

На правах рукописи

Гребенкина Татьяна Михайловна

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *PLANTAGO* L.
В СВЯЗИ С УСЛОВИЯМИ ПРОИЗРАСТАНИЯ

03.02.08 – экология (биологические науки)

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Саратов – 2013

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук

Научный руководитель: Розенцвет Ольга Анатольевна,
доктор биологических наук

Официальные оппоненты: Кулагин Андрей Алексеевич,
доктор биологических наук, профессор,
заведующий кафедрой экологии и
природопользования ФГБОУ ВПО «Башкирский
государственный педагогический университет
имени М. Акмуллы»

Степанов Сергей Александрович,
доктор биологических наук, профессор,
заведующий кафедрой микробиологии и
физиологии растений биологического факультета
ФГПОУ ВПО «Саратовский государственный
университет имени Н.Г. Чернышевского»

Ведущая организация: ФГБУН Институт биологии Карельского научного
центра Российской академии наук, г. Петрозаводск

Защита состоится 20 декабря 2013 года в 15.00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.243.13 при ФГПОУ ВПО «Саратовский государственный университет имени Н.Г. Чернышевского» по адресу 410012, г. Саратов, ул. Астраханская, 83, e-mail: *biosovet@sgu.ru*

С диссертацией можно ознакомиться в Зональной научной библиотеке имени В.А. Артисевич ФГБОУ ВПО «Саратовский государственный университет имени Н.Г. Чернышевского»

Автореферат разослан « 18 » «ноября» 2013 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



С.А. Невский

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Одним из направлений повышения качества жизни российских граждан, реализуемое Указом Президента РФ от 12.05.2009 года № 537 «О стратегии национальной безопасности Российской Федерации до 2020 года» является обеспечение населения высококачественными и доступными лекарственными препаратами. Возрастающая популярность эффективных и безопасных растительных препаратов требует постоянного расширения ассортимента лекарственных средств и развития их сырьевой базы (Курочкин, 1994; Коломиец, Ефимов, 2005; Смирнова, 2009).

Растения рода *Plantago* L. (подорожник) широко используются в производстве ряда лекарственных препаратов и являются ценным источником биологически активных соединений (БАС) (Maiti, 2000; Popov, 2008; Ареха, Saravanan, 2010). При высоком видовом разнообразии рода *Plantago* для изготовления лекарственных препаратов в России применяется только вид *Plantago major* L., что ограничивает сырьевую базу. Единственным БАС, по которому оцениваются лекарственные свойства *P. major* в Государственной Фармакопее Российской Федерации, является концентрация полисахаридов (ПС) (Димитрук, 2004).

Известно, что эффективность растительных лекарственных средств связана с наличием в сырье не только ПС, но и других БАС, представляющих собой продукты первичного и вторичного метаболизма, такие как, липиды, жирные кислоты (ЖК), хлорофиллы, алкалоиды, фенольные соединения, каротиноиды и т.д. (Муравьева, 2002; Яковлев, 2006).

В то же время эти соединения являются компонентами, поддерживающими жизненно важные функции клетки и организма, а их содержание в растениях зависит от условий произрастания (Стоник, Толстиков, 2008). Однако взаимосвязь между морфометрическими параметрами отдельных органов растений рода *Plantago* и содержанием БАС, отвечающих за основные обменные процессы клетки, систематически не изучена. Кроме того, для растений данного рода практически не исследована сезонная динамика содержания БАС, суточные вариации концентраций в естественных условиях произрастания в зависимости от ведущих абиотических (обеспеченность светом, теплом, влагой, минеральным питанием) и антропогенных факторов, а также координации процессов первичного и вторичного метаболизма.

Цель и задачи исследования. Целью данной работы являлось выявление особенностей изменений морфометрических и физиолого-биохимических характеристик растений рода *Plantago* L. от условий произрастания, а также установление закономерностей влияния абиотических и антропогенных факторов на содержание БАС.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

1) изучение морфометрических характеристик пяти видов растений рода *Plantago*, включая фармакопейный вид *Plantago major*, исследование состава и содержания БАС в разных частях растений;

2) анализ сезонных изменений морфометрических параметров и содержания БАС;

3) исследование суточной динамики содержания БАС на примере листьев растений *Plantago media* L.;

4) установление влияния «условно загрязненной» среды и географо-климатических условий на морфометрию отдельных органов и содержание БАС растений;

5) выявление взаимосвязи параметров роста *Plantago media*, физиолого-биохимических характеристик клетки с абиотическими и антропогенными факторами среды произрастания.

Научная новизна. Впервые проведено комплексное исследование морфометрических и физиолого-биохимических характеристик пяти видов рода *Plantago*. Установлено сходство качественного и различия количественного состава БАС исследованных видов растений. Обнаружено, что содержание водорастворимых ПС в листьях вида *Plantago uliginosa* F. W. Schmidt существенно превышает аналогичный показатель фармакопейного вида *Plantago major*. На примере *Plantago media* выявлена сезонная и суточная динамика содержания БАС в отдельных органах растений в зависимости от условий, определяемых абиотическими и антропогенными факторами.

