











Н.В. Терлецкая^{1,2} , Г.А. Сейтимова^{1,2} , Н.О. Кудрина^{1,2} ,
Р.Н. Айтбеков¹ , А.К. Шокан¹ , Д.М. Ергозова^{1,2} ,
Т.Н. Кобылина^{1,2} , Н.К. Корбозова^{1,2} , А.А. Мамирова^{1,2} ,
Т.Е. Кулманов¹ 

¹Институт генетики и физиологии КН МНВО РК, Казахстан, г. Алматы
²Казахский национальный университет им. аль-Фараби, Казахстан, г. Алматы
*e-mail: teni02@mail.ru

НИЗКАЯ ПОЛОЖИТЕЛЬНАЯ ТЕМПЕРАТУРА КАК ФАКТОР ИЗМЕНЕНИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ МОЛОДЫХ РАСТЕНИЙ ЩАВЕЛЯ

Род *Rumex* классифицируется как инвазивное паразитическое растение в сельском хозяйстве. Несмотря на то, что другие виды *Rumex* широко используются в фитотерапии благодаря их антимикробному, антиоксидантному, противоопухолевому и противовоспалительному действию, практически нет информации о потенциале *Rumex confertus* *Rumex tianschanicus* Losinsk. и *Rumex thyrsoiflorus* Fingerh для лечения различных заболеваний. Проведено исследование реакции фотосинтетического аппарата иматурных растений трех видов щавеля (*Rumex confertus*, *Rumex tianschanicus* Losinsk. и *Rumex thyrsoiflorus* Fingerh.) на внезапное действие низких положительных температур в течение 72 часов. Отмечено стимулирующее воздействие холода на многие параметры, характеризующие фотосинтетическую активность щавеля. Выявлена различная реакция фотосинтетического аппарата изучаемых видов. Результаты этого эксперимента указывают на то, что существует взаимосвязь между состоянием питательных веществ в почве и конкуренцией между видами. Фитохимический анализ позволил обнаружить в изучаемых видах *Rumex* антрахиноны, флавоноиды, дубильные вещества, фенолы, феноло- и аминокислоты. Показано, что холодовой стресс может оказывать как стимулирующее, так и ингибирующее влияние на синтез биологически активных веществ растений. Наибольшую устойчивость к холодовому стрессу проявил вид *Rumex confertus*.

Ключевые слова: *Rumex*, фотосинтез, суық стрессі, физиологиялық жағдай.

N.V. Terletskaia^{1,2*}, G.A. Seitimova^{1,2}, N.O. Kudrina^{1,2},
R.N. Aitbekov¹, A.K. Shokan, D. Yergozova^{1,2},
T.N. Kobylina^{1,2}, N.K. Korbozova^{1,2}, A.A. Mamirova^{1,2}, T.E. Kulmanov¹

¹Institute of Genetics and Physiology, Kazakhstan, Almaty
²Al-Farabi Kazakh National University, Kazakhstan, Almaty
*e-mail: teni02@mail.ru

Low positive temperature as a factor of changing photosynthetic activity of young sorrel plants

The genus *Rumex* is classified as an invasive parasitic plant in agriculture. Although other types of *Rumex* are widely used in herbal medicine due to their antimicrobial, antioxidant, antitumor and anti-inflammatory effects, there is practically no information about the potential of *Rumex confertus* *Rumex tianschanicus* Losinsk. and *Rumex thyrsoiflorus* Fingerh for the treatment of various diseases. A study of the reaction of the photosynthetic apparatus of immature plants of three sorrel species (*Rumex confertus*, *Rumex tianschanicus* Losinsk. and *Rumex thyrsoiflorus* Fingerh.) the sudden effect of low positive temperatures for 72 hours. The stimulating effect of cold on many parameters characterizing the photosynthetic activity of sorrel was noted. A different reaction of the photosynthetic apparatus of the studied species was revealed. This experiment's results indicate a relationship between the state of nutrients in the soil and competition between species. Phytochemical analysis made it possible to detect anthraquinones, flavonoids, tannins, phenols, phenol- and amino acids in the studied *Rumex* species. It has been shown that cold stress can have both stimulating and inhibitory effects on the synthesis of biologically active substances of plants. The *Rumex confertus* species showed the greatest resistance to cold stress.

Key words: *Rumex*, photosynthesis, cold stress, physiological state.

Н.В. Терлецкая^{1,2}, Г.А. Сейтимова^{1,2}, Н.О. Кудрина^{1,2},
Р.Н. Айтбеков¹, А.К. Шокан¹, Д.М. Ергозова^{1,2},
Т.Н. Кобылина^{1,2}, Н.К. Корбозова^{1,2}, А.А. Мамирова^{1,2}, Т.Е. Кулманов¹

¹Генетика және физиология институты, Қазақстан, Алматы қ.

²Әл-Фараби атындағы Қазақ ұлттық университеті, Қазақстан, Алматы қ.

