях овса посевного в условиях засоления и разного уровня pH почвы. Над столбцами звездочкой отмечены значимые различия с контролем (pH 7,3) в каждый временной промежуток: *a* – значимые различия между засоленным и незасоленным вариантами при каждой pH в каждый временной промежуток; *b* – значимые различия между 4 и 8 сут эксперимента в каждом варианте опыта

Содержание H₂O₂ в листьях овса в опытных вариантах в первый срок наблюдений не отличалось либо минимально отличалось от контроля, что, вероятно, связано с усилением антиоксидантной защиты растений. Во второй

срок наблюдений уровень перекиси был выше во всех опытных вариантах в 1,6–1,7 раз. Изменчивость в содержании H_2O_2 может быть связана с кратковременными окислительными взрывами и подавлением их антиоксидантной системой. Окислительный взрыв в свою очередь запускает дальнейший каскад ответных реакций, и в этом случае перекись водорода выполняет сигнальную функцию, связанную с включением антиоксидантной системы [16–18].

Каталазы являются основными ферментами, катализирующими дисмутацию H_2O_2 на H_2O и O_2 и играющие важную роль не только в метаболизме и защите растений, но также и в восприятии сигналов. Активность каталазы в листьях овса во всех опытных вариантах достоверно отличалась от контрольного в оба срока наблюдений (p варьировал в диапазоне 0,037–0,049) (рис. 3, а). На 4 день эксперимента на нейтральной засоленной почве активность этого фермента была выше контроля на 10 %, в варианте pH 4,9 – снижалась на 21 %, и в варианте pH 4,9 + NaCl – выше контроля на 10 % и на 40 % выше варианта pH 4,9 без засоления. Во второй срок наблюдений активность каталазы в целом была на треть ниже в сравнении с первым во всех исследуемых вариантах. На нейтральной засоленной почве фермент был активнее контроля на 33 %, в варианте pH 4,9 наблюдалось снижение на 17 %, и в варианте pH 4,9 + NaCl – выше контроля на 25 % и на 51 % выше варианта pH 4,9 без засоления.

В нашем эксперименте активность каталазы в первый срок наблюдений была выше, чем во второй, во всех вариантах опыта, особенно в вариантах с засолением. При этом уровень перекиси на четвертый день был гораздо ниже, чем на восьмой; в вариантах с засолением (pH 7,3 + NaCl, pH 4,9 + NaCl) количество перекиси вообще достоверно не отличалось от контроля. Это, вероятно, обусловлено эффективной работой данного фермента. Каталаза разлагает пероксид без участия каких-либо вспомогательных субстратов (восстановителей) и активна при относительно высоких концентрациях [19]. Кроме того, каталаза имеет самую высокую скорость оборота среди всех антиоксидантных ферментов (до 6 млн молекул H_2O_2 в 1 мин на одну молекулу фермента) [20].

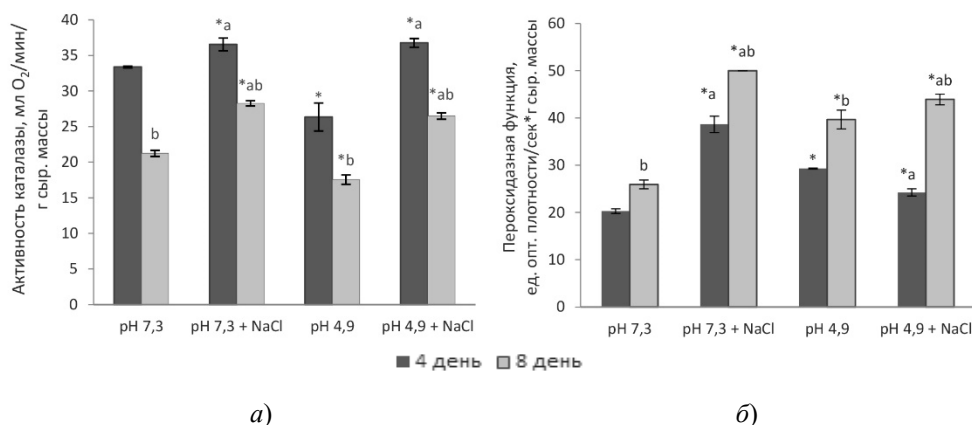


Рис. 3. Активность антиоксидантных ферментов в листьях овса посевного в условиях засоления и разного уровня pH почвы: а – активность каталазы; б – пероксидазная функция. Над столбцами звездочкой отмечены значимые различия с контролем (pH 7,3) в каждый временной промежуток: а – значимые различия между засоленным и незасоленным вариантами при каждой pH в каждый временной промежуток; б – значимые различия между 4 и 8 сут эксперимента в каждом варианте опыта

