

ИЗМЕНЕНИЯ В СОДЕРЖАНИИ ИОНОВ Cl⁻, Na⁺ И ВОДЫ В ЛИСТЬЯХ ПШЕНИЦЫ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ЗАСОЛЕНИЯ И ЩЕЛОЧНОСТИ

А.К. Арисова, О.З. Еремченко

ФГАОУ ВО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»
Поступила в редакцию 12.10.2022 г.

Аннотация. Солевой и щелочной стресс рассматривают как разные типы стресса. В условиях щелочного засоления поступление ионов и воды в растения зависит не только от концентрации солей, воздействует и неблагоприятная реакция растворов, нарушающая мембранные процессы. Цель исследований – в условиях двухфакторного эксперимента оценить влияние засоления и щелочности на изменчивость содержания Cl⁻, Na⁺ и воды в листьях пшеницы.

В корневую среду пшеницы мягкой яровой (*Triticum aestivum* L.) внесли растворы NaCl (30 мМ, 70 мМ, 100 мМ, 150 мМ) с разной реакцией среды (7, 8, 9, 10 pH). Через 1, 4, 24 и 48 ч провели отбор растительных проб. Ионы Na⁺ и Cl⁻ извлекали из сухой массы листьев водной вытяжкой; Na⁺ определяли на пламенном фотометре, ионы Cl⁻ – меркурометрическим методом. Содержание воды в листьях изучали весовым методом. Замеры высоты и массы растений провели через 24 и 48 ч после стресс-воздействия. Полученные данные обработаны двухфакторным дисперсионным анализом с повторными измерениями и определением силы влияния факторов по Снедекору (при уровне значимости P<0,05).

Через 1 ч после стресс-воздействия показатель влияния концентрации NaCl на изменчивость содержания Na⁺ в листьях пшеницы составлял 18%; накопление Cl⁻ в большей степени зависело от щелочности, чем от воздействия соли. Изменчивость содержания ионов через 4 ч примерно в равной степени определялась засолением и щелочностью; показатели влияния факторов составляли от 22 до 30%. Спустя сутки на варьирование количества хлорид-ионов в равной степени (27-29%) влияли концентрация NaCl и pH, но содержание Na⁺ не зависело от действия обоих факторов.

Изменчивость содержания воды в листьях пшеницы зависела от концентрации NaCl на 18-19%. Показатели влияния факторов и взаимного их действия на морфометрические показатели пшеницы не превышали 6%.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., солевой и щелочной стресс, двухфакторный эксперимент, накопление Na⁺ и Cl⁻, содержание воды

Солевой стресс и механизмы толерантности растений к засолению в настоящее время остаются в центре внимания исследователей [1-3]. В природных почвах засоление может сопровождаться щелочной реакцией среды; ответная реакция растений на щелочное засоление изучена недостаточно [4-6].

Солевой и щелочной стресс рассматривают как разные типы стресса. Эксперименты по сравнительному воздействию на подсолнечник и пшеницу нейтральных (NaCl+Na₂SO₄) и щелочных солей (NaHCO₃+Na₂CO₃) показали, что при солевом стрессе в большей степени нарушены фотосинтетические показатели, снижены рост листьев и корней. Под воздействием щелочных солей

уменьшалась продукция сахара и аминокислот, ингибировался гликолиз. Отличительной особенностью щелочного засоления стало влияние на метаболизм органических кислот, что необходимо для преодоления дисбаланса зарядов [5-8].

В условиях солевом стрессе транспорт ионов и воды в растения зависит не только от концентрации солей в корневой среде, воздействует и неблагоприятная реакция растворов, нарушающая мембранные процессы. Щелочность приводит к недостатку протонов и нарушению градиента трансмембранного электрохимического потенциала в растительной клетке [4-8].

Отмечают определенные трудности в отделении эффекта засоления от воздействия щелочности [9, 10]. По мнению ряда исследователей

более ясную картину адаптационных изменений растений под воздействием нескольких факторов внешней среды можно выстроить на основе статистических методов [6, 11, 12].

Цель наших исследований – в условиях двухфакторного эксперимента оценить влияние засоления и щелочности на изменчивость содержания ионов Cl^- , Na^+ и воды в листьях пшеницы.

МЕТОДИКА ЭКСПЕРИМЕНТА

Исследования были проведены в двухфакторном эксперименте с комбинированным воздействием $NaCl$ -засоления (30 мМ, 70 мМ, 100 мМ, 150 мМ) и щелочности (7, 8, 9, 10 pH) (Таблица 1). В качестве объекта использовали пшеницу мягкую яровую (*Triticum aestivum* L.) сорта Горноуральский.

