

СОДЕРЖАНИЕ НИЗКОМОЛЕКУЛЯРНЫХ АНТИОКСИДАНТОВ В ОРГАНАХ РАСТЕНИЯ ХРИЗАНТЕМЫ ОВОЩНОЙ В УСЛОВИЯХ НИЗКОЙ ПОЛОЖИТЕЛЬНОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ

М.С. Гинс,^{1,2} член-корреспондент РАН, **В.К. Гинс**,¹ доктор биологических наук, **П.Ф. Кононков**,³ доктор сельскохозяйственных наук, **А.А. Байков**,¹ **В.Ф. Пивоваров**,¹ академик РАН, **Ю.В. Фотев**,⁴ кандидат сельскохозяйственных наук, **Е.М. Гинс**²

¹Федеральный научный центр овощеводства,

143080, Московская область, Одинцовский район, п. ВНИИССОК, ул. Селекционная, 14

²Российский университет дружбы народов, 117198, Москва, ул. Миклухо-Маклая, 6

³Общественная академия нетрадиционных и редких растений,

143080, Московская область, Одинцовский район, п. ВНИИССОК, ул. Селекционная, 14

⁴Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, 630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: anirr@bk.ru

*Использование амперометрического экспресс-метода позволило оперативно измерить и оценить суммарное содержание водо- и спирторастворимых антиоксидантов в экстрактах из растений *Chrysanthemum coronarium* L. Исследовано влияние оптимальных и низких положительных температур на накопление низкомолекулярных антиоксидантов: аскорбиновой кислоты, фенольных соединений, растворимых углеводов, каротиноидов в различных органах хризантемы овощной. В листьях изученных сортов содержание флавоноидов было в два раза выше, чем в стеблях, в то время как уровень накопления конденсированных и полимерных полифенолов в стебле – в 3 раза выше их аккумуляции в листьях. Максимальное суммарное содержание антиоксидантов обнаружено в соцветиях, тогда как в других органах растения их накапливали в 2-3 раза меньше. В условиях гипотермии в ноябре количество аскорбиновой кислоты, фотосинтетических пигментов и суммарное содержание антиоксидантов оставались на более высоком уровне в верхних фотосинтезирующих листьях. Сделан вывод о важной роли низкомолекулярных антиоксидантов в защите клеток растений при действии низких положительных температур.*

THE EFFECT OF LOW POSITIVE TEMPERATURE ON THE CONTENT OF LOW MOLECULAR WEIGHT ANTIOXIDANTS IN THE ORGANS OF A VEGETABLE CHRYSANTHEMUM PLANT

Gins M.S.,^{1,2} **Gins V.K.**,¹ **Kononkov P.F.**,³ **Baikov A.A.**,¹ **Pivovarov V.F.**,¹ **Fotev Yu.V.**,⁴ **Gins E.M.**²

¹Federal Scientific Vegetable Center,

143080, Moscovskaya oblast, Odintsovskiy rayon, p. VNISSOK, ul. Selektionnaya, 14

²Peoples' Friendship University of Russia,

117198, Moskva, ul. Miklucho -Maklaya, 6

³Public Academy of Nontraditional and Rare Plants,

143080, Moscovskaya oblast, Odintsovskiy rayon, p. VNISSOK, ul. Selektionnaya, 14

⁴Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,
630090, Novosibirsk, ul. Zolotodolinskaya, 101

E-mail: anirr@bk.ru

*The use of the rapid amperometric method made it possible to promptly measure and evaluate the total content of water- and ethanol-soluble antioxidants in extracts from *Chrysanthemum coronarium* L. plants. The effect of optimal and low positive temperatures on the accumulation of low molecular weight antioxidants: ascorbic acid, phenolic compounds, soluble carbohydrates, carotenoids in various organs of vegetable chrysanthemum plant were investigated. In the leaves of the studied varieties, the content of flavonoids was two times higher than in the stems, while the accumulation level of condensed and polymeric polyphenols in the stem was three times higher than the level of their accumulation in the leaves. The maximum total antioxidant content was found in the inflorescences, whereas in other organs of the plant they accumulated 2-3 times less. Under the conditions of hypothermia in November, the amount of ascorbic acid, photosynthetic pigments and the total antioxidant content remained at a higher level in the upper photosynthesizing leaves. The data obtained indicate the important role of low molecular weight antioxidants in the protection of plant cells under the action of low positive temperatures.*