*e-mail: teni02@mail.ru

Төмен оң температура жас қымыздық өсімдіктерінің фотосинтетикалық белсенділігінің өзгеру факторы ретінде

Rumex тұқымы ауыл шаруашылығында инвазивті паразиттік өсімдік ретінде жіктеледі. *Rumex*-тің басқа түрлері микробқа қарсы, антиоксидантты, ісікке қарсы және қабынуға қарсы әсерінің арқасында шөп медицинасында кеңінен қолданылғанымен, *rumex confertus rumex tianschanicus losinsk* әлеуеті туралы іс жүзінде ешқандай ақпарат жоқ. әр түрлі ауруларды емдеуге арналған *Rumex thyrsoiflorus* Fingerh. Қымыздықтың үш түрінің (*Rumex confertus*, *Rumex tianschanicus losinsk*) имматуралық өсімдіктерінің фотосинтетикалық аппаратының реакциясын зерттеу жүргізілді. және *Rumex thyrsoiflorus* Fingerh.) 72 сағат ішінде төмен оң температураның кенеттен әсеріне. Қымыздықтың фотосинтетикалық белсенділігін сипаттайтын көптеген параметрлерге суықтың ынталандырушы әсері байқалды. Зерттелетін түрлердің фотосинтетикалық аппараттарының әртүрлі реакциясы анықталды. Бұл эксперименттің нәтижелері топырақтағы қоректік заттардың күйі мен түрлер арасындағы бәсекелестік арасында байланыс бар екенін көрсетеді. Фитохимиялық талдау зерттелетін *Rumex* түрлерінде антрахинондарды, флавоноидтарды, таниндерді, фенолдарды, фенолдарды және аминқышқылдарын анықтауға мүмкіндік берді. Суық стресс өсімдіктердің биологиялық белсенді заттарының синтезіне ынталандырушы және ингибиторлық әсер етуі мүмкін екендігі көрсетілген. Суық стресске ең үлкен қарсылықты *Rumex confertus* түрі көрсетті.

Түйін сөздер: *Rumex*, фотосинтез, суық стрессі, физиологиялық жағдай.

Введение

Проблема устойчивости растений к абиотическим стрессам имеет большое природно-экологическое значение, поскольку способность растений адаптироваться к конкретным условиям – один из факторов, определяющих ареалы распространения диких видов и возможность их интродукции [1]. Представители семейства *Polygonaceae* богаты вторичными метаболитами, в частности фенолпропаноидами и антрахинонами, которые, возможно, ответственны за целебные свойства, приписываемые этим видам растений [2]. В род *Rumex* входит около 250 видов, как однолетних, так и многолетних трав, распространенных по всему миру. Предыдущие исследования показали противоопухолевую, противодиагностическую, антиоксидантную, обезболивающую, противовоспалительную, противоглистную и антимикробную активность растений, принадлежащих к этому роду [3], богатых биологически активными фитохимическими веществами.

Изменения, вызванные неблагоприятным воздействием окружающей среды, среди которых внешние условия температуры, влажности и т.д. негативно влияют на многие метаболические процессы в растениях. Так, есть сведения о том, что лекарственные растения, вегетация

которых проходит на фоне воздействия абиотических стрессов, обычно обнаруживают значительно более высокие концентрации вторичных метаболитов, чем идентичные растения того же вида, выращиваемые относительно благоприятных условиях. Но пока информации об этом широко известном явлении очень мало [4].

Изменение фотосинтетической активности является одним из самых первых процессов, на которых сказывается негативное стрессовое воздействие, часто задолго до того, как вызванные стрессами изменения у растений становятся видимыми. Фотосинтетические реакции на неблагоприятные условия среды сложны и зависят как от интенсивности и продолжительности стресса, так и от стадии развития растений. У молодых растений, испытывающих стресс, возможны адаптивные реакции растений для предотвращения чрезмерного поглощения света, которое вредно, подавление биосинтеза хлорофилла и снижение уровня синтеза и сборки светособирающих комплексов фотосистем I и II. Работа реактивных центров растений при стрессе ухудшается, что приводит к снижению передачи поглощенной световой энергии от светособирающих комплексов к фотоповрежденным реакционным центрам и, как следствие, к образованию большого количества синглетного кислорода за счет реакций фоточувствительно-

сти хлорофилла [5, 6]. Выделяющий кислород комплекс ФСII, а также реакционные центры ФСII и ФСI могут быть нарушены. Последствия стрессовых изменений влияют на параметры фотосинтеза косвенно, в основном через изменения цикла активности Кальвина-Бенсона и последующих реакций в первичном метаболизме растений [7, 8].

Данные об активности и эффективности ФСII, полученные на основе световых кривых (RLC) РАМ-флуорометра, могут стать отличным диагностическим критерием для оценки воздействия абиотических стрессовых факторов на рост и развитие многих растений [9, 10].