Таблица 1

Схема эксперимента

NaCl 0 мМ pH 7	NaCl 0 мМ pH 8	NaCl 0 мМ pH 9	NaCl 0 мМ pH 10
NaCl 30 мМ pH 7	NaCl 30 мМ pH 8	NaCl 30 мМ pH 9	NaCl 30 мМ pH 10
NaCl 70 мМ pH 7	NaCl 70 мМ pH 8	NaCl 70 мМ pH 9	NaCl 70 мМ pH 10
NaCl 110 мМ pH 7	NaCl 110 мМ pH 8	NaCl 110 мМ pH 9	NaCl 110 мМ pH 10
NaCl 150 мМ pH 7	NaCl 150 мМ pH 8	NaCl 150 мМ pH 9	NaCl 150 мМ pH 10

Растения выращивали в контейнерах размером 16 x 12 x 7 см на вермикулите в течение 7 дней, затем в корневую среду вносили растворы с определенной концентрацией соли и разной реакцией среды. Реакцию среды у растворов регулировали внесением раствора $NaOH$, контролировали pH на приборе «Экотест-120». Концентрация натрия в незасоленных щелочных вариантах опыта находилась в пределах 2-5 мМ.

Содержание засоряющих ионов в пшенице исследовали через 1, 4 и 24 ч после стресс-воздействия. Листья растений отбирали по всей площади контейнера. Свободные ионы Na^+ и Cl^- извлекали из сухой массы листьев водной вытяжкой; Na^+ определяли на пламенном фотометре, ионы Cl^- - меркурометрическим методом [13]. Биологическая повторность определения содержания ионов Na^+ и Cl^- – трехкратная.

Содержание воды в листьях растений изучали весовым методом через 24 ч и 48 ч после стресс-воздействия. Отбирали в каждом варианте опыта по пять растений в шестикратной повторности. Содержание воды определяли весовым методом

после высушивания при температуре 60°С (до постоянного веса).

Высоту и сырую массу надземной части растений замерыли через 24 и 48 ч после стресс-воздействия в 25-кратной повторности.

Данные эксперимента обработаны однофакторным дисперсионным непараметрическим методом (критерий Краскела — Уоллиса), а также двухфакторным дисперсионным анализом с повторными измерениями и определением силы влияния факторов по Снедекору (при уровне значимости $P < 0,05$). Установленные показатели влияния позволили оценить вклад каждого фактора и взаимного их действия в изменчивость содержания ионов и воды, высоты и массы растений в условиях солщелочного стресса. В рисунках приведены средние арифметические биологических повторностей и их стандартные ошибки.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Хлорид-ионы относятся к элементам минерального питания растений, но при избыточном накоплении в клетках они становятся токсичными [14]. В наших опытах через 1 ч после стресс-воздействия под влиянием хлоридно-натриевого засоления на фоне нейтральной реакции среды повышенное накопление Cl^- в листьях пшеницы отмечено в вариантах с засолением 30, 70, 110 мМ $NaCl$, при этом наибольшая концентрация хлорид-ионов проявилась при содержании в корневой среде 70 мМ $NaCl$ (Рис. 1). При засолении в пассивном транспорте Cl^- через мембраны участвуют различные анионные каналы [1, 3]. По-видимому,

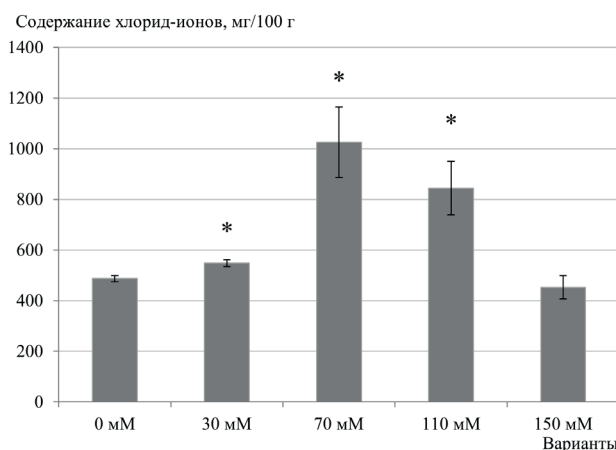


Рис. 1. Влияние засоления $NaCl$ в вариантах с нейтральной реакцией среды на содержание хлорид-ионов в листьях пшеницы через 1 ч после стресс-воздействия, мг/100 г сухой массы. Обозначения: * – отличия от контроля статистически достоверны при $P < 0,05$

с ростом концентрации соли в корневой среде накопление хлорид-ионов в листьях направлено на снижение водного потенциала вакуолярного сока. Неорганические ионы рассматриваются как «дешевые осмотики», позволяющие растению поглощать воду даже при отсутствии транспирации [15]. При умеренной солености корневой среды токсичность ионов в цитозоле гликофитов не считается проблематичной [10].