Теоретическая и практическая значимость. Разработан метод целенаправленного поиска перспективных источников БАС, основанный на филогенетическом родстве растений. Выявлена взаимосвязь морфометрических и структурно-функциональных характеристик растений в зависимости от периода вегетации и условий обитания. Полученные результаты являются основой для разработки практических рекомендаций по определению оптимального времени сбора лекарственных растений рода *Plantago* и выбора условий их произрастания. Растения вида *Plantago uliginosa* рекомендованы в качестве перспективного источника водорастворимых ПС и других БАС для производства лекарственных препаратов.

Апробация работы. Основные результаты диссертационной работы были представлены на Всероссийском симпозиуме «Экология мегаполисов: фундаментальные основы и инновационные технологии» (Москва, 2011); VII съезде ОФР России «Физиология растений – фундаментальная основа экологии и инновационных биотехнологий» и Международной научной школе «Инновации в биологии для развития биоиндустрии сельскохозяйственной продукции» (Нижний Новгород, 2011); Международной научно-практической конференции «Медико-биологические процессы адаптации» (Сухум, 2012); Всероссийской научной конференции с международным участием «Инновационные направления современной физиологии растений» (Москва, 2013); XIII съезде Русского ботанического общества «Современная ботаника в России» (Тольятти, 2013); VIII Всероссийской конференции «Химия и технология растительных веществ» (Калининград, 2013).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 12 научных работ, из которых 4 в печатных изданиях, рекомендованных Перечнем ВАК РФ.

Личный вклад автора. Автор лично провел полевые и лабораторные исследования. Обработка полученных данных, их интерпретация и оформление проведены автором самостоятельно, по плану, согласованному с научным

руководителем. Доля участия автора в совместных публикациях составляет 60-80%.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 141 странице, содержит 17 таблиц и 36 рисунков. Состоит из введения, трех глав, выводов, списка литературы, включающего 220 источников, в том числе 61 иностранный.

Благодарности. Выражаю искреннюю благодарность д.б.н. О.А. Розенцвет за огромную помощь в осмыслении аналитического материала, консультации и поддержку. Признательна также к.б.н. В.Н. Нестерову, к.б.н. Е.С. Богдановой, Л.М. Тарановой и Л.А. Кульдякиной за бескорыстную помощь в освоении новых методов исследования и содействии в их проведении; проф., д.б.н. С.В. Саксонову и к.б.н. Н.С. Ракову за консультативную помощь.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Выявлена взаимосвязь между морфометрическими и физиолого-биохимическими параметрами растений в зависимости от абиотических и антропогенных факторов местообитания.

2. Установлена суточная и сезонная динамика содержания БАС (полисахаридов, фенольных соединений, липидов, жирных кислот и аскорбиновой кислоты) *Plantago media*. в естественных и антропогенно нарушенных условиях произрастания.

3. Растения *Plantago media*, *Plantago uliginosa*, *Plantago lanceolata* L. и *Plantago stepposa* Kurpian, филогенетически родственные фармакопейному виду *Plantago major*, являются перспективным источником исследованных типов БАС.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во Введении обоснована актуальность проблемы, определены цель и задачи исследования, охарактеризована научная новизна, научно-практическая значимость, представлены сведения об апробации работы и сформулированы основные положения, выносимые на защиту.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе приведены сведения о систематике и экологии растений сем. *Plantaginaceae*; классификации лекарственных растений; структурно-функциональных компонентах, обладающих свойствами БАС. На основании анализа отечественной и иностранной литературы рассматриваются некоторые механизмы адаптации растений к условиям произрастания с участием БАС.

Глава 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В качестве объектов исследования выбраны растения *Plantago major*, *P. uliginosa*, *P. media*, *P. stepposa*, *P. lanceolata*, в систематическом плане представляющие род *Plantago*, сем. *Plantaginaceae*, пор. Scrophulariales, отд. Magnoliophyta (Angiospermae) (Флора Европейской..., 1981).

Растительный материал отбирали в 4-х ценопопуляциях (ЦП) в летние месяцы 2010–2013 гг. ЦП-1 и ЦП-2 («условно чистая среда») локализованы в национальном парке «Самарская Лука» Самарской области (53°23'57"с.ш., 49°35'26" в.д. и 53°23'57"с.ш., 49°35'26" в.д. соответственно); ЦП-3 («условно

загрязненная среда») – вблизи автомагистрали (3-5 м) в черте г. Тольятти (53°31'23"с.ш., 49°24'45" в.д.); ЦП-4 – в Кемеровской области (54°32'60"с.ш., 85°24'00" в.д.). В образцах почвы, отобранных на глубине 15-20 см, определяли кислотность и влажность (Аринушкина, 1970). 10-12 типичных растений из каждой популяции разделяли на листья, генеративные побеги и корневую часть, измельчали, и из объединенной биомассы составляли три биологические пробы для каждого вида анализов.