Поэтому целью данного исследования было экспериментальное изучение внезапного воздействия низких положительных температур (далее холодное воздействие) на фотосинтетическую активность иматурных растений трех видов щавеля, произрастающих в предгорьях Заилийского Алатау. Полученные результаты по-

могут определить влияние холодового стресса на физиологическое состояние этих видов, произрастающих в условиях резко-континентального климата.

Материалы и методы исследований

Растительный материал и условия выращивания

Объектами исследований служили иматурные растения трех видов щавеля (*Rumex*, **Polygonaceae**), произрастающие в предгорьях Заилийского Алатау и отобранные для эксперимента на территории Иле-Алатаусского Национального Парка: *Rumex confertus*, *Rumex tianschanicus* Losinsk. и *Rumex thyrsoiflorus* Fingerh. (рис. 1) Растения были отобраны в естественных условиях обитания и перенесены в лабораторные условия с естественным освещением, где половина из них в течение 72 часов культивировалась при 26-28° С, а половина – при 3-5° С.

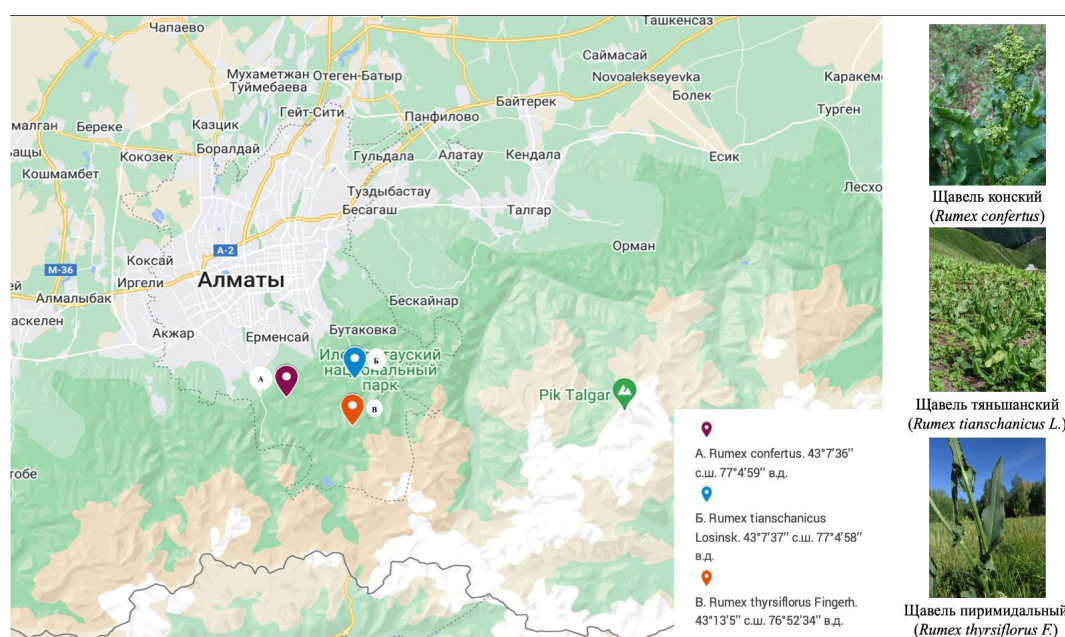


Рисунок 1 – Географические координаты сбора образцов представителей рода *Rumex*:

А – *Rumex confertus* (высота над уровнем моря 2340 метров); Б – *Rumex tianschanicus* L. (высота над уровнем моря 1600 метров); В – *Rumex thyrsoiflorus* Fingerh. (высота над уровнем моря 800-1100 метров)

Определение фотосинтетической активности

Параметры фотосинтетической активности оценивали путем определения уровней флуоресценции. Быстрые световые кривые (RLC) регистрировали с помощью Junior-РАМ («Heinz

WalzGmbH», Ef-feelrich, Германия) при активном освещении 450 нм [11]. Для каждого измерения флуориметр выдавал восемь световых импульсов насыщения по 10000 мкмоль/м²с каждые 20 с, в то время как актиничный свет постепенно увеличивался с 0 мкмоль/м²с

до 625 мкмоль м²сек. После каждого импульса оборудование регистрировало минимальный (F_o') и максимальный (F_m') выход флуоресценции хлорофилла в открытом состоянии реакционного центра ФСII после дальнего красного освещения. В RLC, плотность потока фотосинтетических фотонов (PPFD) рассчитывалась при 65 мкмоль/м² с помощью программы WinControl-3.29 (Walz, Effeltrich, Германия) были рассчитаны следующие параметры: Y(II)₆₅: эффективный фотохимический квантовый выход ФСII; (Y(NPQ))₆₅: квантовый выход нефотохимического преобразования энергии в ФСII из-за понижающей регуляции светособирающей функции; и Y(NO)₆₅: квантовый выход нефотохимического преобразования энергии в ФСII, вызванного подавлением светособирающей функции; относительный транспорт электронов ФСII (rETR). Максимальный перенос электронов ФСII (ETRmax), а также начальный наклон RLC (α) и значение E_k – PAR (точка насыщения освещенности для фотосинтеза) на пересечении альфа и ETRmax были рассчитаны на основе данных RLC, как описано Ralph [10]. Эти параметры использовались для количественного сравнения RLC. В эксперименте каждый раз выбирался верхний активный лист. Для оценки фотосинтетической активности (ФА) листа учитывалась область его средней трети, так как она имеет наиболее однородную интенсивность ФА [10].