Через 4 ч и 24 ч значимое накопление хлорид-ионов проявилось только у растений в варианте опыта $NaCl$ 70 мМ + pH 7 (Рис. 2). На более высоком уровне засоления растения не отличались по этому показателю от контрольного уровня. Таким образом, во все периоды наблюдений вариант с наибольшим засолением (150 мМ $NaCl$) по накоплению хлорид-ионов не отличался от контрольных значений. Установлено, что гликофиты предотвращают накопление Cl^- в клетке при концентрации 100–150 мМ засоряющих ионов в корневой среде [10]. Ионный гомеостаз в растениях обеспечивают механизмы, ограничивающие активность каналов поступления токсичных ионов в клетки, и усиливающих работу каналов, выводящих ионы из клеток [16]; при этом проблему осморегуляции в цитозоле может решить накопление низкомолекулярных органических соединений [1]. По-видимому, отсутствие накопления хлорид-ионов в варианте с наибольшим засолением корневой среды свидетельствует об эффективности механизмов, обеспечивающих нетоксичный уровень содержания Cl^- в листьях пшеницы.

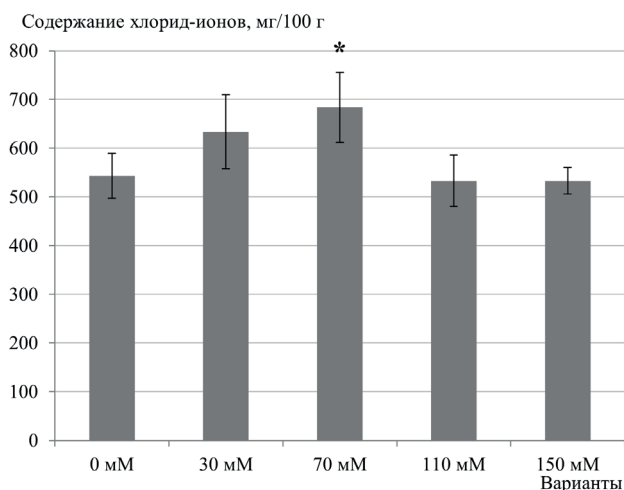


Рис. 2. Влияние засоления $NaCl$ в вариантах с нейтральной реакцией среды на содержание хлорид-ионов в листьях пшеницы через 24 ч после стресс-воздействия, мг/100 г сухой массы. Обозначения: * – отличия от контроля статистически достоверны при $P < 0.05$

В вариантах с высокой щелочностью (9 pH и 10 pH) и высоким засолением (110 и 150 мМ $NaCl$) во все периоды наблюдений прослежено снижение содержания хлорид-ионов в листьях относительно засоленных вариантов с нейтральной реакцией среды (Рис. 3, 4). Отмеченное снижение концентрации хлорид-ионов в листьях пшеницы в условиях солщелочного стресса может быть обусловлено не только барьерной функцией корня. Щелочность препятствует усвоению растением неорганических анионов, в том числе, ионов Cl^- [7].

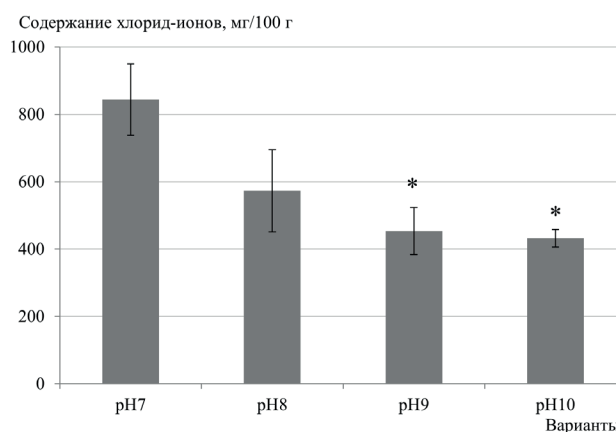


Рис. 3. Влияние щелочности в незасоленных вариантах опыта на содержание хлорид-ионов в листьях пшеницы на фоне засоления 110 мМ $NaCl$ через 1 ч после стресс-воздействия, мг/100 г сухой массы. Обозначения: * – отличия от варианта с pH 7 статистически достоверны при $P < 0.05$