Активность пероксидаз в листьях овса во всех опытных вариантах была достоверно выше, чем в контрольном варианте, в оба срока эксперимента (p варьировал в диапазоне 0,037–0,049) (рис. 3,б). На четвертый день активность фермента на нейтральной засоленной почве была выше контроля на 91 %, в варианте pH 4,9 – на 44 %, и в варианте pH 4,9 + NaCl – выше контроля на 20 % и на 17 % ниже варианта pH 4,9 без засоления ($p = 0,043$). Во второй срок наблюдений пероксидазная функция была выше в сравнении с первым во всех исследуемых вариантах (на 16–81 %) (p варьировал в диапазоне 0,025–0,046). На восьмой день активность фермента на нейтральной засоленной почве была выше контроля на 93 %, в варианте pH 4,9 – на 53 %, и в варианте pH 4,9 + NaCl – выше контроля на 69 % и на 11 % выше варианта pH 4,9 без засоления ($p = 0,046$). Одновременно с повышенной активностью пероксидаз во второй срок исследований уровень перекиси во второй срок также был выше, чем в первый.

Пероксидазы включают группу ферментов, которые используют в качестве акцептора пероксид водорода (НАДН-пероксидаза, глутатион-пероксидаза, аскорбат-пероксидаза и др.), и катализируют окисление различных веществ (ароматические амины, тирозин, триптофан, индол, индолилуксусная кислота, фенолы, аскорбинат и др.). Пероксидаза, в отличие от каталазы, не окисляет перекись. Также считается, что пероксидазы растений в апопластном пространстве катализируют генерацию органических радикалов, что приводит к образованию активных форм кислорода. Это, в свою очередь, подтверждает роль пероксидаз в передаче окислительного сигнала [21, 22]. Некоторые исследователи отмечают, что стадия развития растений может влиять на экспрессию генов этих ферментов [23].

Заключение

Таким образом, наибольшее угнетение растений овса, судя по морфометрическим показателям, наблюдалось на начальных этапах эксперимента (первые четыре дня), особенно в варианте опыта, сочетающем засоление и кислотную реакцию почвы. В адаптации растений к условиям засоления и кислотности почвы на этом этапе активное участие принимала каталаза, а к восьмому дню эксперимента – пероксидаза.

Список литературы

1. Четина О. А., Еремченко О. З., Пахоруков И. В. Накопление низкомолекулярных соединений как ответная реакция растений на техногенное засоление // Экология. 2023. № 2. С. 94–102. doi: 10.31857/S036705972302004X
2. 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. Vol. 53, № 4. P. 512–522. doi: 10.1134/S1064229320040055
3. Shavrukov Y., Hirai Y. Good and bad protons: genetic aspects of acidity stress responses in plants // Journal of Experimental Botany. 2016. Vol. 67. P. 15. doi: 10.1093/jxb/erv437
4. Bhuyan M. H. M. B., Hasanuzzaman M., Mahmud J. A. [et al.]. Morphophysiological and biochemical responses of *Triticum aestivum* L. to extreme pH: Coordinated actions of antioxidant defense and glyoxalase systems // Plants. 2019. P. 24. doi: 10.3390/plants8010024
5. 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. 28–42.