Ключевые слова: *Chrysanthemum coronarium* L., суммарное содержание низкомолекулярных антиоксидантов, аскорбиновая кислота, фенольные соединения, углеводы, каротиноиды, окислительный стресс

Key words: *Chrysanthemum coronarium* L., total low-molecular weight antioxidant content, ascorbic acid, phenolic compounds, carbohydrates, carotenoids, oxidative stress

Расширение разнообразия овощного ассортимента в Нечерноземной зоне России путем введения в культуру растений с ценными пищевыми и лекарственными свойствами с последующим внедрением в производство созданных на их основе сортов, адаптированных к новым условиям выращивания, – важная задача овощеводства этого региона. [1,2]. Учитывая его неблагоприятные почвенно-климатические условия, следует обращать внимание на такой показатель растений, как

устойчивость к действию абиотических стрессоров. В связи с этим для рискованной зоны земледелия актуальны исследования, направленные на изучение способности интродуцируемой культуры *Chrysanthemum coronarium* из семейства Asteracea приспосабливаться к новым условиям вегетации.

В странах Юго-Восточной Азии, Китае, Японии, Индии эта пряно-ароматическая культура, обладающая высоким пищевым и фармакологическим свойствами,

широко распространена. Салаты из лепестков цветков, листья и сочные стебли используют в пищу, а в медицине – надземную часть растения для профилактики, например, сердечно-сосудистых заболеваний. Использование хризантемы овощной в качестве лекарственного растения обусловлено высоким содержанием биологически активных соединений с антиокислительной активностью, в том числе фенольных. Из полифенолов интерес представляют флавоноиды и антраценовые производные, особенно оксиантрахиноны, вследствие разнообразного воздействия на функциональные показатели живого организма. Гликозиды кверцетина способствуют снижению уровня холестерина, а летучие соединения растения обладают фитонцидной и антибактериальной активностью [3,4].

Ранее мы отмечали, что хризантема съедобная – экологически пластичное растение, устойчивое к возвратным весенним холодам и осенним пониженным температурам. В Подмоскovie хризантема овощная сорта Узорчатая вегетирует в открытом грунте до глубокой осени, сохраняя зеленую окраску листьев [5]. Эта культура относится к холодостойким растениям. Известно, что при низких температурах в растительной клетке активизируются окислительные процессы, обусловленные повышенной генерацией активных форм кислорода [6]. Процесс адаптации растений к гипотермии можно связать, в том числе, с неспецифическими антиоксидантными свойствами низкомолекулярных соединений, способных к перехвату свободных радикалов и активных форм кислорода [7,8].

Целью работы было изучение состава и содержания низкомолекулярных метаболитов – антиоксидантов в органах растения хризантемы съедобной, обуславливающих ее устойчивость к пониженным температурам.

Методика. Объектом исследования служили растения семейства Asteracea, рода *Glebionis coronaria* L. Cass. Ex. Spach, вида *Chrysanthemum Coronarium* L. Использовали растения хризантемы съедобной (овощной) сортов Узорчатая [9], Янтарная [10] селекции Всероссийского НИИ селекции и семеноводства овощных культур (ВНИИССОК), а также образец хризантемы съедобной – форму 1 из коллекции Новосибирского ботанического сада. Сорта хризантемы съедобной различались по форме листовой пластинки: у сорта Узорчатая – дважды перисто-раздельные узкие желто-зеленые листья, у сорта Янтарная – широкие слегка раздельные светло-зеленые листья. Образец хризантемы съедобной – форма 1 представляет собой промежуточный широколистственный тип листовой пластинки. Выращенное в пленочной теплице ВНИИССОК, это растение имело мощный мясистый сильноветвящийся стебель с сидячими листьями. На одном растении одновременно образовывалось 15-25 языковых и трубчатых цветков, собранных в характерное соцветие – корзинку. У изученных сортов соцветие обрамляется лепестками желтого, иногда белого цвета. Листья имеют специфический терпкий запах, пикантный, напоминающий спаржу вкус.

Материалом исследований служили листья верхнего и нижнего ярусов, стебли, цветки и корни растений. Растения выращивали в открытом грунте ВНИИССОК (Московская область, Одинцово) и в защищенном грунте. Посев семенами проводили рядовым способом, расстояние между растениями составляло 20 см, между рядами – 70 см.