Оценка качественного состава основных групп биологически активных веществ

Реакция с раствором основного ацетата свинца. К 1 мл извлечения добавляют 3-5 капель 10% раствора среднего свинца ацетата, появляются осадки от ярко-желтого до бурого цвета (фенолы, фенолокси кислоты, флавоноиды, антрахиноны и другие с орто-оксигруппировками (желтое), гидролизующие дубильные вещества (бурый осадок), флавоны (коричнево-желтый осадок)).

Реакция с хлоридом железа (III): 1-2 капли исследуемого раствора помещают на фарфоровую пластинку или в фарфоровую чашку и прибавляют 1-2 капли свежеприготовленного 3%-го раствора хлорида железа (III), появляется зеленое окрашивание (при наличии свободной 5-ОН группы, двухрядного расположения гидроксигрупп), сине-фиолетовый цвет (флавоноиды, ан-

трахиноны, фенолы, фенолокси кислоты, дубильные вещества).

К 1 мл извлечения добавляют 1-3 мл 10% раствора кислоты щавелевой в смеси ацетон-вода (1:1), появляются яркие окраски растворов (антоцианы, антоцианидины).

Нингидриновая реакция. В пробирку наливают 1 мл извлечения и 0,5 мл 1%-го спиртового раствора нингидрина. Содержимое пробирки осторожно нагревают до появления сине-фиолетового окрашивания. Фиолетовое окрашивание различных оттенков специфично для α-аминокислот.

Реакция со щелочью: к 1 мл извлечения добавляют 2 капли 5% раствора натра едкого, появляется коричнево-желтые оттенки, качественные реакции на флавоноиды (1,8-диоксипроизводные, восстановленные формы антраценпроизводных). Изменение окраски извлечения на песочно-желтый цвет.

Реакция с ЖАК. К 1 мл исследуемого раствора добавляют 1-3 капли 1% раствора квасцов железо-аммониевых, появляется черно-синее окрашивание, что свидетельствует о наличии конденсированных дубильных веществ, орто-диокси группировки любых фенольных соединений (зеленое окрашивание).

Реакция Гейдж. К 1 мл извлечения добавляют 1-3 капли 1% спиртового раствора алюминия хлорида, усиливается желтый цвет (флавоноиды, все типы полифенольных соединений с тремя рядовыми ОН-группами, или ОН...С(О)... ОН-фрагментом и флавонол-3-гликозиды).

Реакция с раствором 1% КМnO₄. К 1-3 мл извлечения добавляют 1-2 капли 1% раствора калия перманганата, выпадает фиолетовый осадок (кокаин).

К 2-3 мл извлечения добавляют по каплям 1 %-ный раствор желатины. Появляется муть, исчезающая при добавлении избытка желатины.

Реакция Запрометова. К 1 мл извлечения добавляют 1-3 капли 1% раствора ванилина в кислоте хлороводородной концентрированной, появляются желтое окрашивание (флавоны).

Результаты и обсуждение

Rumex confertus (щавель конский) является космополитическим рудеральным сорняком. Встречается как в дикой природе, так и в антропогенных местах, преимущественно

на влажных, плодородных, богатых гумусом грунтах с реакцией, близкой к нейтральной. Имеет очень широкий ареал распространения [13, 14]. Вид *Rumex tianschanicus* встречается в дикой природе в горах на высоте, достигающей субальпийских лугов до 2800 м над уровнем моря [15, 16]. *Rumex thyrsoiflorus* Fingerh. (щавель пирамидальный) в основном произрастает на лугах, по опушкам, по травянистым склонам гор, обрывам, на песчаных, известковых почвах, на галечниках [17], в том числе – в условиях Крайнего Севера [18]. То есть, все рассматриваемые виды щавеля в природе приспособлены к достаточно суровым условиям обитания и, следовательно, должны обладать высокой устойчивостью к абиотическим стрессовым факторам.

В результате проведенного эксперимента по определению фотосинтетической активности листьев иматурных растений выявлено, что изучаемые представители рода *Rumex*, произрастающие в предгорьях Заилийского Алатау, проявляют различную реакцию фотосинтетического аппарата на внезапное воздействие низких положительных температур (далее «холод»).

Как следует из диаграмм, представленных на рисунке 2, холод оказывал стимулирующее воздействие на многие параметры, характеризующие фотосинтетическую активность щавеля.