6. Мальцева А. Д., Четина О. А. Изменение содержания воды в листьях растений в условиях засоления и разного уровня pH // Симбиоз-Россия 2022 : сб. ст. XIII Междунар. конф. ученых-биологов. Пермь, 2023. С. 559–564.
7. Miller G., Suzuki N., Ciftci-Yilmaz S., Mittler R. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses // Plant, Cell and Environment. 2010. Vol. 33. P. 453–467. doi: 10.1111/j.1365-3040.2009.02041.x
8. Sagisaka S. The occurrence of peroxide in a perennial plant *Populus gelrica* // Plant Physiol. 1976. Vol. 57, № 2. P. 308–309. doi: 10.1104/pp.57.2.308
9. Воскресенская О. Л., Алябышева Е. А., Половникова М. Г. Большой практикум по биоэкологии. Йошкар-Ола : Мар. гос. ун-т, 2006. 107 с.
10. Ермаков А. И., Арасимович В. В., Ярош Н. П. [и др.]. Методы биохимического исследования растений. Л. : Агропромиздат, Ленингр. отд-ние, 1987. 430 с.
11. Белозерова А. А. Боме Н. А. Изучение реакции яровой пшеницы на засоление по изменчивости морфометрических параметров проростков // Фундаментальные исследования. 2014. № 12. С. 300–306.
12. Pascaru A., Giorgievici A. S., Gaman C. D. [et al.]. Gaman Sodium chloride effect on rye (*Secale cereale*) // Horticulture, Forestry and Biotechnology. 2014. Vol. 18, № 4. P. 147–150.
13. Yousufinia M., Ghasemian A., Safalian O., Asadi A. The effect of NaCl on the growth and K⁺ content of barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivares // Annals of Biological Research. 2013. Vol.4, № 1. P.80–85.
14. Abdel Latef 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. Vol. 7. P. 243. doi: 10.3389/fpls.2016.00243
15. Ekta Singh A. K., Pandey D. M. Co-expression network analysis of acidic-responsive genes in *Arabidopsis thaliana* signifies hub genes expression and their key role assessment for acidity tolerance in *Oryza sativa* L. // Biologia. 2021. Vol. 76. P. 3175–3190. doi: 10.1007/s11756-021-00837-3
16. Demidchik V. Mechanisms of oxidative stress in plants: from classical chemistry to cell biology // Environmental and Experimental Botany. 2015. Vol. 109. P. 212. doi: 10.1016/j.envexpbot.2014.06.021
17. 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 Biol. 2015. P. 170. doi: 10.1186/s12870-015-0546-x
18. Noctor G., Lelarge-Trouverie C., Mhamdi A. The metabolomics of oxidative stress // Phytochemistry. 2015. Vol. 112. P. 33. doi: 10.1016/j.phytochem.2014.09.002
19. Anjum N. A., Sharma P., Gill S. S. [et al.]. Catalase and ascorbate peroxidase-representative H₂O₂-detoxifying heme enzymes in plants // Environmental Science and Pollution Research. 2016. Vol. 23. P. 19002–19029. doi: 10.1007/s11356-016-7309-6
20. Sharma I., Ahmad P. Catalase: A Versatile Antioxidant in Plants // Oxidative Damage to Plants: Antioxidant Networks and Signaling. 2014. P. 131–148. doi: 10.1016/B978-0-12-799963-0.00004-6
21. Миннибаева 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.
22. Kawano T. Roles of the reactive oxygen species-generating peroxidase reactions in plant defense and growth induction // Plant Cell Reports. 2003. Vol. 21. P. 829–837. doi: 10.1007/s00299-003-0591-z
23. Xie X., He Z., Chen N. [et al.]. The roles of environmental factors in regulation of oxidative stress in plants. // BioMed Research International. 2019. Vol. 2019. P. 1–11. doi: 10.1155/2019/9732325

References

1. Chetina O.A., Eremchenko O.Z., Pakhorukov I.V. Accumulation of low-molecular compounds as a response of plants to technogenic salinization. *Ekologiya* = Ecology. 2023;(2):94–102. (In Russ.). doi: 10.31857/S036705972302004X