Суммарное содержание антиоксидантов определяли амперометрическим методом. Результат выражали

в эквивалентах галловой кислоты (ГК) – мг • экв. ГК/г. Образцы гомогенизировали в бидистилляте и 96%-ном этаноле, затем центрифугировали. Аликвоту супернатанта использовали для определения содержания антиоксидантов, при необходимости разбавляя. Измерение проводили на приборе «Цвет – Яюза -01-АА» в постоянно токовом режиме [11]. Содержание восстановленной формы аскорбиновой кислоты определяли йодометрическим методом, основанным на титровании аскорбиновой кислоты в окрашенных экстрактах йодатом калия в кислой среде, в присутствии йодистого калия и крахмала [12]. Анализ состава и содержание четырех групп фенольных соединений: простых фенольных и оксигенных кислот, фенилпропаноидов, флавоноидов, конденсированных и полимерных полифенолов в листьях и стеблях проводили по методу [13]. Содержание сахаров определяли по методике, как описано в работе [14].

Результаты и обсуждение. Интерес к вторичным метаболитам, в том числе к низкомолекулярным метаболитам фенольной природы, обусловлен их широким спектром биологической активности. Повышенная способность гидроксильных групп фенольных соединений к окислению сопряжена с активным восстановлением окисленных антиоксидантов, что обеспечивает их быструю регенерацию даже при незначительном количестве веществ фенольной природы. Многие из фенольных соединений проявляют антиокислительную активность, что защищает растение от действия абиогенных и биогенных стрессоров, в том числе реактивирует окисленную форму аскорбиновой кислоты [15,16].

Результаты сравнительного исследования по накоплению фракций фенольных соединений в листьях и стеблях растений хризантемы овощной сортов Узорчатая и Янтарная представлены в табл.1. Листья растений обоих сортов содержали практически одинаковое количество простых фенолов и фенолкарбоновых кислот, в то время как полностью оформленные листья сорта Янтарная – более высокое количество (на 8%) флавоноидов, чем сорта Узорчатая. Содержание кон-

Табл. 1. Фракционный состав и содержание полифенолов (ПФ) в органах растения хризантемы съедобной сортов селекции ВНИИССОК (%/абсолютно сухую массу)

Сорт	Орган	Общая сумма ПФ	Простые ПФ и фенолкарбоновые кислоты		Дифенилпропаноиды (флавоноиды) (±0,11)	Конденсированные и полимерные ПФ (±0,11)
			простые ПФ и оксигенные кислоты (±0,05)	фенилпропаноиды (оксигенные кислоты и их эфиры) (±0,01)		
Узорчатая	Листья	5,15	0,21	0,14	4,39	0,41
	Стебель	4,06	0,33	0,05	2,34	1,34
Янтарная	Листья	5,54	0,24	0,14	4,73	0,43
	Стебель	3,97	0,31	0,05	2,30	1,31

Табл. 2. Суммарное содержание антиоксидантов в водном и спиртовом экстрактах разных органов хризантемы съедобной формы №1 (защищенный грунт)

Образец	ССА, мг экв. ГК / г		
	C ₂ H ₅ OH, 96%		H ₂ O
	октябрь	ноябрь	октябрь
Лепестки	1,42±0,07	1,14±0,06	1,11±0,06
Чашечка с тычинками	1,17±0,06	1,03±0,05	0,73±0,04
Листья верхнего яруса	0,73±0,04	0,65±0,03	0,42±0,02
Листья нижнего яруса	0,40±0,02	0,53±0,03	0,39±0,02
Корни	0,30±0,02	0,28±0,01	0,37±0,02

денсированных и полимерных полифенолов в стеблях этих сортов было почти в 3 раза выше их содержания в листьях, а количество простых фенольных соединений – в 1,3-1,6 раза. В то же время стебли характеризовались более низким содержанием флавоноидов (в 2 раза и более), чем листья. По-видимому, более низкое содержание антиоксидантов – флавоноидов в листьях хризантемы овощной сорта Узорчатая может быть компенсировано большим суммарным содержанием в них водорастворимых низкомолекулярных антиоксидантов.