Так, у *Rumex confertus* отмечена активация регулируемого нефотохимического преобразования энергии ($Y(NPQ)$), что является самым быстрым процессом рассеивания избыточной поглощенной световой энергии в антенне ФСII [19, 20], а, следовательно, показателем адаптации к стрессовому воздействию холода и признаком устойчивости данного вида (рис. 2а).

У *Rumex tianschanicus* Losinsk., наоборот, значение ($Y(NPQ)$) в условиях воздействия холода снизилось, но возросли значения показателей $Y(NO)$ (рис. 2б). Эти квантовые выходы с разных сторон показывают изменение энергии возбуждения в ФСII и позволяют глубже понять способность растения справляться с избыточной энергией [21]. Если увеличение $Y(NPQ)$ демонстрирует попытку рассеивания избыточной энергии, то увеличение квантового выхода нерегулируемого рассеивания тепла и излучения флуоресценции $Y(NO)$ означает, что потоки избыточной энергии вышли из-под контроля, что ведет к фотоповреждению растений, тем более,

если увеличение показателя $Y(NO)$ отмечается на фоне снижения показателя $Y(NPQ)$ [9, 10].

Отмечено также, что существенно увеличивается значение точки насыщения освещенности для фотосинтеза (E_k). При этом значение E_k отражает уровень плотности потока фотосинтетических фотонов, когда $Y(NO)$ начинает преобладать над $Y(NPQ)$ [10]. Следовательно уровень холодостойкости иматурных растений *Rumex tianschanicus* Losinsk. несколько ниже, чем *Rumex confertus*.

Анализ изменения фотосинтетических параметров *Rumex thyrsoiflorus* Fingerh. В условиях холодного стресса показывает повышение значений скорости транспорта электронов через ФСII (ETR) и значений эффективного фотохимического квантового выхода ФСII $Y(II)$ (рис. 2в). Так как максимальные скорости транспорта электронов могут быть индикатором фотосинтетической активности [10], а наблюдаемое снижение показателя $Y(NPQ)$ не происходит на фоне резкого увеличения затея $Y(NO)$, мы можем сделать вывод о том, что процессы адаптации в условиях холодного стресса преобладают над процессами деактивации фотосистемы II у этого вида щавеля. Но высокий показатель (E_k), являющийся индикатором преобладания нерегулируемых процессов диссипации энергии над регулируемыми, подтверждает, что мы наблюдаем не реакцию на стресс устойчивого вида, а активируемые стрессом временные адаптационные механизмы, которые изменяют физиологическое состояние растения, но при усилении стресса могут быть разрушены.

Фитохимический анализ анализируемых образцов на различные классы соединений проводимый методами двумерной и одномерной БХ и ТСХ сравнением с метчиками в различных системах растворителей с использованием специфических проявителей позволил обнаружить антрахиноны, дубильные вещества, флавоноиды, такие как флавоны, флавонолы, антраценпроизводные соединения, обнаружены дубильные вещества, фенолы, феноло- и аминокислоты (Таблица 1).

При этом в образцах *Rumex confertus* и *Rumex tianschanicus* выявлено повышение концентрации отдельных групп БАВ после воздействия на растения низкой положительной температуры, у *Rumex confertus* – в большей степени. Тогда как у *Rumex thyrsoiflorus* отмечено снижение отдельных БАВ при холодовом стрессе.