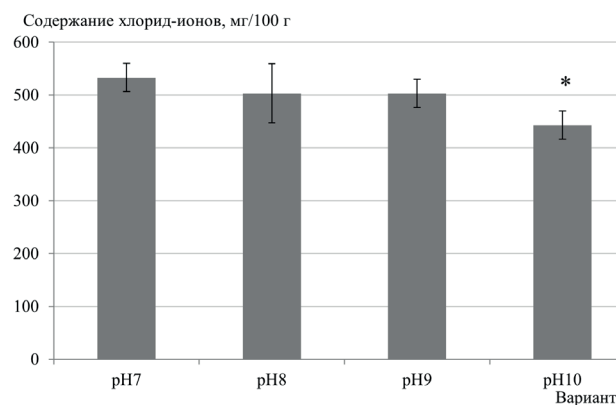


Рис. 4. Влияние щелочности в незасоленных вариантах опыта на содержание хлорид-ионов в листьях пшеницы на фоне засоления 150 мМ $NaCl$ через 24 ч после стресс-воздействия, мг/100 г сухой массы. Обозначения: * – отличия от варианта с pH 7 статистически достоверны при $P < 0.05$

В остальных вариантах опыта, кроме выше описанных, по результатам однофакторного дисперсионного анализа не установлено закономер-

ных изменений в накоплении Cl^- , что, вероятно, обусловлено нарушением мембранных процессов и транспорта ионов под воздействием щелочных растворов [6, 17].

Согласно результатам двухфакторного анализа в первый час развития стресса изменчивость содержания хлорид-ионов в большей степени зависела от величины pH, чем от концентрации солей (Таблица 1). Через 4 и 24 ч влияние засоления увеличилось, и показатели влияния обоих факторов на изменчивость накопления Cl^- становятся относительно равными (22-29%). Взаимное действие факторов на варьирование содержания хлорид-ионов оказалось менее существенным – в пределах 2%. Таким образом, щелочность и засоление корневой среды уже в первый час после стресс-воздействия становятся фактором, влияющим на поступление хлорид-ионов в листья пшеницы.

В вариантах опыта с изменением одного фактора на фоне постоянной величины другого фактора не прослежено закономерных изменений в содержании свободных ионов Na^+ . Известно, что растения способны до определенных пределов поддерживать ионный гомеостаз и предотвращать накопление токсичных ионов Na^+ в цитоплазме [1, 16]. Установлено, что концентрация Na^+ в пшенице не коррелирует с толерантностью к засолению [10].

По результатам двухфакторного анализа в первый час наблюдений концентрация NaCl в корневой среде определяла изменчивость содержания Na^+ в листьях на 18% (Таблица 2). Значимого влияния щелочности в этот период наблюдений не установлено. Одновременно показатель взаимного действия факторов на варьирование количества Na^+ составил 11%; что может быть обусловлено тем, что щелочная реакция среды нарушает мембранные процессы в клетках и может привести к неконтрольному транспорту ионов в растения [6, 17]. Через 4 ч факторная нагрузка на изменчивость содержания Na^+ в листьях пшеницы возрос-

Таблица 2

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа содержания свободных ионов Cl^- и Na^+ в пшенице в зависимости от NaCl-засоления (фактор NaCl), щелочности (фактор pH) и взаимном их действии (NaCl × pH)

Срок наблюдений	Показатель	Факторы, показатель влияния (%)		
		NaCl	pH	NaCl × pH
1 час	Cl^-	19	27	2
	Na^+	18	-	11
4 час	Cl^-	22	25	2
	Na^+	28	30	5
24 час	Cl^-	27	29	-
	Na^+	-	-	-

Примечание. « - » – отсутствие значимого влияния факторов.

ла до 28-30%; одновременно несколько снизилось взаимное действие засоления и щелочности.

В последний период наблюдений не установлено значимого влияния факторов на процессы поступления Na^+ в листья пшеницы. По-видимому, через сутки восстанавливается ионный гомеостаз благодаря регулированию активности каналов, по которым ионы натрия поступают или выводятся из клеток [3, 18].

На фоне нейтральной реакции среды через 24 ч после стресс-воздействия содержание воды в листьях пшеницы было понижено в вариантах опыта с концентрацией NaCl более 70 мМ, по сравнению с контрольным уровнем (Рис. 5). Эти данные соответствуют первой стадии солевого стресса, связанного преимущественно с нарушением осморегуляции. В уменьшении доступности воды заключается основная причина подавления роста растений [1, 3].