Эффективность системы антиоксидантной защиты оценивали на основании данных о суммарном содержании низкомолекулярных антиоксидантов в водных экстрактах разных органов растения. Так, у растений сорта Узорчатая в активно фотосинтезирующих листьях верхних ярусов водорастворимых антиоксидантов накапливалось больше, чем в листьях нижнего яруса – 0,72±0,02 и 0,52±0,02 мг • экв. ГК/г соответственно. Следует отметить, что по содержанию суммы антиоксидантов в водных экстрактах верхняя фотосинтезирующая часть стебля была сравнима с нижними листьями, в то время как в нижней части стебля их было более чем в 2 раза меньше. В водном экстракте корня растений сумма антиоксидантов была намного выше - 1,13±0,03 мг • экв. ГК/г, чем в частях стебля и листьях, что свидетельствует о его важной роли в защите надземной части растения при гипотермии. Максимальное количество антиоксидантов обнаружено в зеленых корзинках развивающегося цветка – 2,20±0,07 мг • экв. ГК/г, тогда как в полностью созревших (желтых) оно снижалось на 23%.

Полученные данные указывают на неравномерное распределение низкомолекулярных антиоксидантов по органам растения. Антиоксидантный потенциал защитной системы целого растения формируется из антиоксидантных систем отдельных его органов, и эффективность их функционирования определяет устойчивость растения к действию гипотермии в осенний период.

Анализ суммарного содержания антиоксидантов водного и спиртового экстрактов из органов растения хризантемы съедобной формы 1, выращенного в защищенном грунте и проанализированного в октябре, показал максимальный уровень накопления низкомолекулярных антиоксидантов в спиртовых экстрактах соцветий и листьев верхнего яруса при более низком их количестве в листьях нижнего яруса и корнях (табл.

Табл. 3. Содержание пигментов в цветках и листьях хризантемы съедобной формы №1 (защищенный грунт)

Образец	Хлорофилл, мг/г		Каротиноиды, мг/г	
	октябрь	ноябрь	октябрь	ноябрь
Лепестки	-	-	0,23±0,01	0,26±0,01
Чашечка с тычинками	-	-	0,19±0,01	0,24±0,01
Листья верхнего яруса	1,51±0,08	1,86±0,09	0,50±0,03	0,62±0,03
Листья нижнего яруса	1,60±0,08	0,82±0,04	0,50±0,03	0,29±0,01

2). При понижении температуры в ноябре наблюдали незначительное снижение суммарного содержания антиоксидантов в спиртовых экстрактах соцветий, листьев верхнего яруса и корней, в то время как повышение их количества на 33% – в листьях нижнего яруса. В условиях пониженной температуры реализация растениями стратегии выживания и защиты осуществляется путем неодинакового изменения содержания низкомолекулярных антиоксидантов в отдельных органах, что обусловлено доминирующим развитием генеративных органов. Динамика изменения ССА может свидетельствовать о степени устойчивости растений к стрессу [11,17].

Важные для растения антиоксиданты – каротиноиды обезвреживают различные формы активного кислорода, образующиеся при фотосинтезе, а также участвуют в снижении возбужденных состояний хлорофиллов, выполняя фотозащитную функцию [18]. При понижении температуры в осенний период наблюдали уменьшение содержания суммы хлорофиллов в фотосинтезирующих листьях нижнего яруса, в то время как в листьях верхнего яруса обнаружили существенное увеличение количества зеленого пигмента (табл. 3), а также содержания каротиноидов. Этот эффект, по-видимому, можно связать с разными механизмами адаптации пигментного аппарата листьев-доноров и листьев разного возраста к низкому освещению на фоне понижения температуры. Увеличение содержания хлорофиллов в листьях верхнего яруса может указывать на качественную перестройку светособирающего комплекса, что приводит к повышению устойчивости хлоропластов к окислительному низкотемпературному стрессу.

Компонентами системы антиоксидантной защиты при гипотермии в качестве неспецифических низкомолекулярных антиоксидантов могут служить растворимые углеводы [8,19]. Сахара в растении выполняют многочисленные функции, в том числе защитные, кроме того как источник энергии и предшественник при синтезе метаболитов они необходимы при ультраструктурной и функциональной перестройке клеток в период адаптации в условиях гипотермии [20,21].

Содержание моносахаров в листьях растений хризантемы овощной, выращенной в открытом грунте в октябре и ноябре, уменьшалось постепенно по мере понижения температуры до низких положительных и отрицательных (-1°C). При этом в стеблях растений сортов Узорчатая и Янтарная количество сахаров уменьшилось почти в 2 раза, в то время как в фотосинтезирующих листьях – в 1,3 раза (табл. 4).