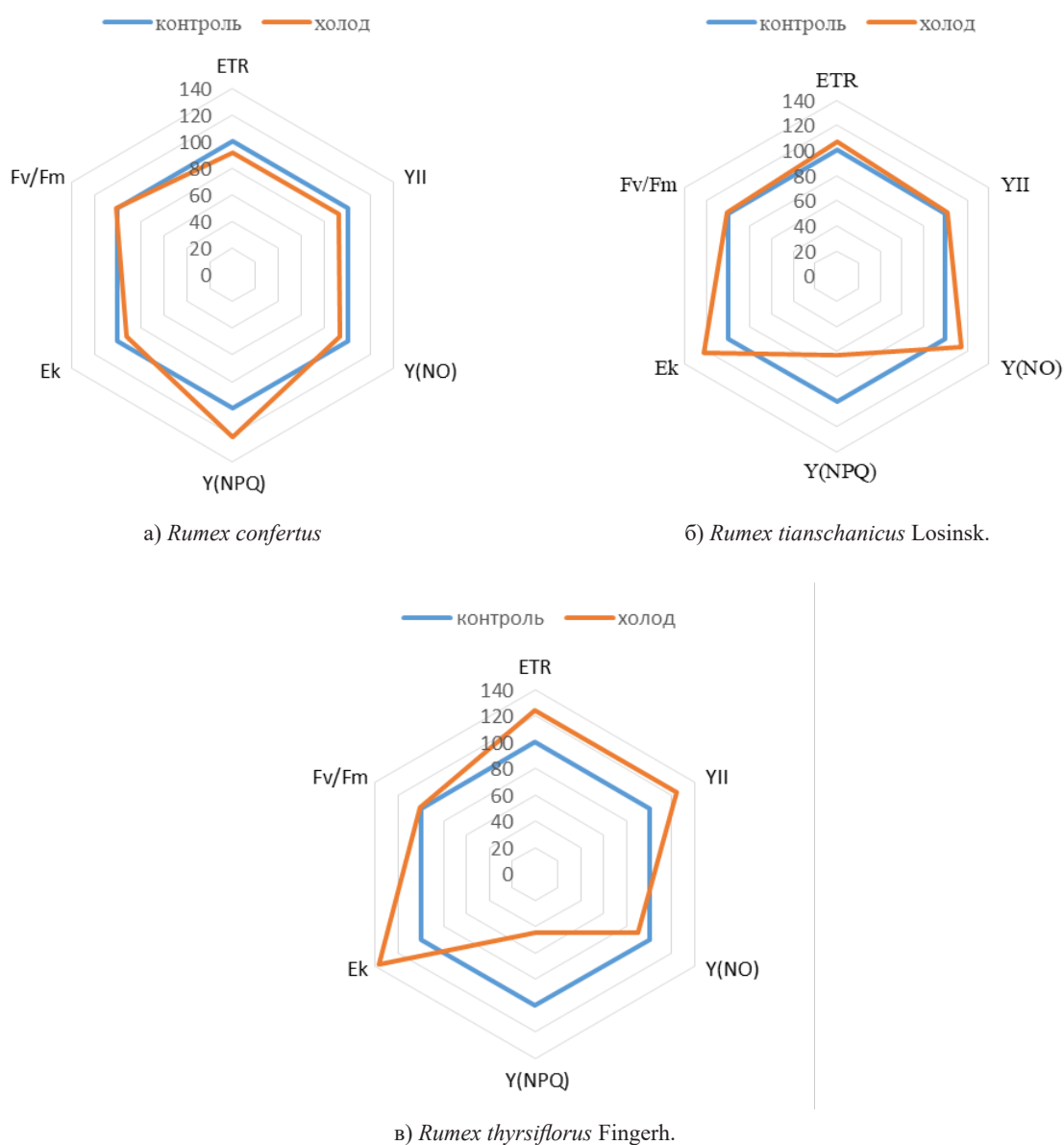


Рисунок 2 – Изменение параметров активности фотосистемы II у разных видов щавеля в условиях холодного стресса

Таким образом, мы можем констатировать наибольшую устойчивость к внезапному воздействию низких положительных температур фотосинтетического аппарата имматурных растений вида *Rumex confertus*, а также говорить о том, что холодовой стресс может оказывать как стимулирующее, так и ингибирующее влияние на синтез биологически активных веществ растений. При этом увеличение синтеза БАВ в комплексе с повышенной фотосинтетической активностью свидетельствует об активизации защитных механизмов растений, которые в дан-

ном эксперименте были наиболее выражены у вида *Rumex confertus* и наименее – у вида *Rumex thyrsiflorus*.

Дальнейшее изучение как физиологических, так и метаболических процессов, происходящих в этих потенциально лекарственных видах растений предгорий Заилийского Алатау будет способствовать как формированию базовых знаний механизмов защиты растений от неблагоприятных условий, так и основы для подходов к направленному синтезу ценных вторичных метаболитов.

Таблица 1 – Определение качественного состава основных групп биологически активных веществ

№	Реактивы Группы анализируемых веществ природных БАВ	Образцы					
		<i>Rumex confertus</i> (шавель конский)		<i>Rumex thursiflorus</i> (шавель пирамидальный)		<i>Rumex tianschanicus</i> (шавель Тяньшанский)	
		контроль	холодовой стресс	контроль	холодовой стресс	контроль	холодовой стресс
1	10% RbAc ₂ (антрахиноны и др. с орто-окси-группировками, гидролизуемые дубильные вещества, флавоны)	+	+++	+	+	+	+++
2	3% FeCl ₃ (фенольные соединения, дубильные вещества)	+	+++	+++	+	++	+++
3	10% шавелевая кислота (антоцианы, антоцианидины)	+	++	+	+	-	+
4	1% нингидрин (аминокислоты)	+	+	+++	++	+	+
5	5% NaOH (фенолы, восстановленные формы антрахинонов, 1,8-диоксипроизводные)	+	+++	+++	+	+	+++
6	1% водный раствор железо-аммонийных квасцов (конденсированные дубильные вещества, орто-диокси группировки любых фенольных соединений)	+	+++	+++	++	+	+++
7	1% AlCl ₃ (флавоноиды, все типы полифенольных соединений с тремя рядовыми OH-группами, или OH...C(O)...OH-фрагментом, флавоны и флавонол-3-гликозиды)	+	++	++	+	+	++
8	1% KMnO ₄ (кокаин)	++	++	+++	+	+	+++
9	1% желатин (дубильные вещества)	+	+	+	+	+	+
10	1% ванилин в HCl (конц) (р. Запрометова) (флавоны)	+	+	+	+	+	+++

Интенсивность аналитического эффекта в виде изменения цвета или выпадения осадка выражены следующим образом:

+++ – сильный аналитический эффект;

++ – средний аналитический эффект;

+ – слабый аналитический эффект;

-- отсутствие аналитического эффекта

Работа выполнена в рамках задания «Разработка технологии направленной продукции природных антиоксидантов для создания новых фитопрепаратов для реабилитации спортсменов высокого уровня» Программы «Формирование

комплексной системы подготовки высококвалифицированных спортсменов и перспективного олимпийского резерва по приоритетным для Казахстана видам спорта на основе физиолого-генетической оценки» BR18574139.