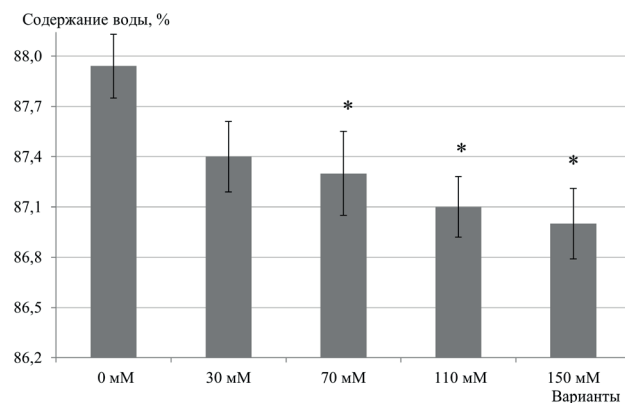


Рис. 5. Влияние засоления NaCl в вариантах опыта с нейтральной реакцией среды на содержание воды в листьях пшеницы через 24 ч после стресс-воздействия. Обозначения: * – отличия от контроля статистически достоверны при $P < 0.05$

Через 48 ч в вариантах опыта NaCl 70-150 мМ на фоне нейтральной реакции растения отличались повышенным содержанием воды относительно контрольных растений (Рис. 6). Некоторое накопление воды на фоне засоления свидетельствует об эффективной осморегуляции растений, в основе которой находятся снижение устьичной проводимости листьев и увеличение концентрации осмотически активных веществ [1, 3, 19].

Менее определенным было влияние щелочности на количество воды в листьях растений. В незасоленном варианте опыта через 24 ч после внесения щелочных растворов в корневую среду у пшеницы не установлено определенных изменений в содержании воды. Некоторая тенденция к снижению оводненности на фоне pH 10 не

обоснована математически (Рис. 7). Но через 48 ч в варианте опыта с наибольшей щелочностью количество воды в листьях увеличилось и превысило контрольный уровень (Рис. 8). Некоторое накопление воды в листьях пшеницы может быть обусловлено концентрацией таких осмотически активных веществ, как органические кислоты. Накопление органических кислот предложено рассматривать в качестве важнейшей ответной реакции растений на щелочной стресс. Метаболизм органических кислот имеет значение в осмотической регуляции и рН-гомеостазе [8, 20, 21].

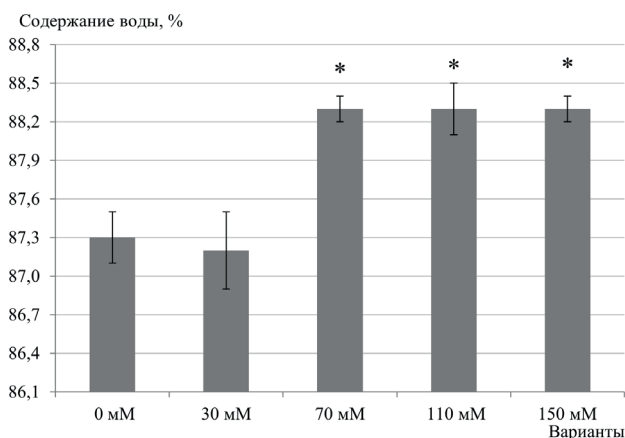


Рис. 6. Влияние засоления NaCl в вариантах опыта с нейтральной реакцией среды на содержание воды в листьях пшеницы через 48 ч после стресс-воздействия. Обозначения: * – отличия от контроля статистически достоверны при $P < 0.05$

По результатам двухфакторного анализа в оба срока наблюдений изменчивость содержания воды зависела от засоленности корневой среды на 18-19% (Таблица 3), при этом значимого воздействия щелочности не установлено.

В первые двое суток развития стресса наблюдали не всегда определенные колебания высоты и, особенно, массы растений по вариантам опыта (Таблица 4). По-видимому, влияние на растения гра-

даций одного из факторов зависит от того, на фоне какой градации другого фактора оно проявляется.

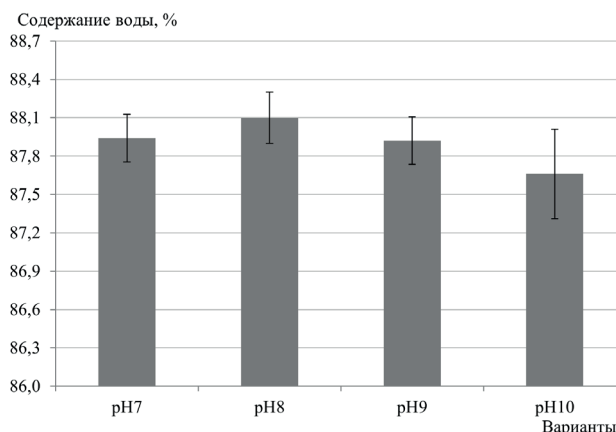


Рис. 7. Влияние щелочности в незасоленных вариантах опыта на содержание воды в листьях пшеницы через 24 ч после стресс-воздействия, %; * – значимые различия с вариантом опыта pH 7 при $P < 0.05$