2. 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;53(4):512–522. doi: 10.1134/S1064229320040055
3. Shavrukov Y., Hirai Y. Good and bad protons: genetic aspects of acidity stress responses in plants. *Journal of Experimental Botany*. 2016;67:15. doi: 10.1093/jxb/erv437
4. Bhuyan M.H.M.B., Hasanuzzaman M., Mahmud J.A. et al. Morphophysiological and biochemical responses of *Triticum aestivum* L. to extreme pH: Coordinated actions of antioxidant defense and glyoxalase systems. *Plants*. 2019;24. doi: 10.3390/plants8010024
5. Ivanishchev V.V., Evgrashkina T.N., Boykova O.I., Zhukov N.N. Soil salinization and its impact on plants. *Izvestiya Tul'skogo gosudarstvennogo universiteta. Nauki o zemle* = Proceedings of Tula State University. Earth sciences. 2020;(3):28–42. (In Russ.)
6. Mal'tseva A.D., Chetina O.A. Changes in water content in plant leaves under salinity conditions and different pN levels. *Simbioz-Rossiya 2022: sb. st. XIII Mezhdunar. konf. uchenykh-biologov* = Symbiosis-Russia 2022: proceedings of the 13th International conference of scientists of biology. Perm, 2023:559–564. (In Russ.)
7. Miller G., Suzuki N., Ciftci-Yilmaz S., Mittler R. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses. *Plant, Cell and Environment*. 2010;33:453–467. doi: 10.1111/j.1365-3040.2009.02041.x
8. Sagisaka S. The occurrence of peroxide in a perennial plant *Populus gelrica*. *Plant Physiology*. 1976;57(2):308–309. doi: 10.1104/pp.57.2.308
9. Voskresenskaya O.L., Alyabysheva E.A., Polovnikova M.G. *Bol'shoy praktikum po bioekologii* = A large practical course on bioecology. Yoshkar-Ola: Mar. gos. un-t, 2006:107. (In Russ.)
10. Ermakov A.I., Arasimovich V.V., Yarosh N.P. et al. *Metody biokhimicheskogo issledovaniya rasteniy* = Methods of biochemical research of plants. Leningrad: Agropromizdat, Leningr. otd-nie, 1987:430. (In Russ.)
11. Belozeroва A.A. Bome N.A. Study of the response of spring wheat to salinity by the variability of morphometric parameters of seedlings. *Fundamental'nye issledovaniya* = Fundamental research. 2014;(12):300–306. (In Russ.)
12. Pascaru A., Giorgievici A.S., Gaman C.D. et al. Gaman Sodium chloride effect on rye (*Secale cereale*). *Horticulture, Forestry and Biotechnology*. 2014;18(4):147–150.
13. Yousufinia M., Ghasemian A., Safalian O., Asadi A. The effect of NaCl on the growth and K⁺ content of barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivares. *Annals of Biological Research*. 2013;4(1):80–85.
14. Abdel Latef 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;7:243. doi: 10.3389/fpls.2016.00243
15. Ekta Singh A.K., Pandey D.M. Co-expression network analysis of acidic-responsive genes in *Arabidopsis thaliana* signifies hub genes expression and their key role assessment for acidity tolerance in *Oryza sativa* L. *Biologia*. 2021;76:3175–3190. doi: 10.1007/s11756-021-00837-3
16. Demidchik V. Mechanisms of oxidative stress in plants: from classical chemistry to cell biology. *Environmental and Experimental Botany*. 2015;109:212. doi: 10.1016/j.envexpbot.2014.06.021
17. 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 Biol*. 2015:170. doi: 10.1186/s12870-015-0546-x
18. Noctor G., Lelarge-Trouverie C., Mhamdi A. The metabolomics of oxidative stress. *Phytochemistry*. 2015;112:33. doi: 10.1016/j.phytochem.2014.09.002
19. Anjum N.A., Sharma P., Gill S.S. et al. Catalase and ascorbate peroxidase-representative H₂O₂-detoxifying heme enzymes in plants. *Environmental Science and Pollution Research*. 2016;23:19002–19029. doi: 10.1007/s11356-016-7309-6
20. Sharma I., Ahmad P. Catalase: A Versatile Antioxidant in Plants. *Oxidative Damage to Plants: Antioxidant Networks and Signaling*. 2014:131–148. doi: 10.1016/B978-0-12-799963-0.00004-6

21. Minibaeva F.V., Gordon L.X. Superoxide production and extracellular peroxidase activity in plant tissues under stress. *Fiziologiya rasteniy* = Plant physiology. 2003;50(3):459–464. (In Russ.)
22. Kawano T. Roles of the reactive oxygen species-generating peroxidase reactions in plant defense and growth induction. *Plant Cell Reports*. 2003;21:829–837. doi: 10.1007/s00299-003-0591-z
23. Xie X., He Z., Chen N. et al. The roles of environmental factors in regulation of oxidative stress in plants. *BioMed Research International*. 2019;2019:1–11. doi: 10.1155/2019/9732325

Информация об авторах / Information about the authors

Оксана Александровна Четина

кандидат биологических наук, доцент,
заведующий кафедрой физиологии
растений и экологии почв,
Пермский государственный
национальный исследовательский
университет
(Россия, г. Пермь, ул. Букирева, 15)
E-mail: chetoks@gmail.com

Oksana A. Chetina

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

Наталья Сергеевна Жуланова

магистрант,
Пермский государственный
национальный исследовательский
университет
(Россия, г. Пермь, ул. Букирева, 15)
E-mail: ZhulanovaNatalia@yandex.ru

Natalia S. Zhulanova

Master's degree student,
Perm State National Research University
(15 Bukireva street, Perm, Russia)

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов /

The authors declare no conflicts of interests.

Поступила в редакцию / Received 27.06.2025

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 22.08.2025

Принята к публикации / Accepted 03.09.2025