Литература

1. El-Sherbeny G.A.; Dakhil M.A.; Eid E.M.; Abdelaal M. Structural and Chemical Adaptations of *Artemisia monosperma* Delile and *Limbarda crithmoides* (L.) Dumort. in Response to Arid Coastal Environments along the Mediterranean Coast of Egypt. *Plants*, 2021, 10, 481. <https://doi.org/10.3390/plants10030481>
2. Lajter I, Zupkó I, Molnár J et al. Antiproliferative activity of Polygonaceae species from the *Carpathian Basin* against human cancer cell lines. *Phytotherapy Research* 2013; 27(1): 77-85.
3. Inoue M, Nishimura H, Li H, Mizutani J. Allelochemicals from *Polygonum sachalinense* Fr. Schm.(Polygonaceae). *Journal of Chemical Ecology* 2020; 18(10): 1833-1840.
4. Selmar D.; Kleinwächter M.; Abouzeid S.; Yahyazadeh M.; Nowak M. “The Impact of Drought Stress on the Quality of Spice and Medicinal Plants.” 2017. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68717-9_9
5. Tripathy B.C., Mohapatra A., Gupta I. Impairment of the photosynthetic apparatus by oxidative stress induced by photosensitization reaction of protoporphyrin IX // *Bioch. et Bioph. Acta.* – 2007. – 1767. – P. 860–868.
6. Miller G., Suzuki N., Ciftci-Yilmaz S., Mittler R. Reactive oxygen species homeostasis and signaling during drought and salinity stresses // *Plant Cell Environ.* – 2010. – 33. – P. 453–467.
7. Flexas J., Bota J., Loreto F., Cornic G., Sharkey T.D. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants // *Plant Biol.* – 2004. – 6. – P. 269–279.
8. Lawlor D.W., Tezara W. Cause of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes // *Ann. of Bot.* – 2009. – 103. – P. 561–579.
9. Sperdouli I., Moustakas M. Spatio-temporal heterogeneity in *Arabidopsis thaliana* leaves under drought stress // *Plant Biol.* – 2012. – 14. – P. 118–128.
10. Ralph P.J., Gademann R. Rapid light curves: A powerful tool to assess photosynthetic activity // *Aquatic Bot.* – 2005. – 82. – P. 222–237.
11. Rascher U., Liebig M., Luttge U. Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field // *Plant Cell Environ.* – 2000. – 23. – P. 1397–1407.
12. Ступко В.Ю., Зобова Н.В., Гаевский Н.А. Биофизические подходы в оценке стрессоустойчивости яровой пшеницы // *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки.* – 2013. – 230. – С. 18–23.
13. Зузук Б.М., Куцик Р.В., Федущак Н.К. Щавель густой. *Rumex confertus* Willd (Аналитический обзор)//Провизор, 2004, №1. https://www.provisor.com.ua/archive/2004/N1/art_25.php.
14. Landorfa-Svalbe Z, Andersone-Ozola U, Ievinsh G. Type of Anion Largely Determines Salinity Tolerance in Four *Rumex* Species. *Plants*. 2023; 12(1):92.
15. Сапарбаева Н.А. Биоэкологические особенности ревеня Виттрока (*Rheum wittrockii* Lundstr.) и возрастной состав их популяций хребта Кунгей Алатау // *Вестник КарГУ* – 2017. – 2(86) С. 69–77.
16. <https://www.plantarium.ru/page/view/item/32854/images/own/location/1055.html>.
17. Брежнев Д.Д., Коровина О.Н. Дикие сородичи культурных растений флоры СССР. – Л.: Колос, 1981. – с. 123.
18. Александрова В. Д. Кормовая характеристика растений Крайнего Севера / В. Н. Андреев. — Л.—М.: Изд-во Главсевморпути, 1940. – С. 64. – 96 с. – (Труды Научно-исследовательского института полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. Серия «Оленеводство»). – 600 экз.
19. Horton P., Ruban A. Molecular design of the photosystem II light-harvesting antenna: photosynthesis and photoprotection. *Journal of experimental botany* 2005 56 (411), 365-373.
20. Ruban A.V., Johnson M.P., Duffy C.D.P. The photoprotective molecular switch in the photosystem II. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-2012. Bioenergetics* 1817 (1), 167-181.
21. Klughammer C., Schreiber U. Complementary PS II quantum yields calculated from simple fluorescence parameters measured by PAM fluorometry and the Saturation Pulse method. *PAM Application Notes* (2008) 1: 27-35.