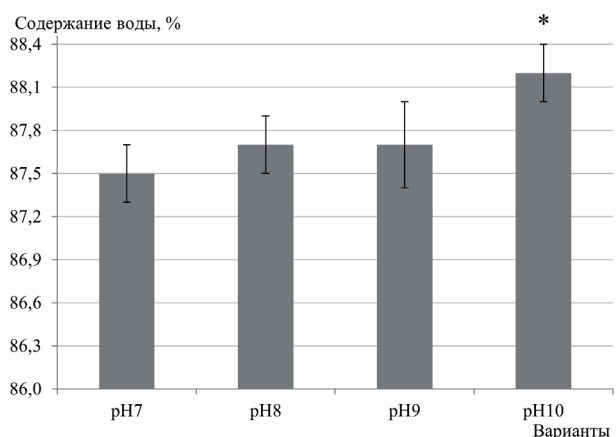


Рис. 8. Влияние щелочности в незасоленных вариантах опыта на содержание воды в листьях пшеницы через 48 ч после стресс-воздействия, %; * – значимые различия с вариантом опыта pH 7 при $P < 0.05$

Двухфакторный анализ показал, что через 24 ч после стресс-воздействия варьирование массы

Таблица 3

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа содержания воды, высоты и сырой массы пшеницы в зависимости от NaCl-засоления (фактор NaCl), щелочности (фактор pH) и взаимном их действии (NaCl × pH)

Срок наблюдений	Показатель	Факторы, показатель влияния (%)		
		NaCl	pH	NaCl × pH
24 час	Содержание воды	18	-	-
	Высота растений	-	-	-
	Масса растений	6	-	-
48 час	Содержание воды	19	-	-
	Высота растений	6	-	6
	Масса растений	6	5	5

Таблица 4

Высота пшеницы через 48 ч после стресс-воздействия, см

Вариант	pH 7	pH 8	pH 9	pH 10
NaCl 0 мМ	18.0	17.5	18.2	17.8
NaCl 30 мМ	17.9	17.4	17.6	17.4
NaCl 70 мМ	17.1	16.4	16.0	15.8
NaCl 110 мМ	16.4	17.3	15.7	16.8
NaCl 150 мМ	15.7	16.7	15.5	15.2
НСР ₀₅ =0.9 см				

растений от концентрации соли зависело на 6%. (Таблица 3). Через 48 ч показатели влияния каждого фактора и взаимного их действия на морфометрию растений составляли по 5-6%.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Двухфакторный эксперимент показал, что в условиях солевщелочного стресса изменчивость содержания ионов Na⁺ и Cl⁻ в листьях пшеницы определялась засолением и щелочностью на 29-63%. Через 24 ч после стресс-воздействия отмечено отсутствие факторной нагрузки на варьирование количества ионов Na⁺. Изменчивость содержания воды в листьях пшеницы зависела от концентрации NaCl на 18-19%.

Показатели влияния факторов и взаимного их действия на морфометрические показатели пшеницы не превышали 6%; вероятно, за 24-48 ч изменение свойств корневой среды не успело в полной мере проявиться в интегральных показателях развития растений.

Отмечено взаимное действие засоления и щелочности на изменение содержания Na⁺, Cl⁻ и воды, высоты и массы растений, обусловленное, по-видимому, тем, что влияние на пшеницу градаций одного из них зависит от того, на фоне какой градации другого фактора оно проявляется.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Веселов Д.С., Маркова И.В., Кудоярова Г.Р. // Успехи современной биологии. 2007. Т. 127. № 5. С. 482-493.
2. Volkov V., Beilby M.J. // *Frontiers in Plant Science*. 2017. Vol. 8, p.1795.
3. Arif Y., Singh P., Siddiqui H., Bajguz A., Hayat S. // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2020. Vol. 156. pp. 64-77.

Пермский государственный национальный исследовательский университет

*Арисова А.К., аспирант кафедры физиологии растений и экологии почв

E-mail: nast483@bk.ru

4. Лобанова Т.Н., Жуков Н.Н., Бойкова О.И., Иванищев В. В. // *Известия ТулГУ. Естественные науки*. 2015. № 4. С. 273-282.

5. Guo R, Shi L, Yan C, Zhong X, Gu F, Liu Q, Xia X., Li H. // *BMC Plant Biol*. 2017. Vol. 17(1), p.41.

6. Guo R., Yang Z., Li F., Yan C., Zhong X, Liu Q., Xia X., Li H., Zhao L. // *BMC Plant Biol*. 2015. Vol. 15 (1), pp. 1-13.