Известно, что в результате взаимодействия растворимых углеводов с радикалами и активными формами

Табл. 4. Содержание сахаров (%) и аскорбиновой кислоты – АК (мг%) в листьях и стеблях растений хризантемы овощной сортов Узорчатая и Янтарная (открытый грунт) и в образце форма 1 (защищенный грунт)

Средняя температура	Орган	Узорчатая		Янтарная		форма 1	
		сахара	АК	сахара	АК	сахара	АК
12,2 °С	Листья	1,19±0,09	59,8±4,2	1,06±0,07	51,7±3,7	0,82±0,04	71,2±4,4
	Стебель	2,65±0,40	10,7±0,7	2,80±0,31	12,1±0,8	2,95±0,35	25,2±1,3
6,7 °С	Листья	0,91±0,05	19,9±1,4	0,79±0,03	16,4±1,3	0,62±0,03	35,2±2,1
	Стебель	1,27±0,37	9,2±0,6	1,49±0,10	9,8±0,7	2,05±0,25	15,8±0,9

кислорода могут образовываться стабильные соединения: кислоты, альдегиды, кетоны, циклические лактоны и другие окисленные продукты, которые не относятся к классу углеводов [8]. Вероятно, резкое снижение (почти в 2 раза) в стеблях хризантемы съедобной содержания сахаров можно объяснить расходом их в реакциях свободно-радикального окисления на образование стабильных продуктов или уменьшением оттока сахаров из фотосинтезирующих листьев. В растениях, выращенных в защищенном грунте (форма 1), уровень содержания сахаров снижался в стебле в 1,4 раза, в листьях – в 1,3 раза.

Существенное уменьшение содержания аскорбиновой кислоты в листьях хризантемы (в 2-3 раза) наблюдали при понижении температуры в ноябре (табл. 4), при этом в стеблях оно снижалось не столь значительно (в 1,1-1,6 раза). Возрастание содержания активных форм кислорода при снижении положительных температур привело к быстрому уменьшению концентрации аскорбиновой кислоты, особенно в фотосинтезирующих листьях. Полученные закономерности изменения содержания аскорбиновой кислоты и моносахаров свидетельствуют об их важной роли в защите клеток от окислительного стресса.

В период длительной вегетации холодостойкого растения *Chrysanthemum coronaria* L. в условиях положительных постоянно понижающихся осенних температур, стратегия выживания которого направлена на активное функционирование его надземной части, особенно генеративных органов, формирование устойчивости тесно связано с эффективностью функционирования низкомолекулярных антиоксидантов. Ответные реакции клеток, накапливающих низкомолекулярные антиоксиданты различной природы и структуры в органах этого растения при гипотермии, интегрируются в ответ целого растения, что выражается в ингибировании роста, обусловленного доминирующим развитием генеративных органов.

Хризантему овощную можно использовать в качестве возобновляемого источника сырья для создания стресс-протекторных добавок, которые могут найти применение при профилактике и лечении стресса в составе комплексной антиоксидантной терапии.

Таким образом, полученные данные позволяют связать устойчивость сортов хризантемы овощной к гипотермии с постепенным снижением уровня сахаров, каротиноидов и суммарного содержания водорастворимых антиоксидантов в фотосинтезирующих листьях и соцветиях. Это указывает на важную роль низкомолекулярных антиоксидантов в защите

клеток от активных форм кислорода и свободных радикалов при действии близких к нулю положительных температур.

Устойчивость растений к пониженным температурам и освещенности позволяет выращивать хризантему овощную на зелень с высоким содержанием антиоксидантов в августе-сентябре в открытом грунте, в сентябре-октябре – в пленочной теплице после уборки скороспелых культур. Учитывая короткий вегетационный период – 30-40 суток (срезка растений на пищевые и фармакологические цели), богатый комплекс высокоактивных антиоксидантов, содержащихся в листьях, стеблях и цветках, хризантема овощная пригодна для разработки фитопрепаратов для лечения воспалительных и свободно-радикальных заболеваний и как сырье для создания биологически активной добавки к продуктам питания профилактического и диетического назначения.