References

1. El-Sherbeny G.A.; Dakhil M.A.; Eid E.M.; Abdelaal M. Structural and Chemical Adaptations of *Artemisia monosperma* Delile and *Limbarda crithmoides* (L.) Dumort. in Response to Arid Coastal Environments along the Mediterranean Coast of Egypt. *Plants*, 2021, 10, 481. <https://doi.org/10.3390/plants10030481>
2. Lajter I, Zupkó I, Molnár J et al. Antiproliferative activity of Polygonaceae species from the *Carpathian Basin* against human cancer cell lines. *Phytotherapy Research* 2013; 27(1): 77-85.
3. Inoue M, Nishimura H, Li H, Mizutani J. Allelochemicals from *Polygonum sachalinense* Fr. Schm.(Polygonaceae). *Journal of Chemical Ecology* 2020; 18(10): 1833-1840.

4. Selmar D.; Kleinwächter M.; Abouzeid S.; Yahyazadeh M.; Nowak M. "The Impact of Drought Stress on the Quality of Spice and Medicinal Plants." 2017. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68717-9_9
5. Tripathy B.C., Mohapatra A., Gupta I. Impairment of the photosynthetic apparatus by oxidative stress induced by photosensitization reaction of protoporphyrin IX // *Bioch. et Bioph. Acta.* – 2007. – 1767. – R. 860–868.
6. Miller G., Suzuki N., Ciftci-Yilmaz S., Mittler R. Reactive oxygen species homeostasis and signaling during drought and salinity stresses // *Plant Cell Envir.* – 2010. – 33. – R. 453–467.
7. Flexas J., Bota J., Loreto F., Cornic G., Sharkey T.D. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants // *Plant Biol.* – 2004. – 6. – R. 269–279.
8. Lawlor D.W., Tezara W. Cause of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes // *Ann. of Bot.* – 2009. – 103. – R. 561–579.
9. Sperdouli I., Moustakas M. Spatio-temporal heterogeneity in *Arabidopsis thaliana* leaves under drought stress // *Plant Biol.* – 2012. – 14. – R. 118–128.
10. Ralph P.J., Gademann R. Rapid light curves: A powerful tool to assess photosynthetic activity // *Aquatic Bot.* – 2005. – 82. – R. 222–237.
11. Rascher U., Liebig M., Luttge U. Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field // *Plant Cell Environ.* – 2000. – 23. – R. 1397–1407.
12. Stupko V.Yu., Zobova N.V., Gaevskij N.A. Biofizicheskie podhody v ocenke stressoustojchivosti yarovoj pshenicy // *Sibirskij vestnik sel'skohozyajstvennoj nauki.* – 2013. – 230. – S. 18–23. (In Russian)
13. Zuzuk B.M., Kucik R.V., Fedushchak N.K. Shchavel' gustoj. *Rumex confertus* Willd (Analiticheskij obzor) // *Provizor*, 2004, №1. https://www.provisor.com.ua/archive/2004/N1/art_25.php. (In Russian)
14. Landorfa-Svalbe Z, Andersone-Ozola U, Ievinsh G. Type of Anion Largely Determines Salinity Tolerance in Four *Rumex* Species. *Plants*. 2023; 12(1):92.
15. Saparbaeva N.A. Bioekologicheskie osobennosti revenya Vitroka (*Rheum wittrockii* Lundstr.) i vozrastnoj sostav ih populyacij hrebta Kungej Alatau // *Vestnik KarGU* – 2017. – 2(86) S. 69–77. (In Russian)
16. <https://www.plantarium.ru/page/view/item/32854/images/own/location/1055.html>.
17. Brezhnev D.D., Korovina O.N. *Dikie sorodichi kul'turnyh rastenij flory SSSR.* – L.: Kolos, 1981. – s. 123. (In Russian)
18. Aleksandrova V. D. Kormovaya harakteristika rastenij Krajnego Severa / V. N. Andreev. — L.—M.: Izd-vo Glavsevmorputi, 1940. – S. 64. – 96 s. – (Trudy Nauchno-issledovatel'skogo instituta polyarnogo zemledeliya, zhivotnovodstva i promyslovogo hozyajstva. Seriya «Olenevodstvo»). – 600 ekz. (In Russian)
19. Horton P., Ruban A. Molecular design of the photosystem II light-harvesting antenna: photosynthesis and photoprotection. *Journal of experimental botany* 2005 56 (411), 365-373.
20. Ruban A.V., Johnson M.P., Duffy C.D.P. The photoprotective molecular switch in the photosystem II. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-2012. Bioenergetics* 1817 (1), 167-181.
21. Klughammer C., Schreiber U. Complementary PS II quantum yields calculated from simple fluorescence parameters measured by PAM fluorometry and the Saturation Pulse method. *PAM Application Notes* (2008) 1: 27-35.