7. Yang C.W., Shi D.C., Wang D.L. // *Plant Growth Regul*. 2008. Vol. 56, pp. 179-190.

8. Liu J., Shi D.C. // *Photosynthetica*. 2010. Vol. 48 (1), pp. 127-134.

9. Singh R.K., Mishra B., Chauhan M.S., Yeo A.R., Flowers S.A. Flowers T.J. // *The Journal of Agricultural Science*. 2002. Vol. 139 (3). pp.327-333.

10. Genc Y., Cheong J., Oldach K., Sutton T., Taylor J., Lyons G., Li Y., Appelbee M. // *Front. Plant Sci*. 2019. Vol. 10. p. 1280.

11. Shi D., Wang, D. // *Plant and soil*. 2005. pp.15-26.

12. Иванищев В.В., Евграшкина Т.Н., Бойкова О.И., Жуков Н.Н. // *Известия ТулГУ. Науки о Земле*. 2020. № 3. С. 28-42.

13. Кусакина М.Г., Суворов В.И., Чудинова Л.А. Большой практикум «Биохимия». Лабораторные работы: учеб. пособие. Пермь, 2012. 148 с.

14. Flowers T.J., Munns R., Colmer T.D. // *Annals of Botany*. 2015. Vol. 115 (3), pp. 419-431.

15. Орлова Ю.В., Майорова О.В., Халилова Л.А., Мясоедов Н.А., Неделяева О.И., Попова Л.Г., Балнокин Ю.В. // *Известия Уфимского научного центра РАН*. 2018. № 3-4. С. 107-114.

16. Amin I., Rasool S., Mir M.A., Wani W., Masoodi K.Z., Ahma P. // *Physiologia Plantarum*. 2021. Vol. 171(4), pp.578-594.

17. Zhang H., Liu X.-L., Zhang R.-X., Yuan H.-Y., Wang M.-M., Yang H.-Y., Ma H.-Y., Liu D., Liang Z.-W., Jiang C.-J. // *Front. Plant Sci*. 2017. Vol. 8, p. 1580.

18. Maathuis F., Ahmad I., Patishtan J. // *Front. Plant Sci*. 2014. Vol. 5, p.467.

19. Roy S.J., Negrão S., Tester M. // *Current opinion in Biotechnology*. 2014. Vol. 26, pp.115-124.

20. López-Bucio J., Nieto-Jacobo, M.F., Ramírez-Rodríguez V., Herrera-Estrella L. // *Plant Sci*. 2000. Vol.160, pp. 1-13.

21. Yang C.W., Wang P., Li C.Y., Shi D.C., Wang D.L. // *Photosynthetica*. 2008. Vol. 46(1), pp. 107-114.

Perm State National Research University

Arisova A. K. post-graduate student of Plant Physiology and Soil Ecology Department

E-mail: nast483@bk.ru

Еремченко О.З., доктор биологических наук,
профессор кафедры физиологии растений и эко-
логии почв

E-mail: eremch@psu.ru

Eremchenko O. Z., PhD., DSci., Full Professor,
Plant Physiology and Soil Ecology Department
E-mail: eremch@psu.ru

SALINITY AND ALKALINITY INDUCED CHANGES IN THE CONCENTRATION OF THE Cl⁻ AND Na⁺ IONS AND WATER CONTENT IN WHEAT LEAVES

A.K. Arisova, O.Z. Eremchenko

Perm State University

Abstract. Salinity and alkalinity are considered as two distinct types of stress. Under conditions of alkaline salinity, the supply of ions and water to the plant depends not only on the concentration of salts in the root medium, but also on unfavorable pH of the solutions that disrupt membrane processes. The aim of the study is to evaluate in a two-factor experiment the effect of salinity and alkalinity on the variability of Cl⁻, Na⁺ and water content in wheat leaves.

The root medium of soft spring wheat (*Triticum aestivum* L.) was exposed to NaCl solutions (30 mM, 70 mM, 100 mM, 150 mM) with different pH (7, 8, 9, 10). Plant samples were harvested 1h, 4h, 24h and 48h after exposure to stress. Free Na⁺ and Cl⁻ ions were extracted from the dry mass of leaves by the reaction of aqueous extract; Na⁺ content was measured using a flame photometer, Cl⁻ ions were determined by the mercurimetric method. The water content of leaves was studied by the gravimetric method. Plants' height and weight were measured 24h and 48 h after exposure to stress. The data were processed in a two-way analysis of variance with repeated measurements and the determination of the strength of the influence of factors according to Snedecor (a p-value <0.05 is considered to be statistically significant).