Литература

1. Кононков П.Ф., Гинс В.К. Перспективность интродукции в решении проблемы продовольствия // Картофель и овощи. – 1996. – №1. – С.23-24.
2. Романова Е.В., Гинс М.С. Нетрадиционные растения – новые источники питательных веществ и антиоксидантов // Вісник донбасской национальной академии будівництва, архітектури. – 2001. – Вып. 2. – С.9-10.
3. Колесников М.П., Гинс В.К., Кононков П.Ф., Тришин М.Е., Гинс М.С. Оксикантрахиноны и флавоноиды хризантемы съедобной (овощной) // Прикладная биохимия и микробиология. – 2000. – Т.36. – №3. – С. 344-353.
4. Яппарова Э.Н., Полякова Л.Р., Шайнурова Э.И., Хуснетдинова Э.З. Фитонцидная активность и развитие хризантемы съедобной в условиях северного Нечерноземья Башкортостана // Материалы VII Международного симпозиума «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования». – М.: РУДН, 2007. – Т.1. – С.228-231.
5. Гинс М.С., Гинс В.К., Жибарева С.А. Влияние пониженной температуры на состав хризантемы съедобной // Материалы VI Международного симпозиума «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования». – М.: РУДН, 2005. – Т.3. – С.248-250.
6. Kuźniak E. Transgenic plants: An insight into oxidative stress tolerance mechanisms // Acta Physiol Plant. – 2002. – V. 24. – P. 97-113.
7. Chen P.M., Burke M.J., Li P.H. The frost hardiness of several Solanum species in relation to the freezing of water, melting point depression, and tissue water content // Bot. Gaz. – 1976. – V. 137. – P. 313-317.
8. Синькевич М.С., Дерябина А.Н., Трунова Т.И. Особенности окислительного стресса у растений картофеля с измененным углеводным метаболизмом // Физиология растений. – 2009. – Т. 56. – №2. – С. 186-192.
9. Патент Р.Ф. № 4020 от 20.05.2008 г. Хризантема Увенчанная *Glebionis cozonaria* (L.) Cass ex Spach узорчатая. Авторы Гинс В.К., Кононков П.Ф., Тришин М.Е.
10. Авторское свидетельство Р.Ф. № 50934 от

- 14.01.2009 г. Хризантема увенчанная Янтарная. Авторы: Гинс В.К., Беленикин С.В., Гинс М.С., Кононков П.Ф.
11. Гинс М.С., Гинс В.К., Байков А.А., Романова Е.В., Кононков П.Ф., Торрес М.К., Лапо О.А. Методика анализа суммарного содержания антиоксидантов в листовых и листостебельных овощных культурах. – М., 2013. – 40с.
 12. Сапожникова Е.В., Дорофеева Л.С. Определение содержания аскорбиновой кислоты в окрашенных растительных экстрактах йодометрическим методом // Консервная и овощесушильная промышленность. – 1966. – № 5. – С. 29-31.
 13. Гинс М.С., Гинс В.К., Колесников М.П., Кононков П.Ф. и др. Методика анализа фенольных соединений в овощных культурах. – М.: Росинформагротех, 2010. –
 14. Ермаков Е.И. Методы биохимического исследования растений. – Л.: Колос, 1972. – 456 с.
 15. Bors W., Michel C., Schikora S. Interaction of flavonoids with ascorbate and determination of their univalent redox potentials: a pulse radiolysis study // *Free Radic Biol Med.* – 1995. – V. 19. – P. 45-52.
 16. Шкарина Е.И., Максимова Т.В., Никулина И.Н., Лозовская Е.Л., Чумакова З.В., Пахомов В.П., Сапежинский И.И., Арзамасцев А.П. О влиянии биологически активных веществ на антиоксидантную активность фитопрепаратов // *Химико-фармацевтический журнал.* – 2001. – Т. 35. – № 6. – С. 40-47.
 17. Левко Г.Д., Гинс М.С., Здольникова Е.А., Байков А.А., Турушина В.М. Влияние суммарного содержания водорастворимых антиоксидантов в корневищах на зимостойкость сортов ириса садового (*Iris hybrida L.*) // *Овощи России.* – 2016. – № 1 (30). – С. 76-81.
 18. Niyogi K. Photoprotection Revisited: Genetic and Molecular Approaches // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* – 1999. – V50. – P. 333-359.
 19. Синькевич М.С., Сабельникова Е.П., Дерябин А.Н., Астахова Н.В., Дубинина И.М., Бураханова Е.А., Трунова Т.И. Динамика активности инвертаз и содержания сахаров при адаптации // *Физиология растений.* – 2008. – Т. 55. – № 4. – С. 501-506.
 20. Аверьянов А.А., Лапикова В.П. Взаимодействие сахаров с гидроксильным радикалом в связи с фунгитоксичностью выделений листьев // *Биохимия.* – 1989. – Т. 54. – С. 1646-1651.
 21. Трунова Т.И. Растения и низкотемпературный стресс. – М. Наука, 2007. – 60 с.

Поступила в редакцию 02.12.18
 После доработки 22.01.19
 Принята к публикации 04.03.19