After 1h of stress exposure the influence of NaCl concentration on Na⁺ content was 18%; accumulation of Cl⁻ predominantly depended on alkalinity and not salinity. After 4h the variability of ion content was equally influenced by salinity and alkalinity; the influence of these factors ranged from 22 to 30%. A day later, the variation in the amount of chloride ions was equally (27–29%) affected by the concentration of NaCl and pH, but the content of Na⁺ did not depend on both factors.

The variation in the water content in wheat leaves was dependent on NaCl concentration for 18–19%. The influence of salinity, alkalinity and its combined effect on morphometric parameters of wheat leaves did not exceed 6%.

Keywords: *Triticum aestivum* L., salinity and alkalinity induced stress, two-factor experiment, Na⁺ and Cl⁻ accumulation, water content.

REFERENCES

1. Veselov D.S., Markova I.V., Kudoyarova G.R., Uspekhi sovremennoi biologii, 2007, Vol. 127, No. 5, pp. 482-493.
2. Volkov V., Beilby M.J., Frontiers in Plant Science, 2017, Vol. 8, p.1795.
3. Arif Y., Singh P., Siddiqui H., Bajguz A. Hayat S., Plant Physiology and Biochemistry, 2020, Vol. 156, pp. 64-77.
4. Lobanova T.N., Zhukov N.N., Boikova O.I., Ivanishchev V. V., Izvestiya TulGU. Estestvennye nauki, 2015, No. 4, pp. 273-282.
5. Guo R, Shi L, Yan C, Zhong X, Gu F, Liu Q, Xia X., Li H., BMC Plant Biol., 2017, Vol. 17, No. 1, p.41.
6. Guo R., Yang Z., Li F., Yan C., Zhong X, Liu Q., Xia X., Li H., Zhao L., BMC Plant Biol., 2015, Vol. 15, No. 1, pp. 1-13.
7. Yang C.W., Shi D.C., Wang D.L., Plant Growth Regul., 2008, Vol. 56, pp. 179-190.
8. Liu J., Shi D.C., Photosynthetica, 2010, Vol. 48, No. 1, pp. 127–134.
9. Singh R.K., Mishra B., Chauhan M.S., Yeo A.R., Flowers S.A. Flowers T.J., The Journal of Agricultural Science, 2002, Vol. 139, No. 3, pp.327-333.
10. Genc Y., Cheong J., Oldach K., Sutton T., Taylor J., Lyons G., Li Y., Appelbee M., Front. Plant Sci., 2019, Vol. 10, pp. 1280.
11. Shi D., Wang, D., Plant and soil, 2005, pp.15-26.

12. Ivanishchev V.V., Evgrashkina T.N., Boikova O.I., Zhukov N.N., *Izvestiya TulGU. Nauki o Zemle*, 2020, No. 3, pp. 28-42.
13. Kusakina M.G., Suvorov V.I., Chudinova L.A., *Bol'shoi praktikum «Biokhimiya». Laboratornye raboty: ucheb. posobie. Perm'*, 2012, 148 p.
14. Flowers T.J., Munns R., Colmer T.D., *Annals of Botany*, 2015, Vol. 115, No. 3, pp. 419–431.
15. Orlova Yu.V., Maiorova O.V., Khalilova L.A., Myasoedov N.A., Nedelyaeva O.I., Popova L.G., Balnokin Yu.V., *Izvestiya Ufimskogo nauchnogo tsentra RAN*, 2018, No. 3-4. pp. 107-114.
16. Amin I., Rasool S., Mir M.A., Wani W., Masoodi K.Z., Ahma P., *Physiologia Plantarum*, 2021, Vol. 171, No. 4, pp.578-594.
17. Zhang H., Liu X.-L., Zhang R.-X., Yuan H.-Y., Wang M.-M., Yang H.-Y., Ma H.-Y., Liu D., Liang Z.-W., Jiang C.-J., *Front. Plant Sci.*, 2017, Vol. 8, p. 1580.
18. Maathuis F., Ahmad I., Patishtan J., *Front. Plant Sci.*, 2014, Vol. 5, p.467.
19. Roy S.J., Negrão S., Tester M., *Current opinion in Biotechnology*, 2014, Vol. 26, pp.115-124.
20. López-Bucio J., Nieto-Jacobo, M.F., Ramírez-Rodríguez V., Herrera-Estrella L., *Plant Sci.*, 2000, Vol.160, No. 1, pp. 1-13.
21. Yang C.W., Wang P., Li C.Y., Shi D.C., Wang D.L., *Photosynthetica*, 2008, Vol. 46, No. 1, pp. 107–114.