Линейные измерения проводили с помощью линейки и штангенциркуля, измерения массы – на весах ВЛТ-200 и ЛВ 210-А (ЗАО «Сартогосм», Россия). Площадь листовых пластинок вычисляли по формуле: $S = 0,66ld$, где l – длина листа, мм; d – его ширина, мм (Аникеев, 1961). Удельную поверхностную плотность листьев (УППЛ) вычисляли как соотношение сухой массы листьев (мг) к их площади (см²), коэффициент роста листа ($K_{\text{роста}}$) – как соотношение массы листа растения (мг) к его длине (мм). Отношение массы надземной ($M_{\text{н.ч}}$) и подземной частей ($M_{\text{п.ч}}$) рассчитывали по формуле: $M_{\text{н.ч.}}/M_{\text{п.ч.}}$. Содержание воды в растительных тканях определяли после высушивания образцов до постоянной массы (Максимов, 1999); ПС – гравиметрическим методом после удаления неуглеводных компонентов (Ананьина, 2008), водорастворимых ПС (ВРПС), пектиновых веществ (ПВ), геммицеллюлозы А и Б (ГЦ А и ГЦ Б) – в соответствии с рекомендациями Н.К. Кочеткова (1970); АК – по методу ГФ (2008); фенольных соединений – гравиметрическим методом после удаления липофильных веществ и хлорофиллов (Краснов, 1987); фотосинтетических пигментов – спектрофотометрически после экстракции ацетоном (100%), при λ 662, 645 и 470 нм. Концентрацию рассчитывали по методу Н.К. Lichtenthaler (1987). Перекисное окисление липидов (ПОЛ) оценивали по содержанию малонового диальдегида (МДА) после реакции с тиобарбитуровой кислотой на спектрофотометре «ПЭ-3000 УФ» («ПромЭкоЛаб», Россия) при длине волны 532 нм. Липиды экстрагировали смесью хлороформ-метанол (1:2) (Bligh, Dyer, 1959), идентифицировали с использованием специфических реагентов и стандартов (Кейтс, 1975), разделяли методом высокоэффективной тонкослойной хроматографии на пластинках с закрепленным слоем силикагеля («Хаапсалу», Эстония; «Сорбполимер», Россия) с использованием систем растворителей, описанных ранее (Розенцвет, 2006; Розенцвет и др., 2013). Анализ ЖК проводили после метанолиза в 5% растворе HCl в течение 1 ч на хроматографе «Кристалл 5000.1» («Хроматэк», Россия) в изотермическом режиме на капиллярной колонке Rtx-2330 («RESTЕК», США) длиной 105 м, диаметром 0,25 мм. Толщина пленки фазы в колонке – 0,2 мкм. Температура колонки – 180°C, испарителя и детектора – 260°C. Скорость тока газа-носителя (гелий) – 2 мл/мин. ЖК идентифицировали, сравнивая относительное время удерживания полученных пиков со стандартной смесью «37 Comp. FAME Mix» («Supelko», США). Относительное содержание ЖК определяли в весовых процентах от общего их содержания в исследуемом образце.

Результаты экспериментов обрабатывали с помощью пакета офисных программ Statistica 6,0 for Windows, Statgraphics Centurion XV, Canoco 4,5 for Windows и Microsoft Excel 2007. Результаты представлены в виде средних величин и их стандартных ошибок. Достоверность отличий оценивали с помощью непараметрического критерия Стьюдента при уровне значимости $P < 0,05$.

Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

3.1. Морфометрические и физиолого-биохимические характеристики представителей рода *Plantago* L.

Морфометрические характеристики *Plantago unguinosa*, *P. media*, *P. stepposa*, *P. lanceolata* изучали в сравнении с официальным видом *P. major*. Показано, что отношение $M_{н.ч}/M_{л.ч}$ снижалось в ряду *P. major* > *P. uliginosa* > *P. lanceolata* > *P. media* > *P. stepposa*. Листья растений *P. stepposa* и *P. uliginosa* имели бóльшую длину, ширину и площадь по сравнению с остальными видами. Однако показатель УППЛ был максимальным у *P. stepposa* и *P. media*. Листья у *P. uliginosa*, *P. major* и *P. lanceolata* были больше оводнены, чем у *P. stepposa* и *P. media*. Площадь листьев и $K_{роста}$ уменьшались в ряду *P. stepposa* > *P. uliginosa* > *P. major* > *P. media* > *P. lanceolata*.

В качестве физиолого-биохимических характеристик проанализированы содержание пигментов, ПС, липидов и их ЖК, аскорбиновой кислоты (АК) и фенольных соединений, выполняющих метаболическую и структурную функции. Накопление ПС – одного из классов БАС, содержащихся в листьях растений фармакопейного вида *P. major* – в большей степени отмечено в надземной части растений: в листьях 355-695 мг/г сухой массы и в генеративных побегах – 264-503 мг/г, в подземной части – 515-833 мг/г (рисунок 1). По сравнению с *P. major* в листьях *P. uliginosa* ПС концентрировалось меньше в 1,2 раза, но больше, чем в растениях других исследуемых видов; в генеративных побегах *P. media* содержание этого компонента было достоверно равным, а в корнях больше в 1,1 раза, чем у фармакопейного вида.

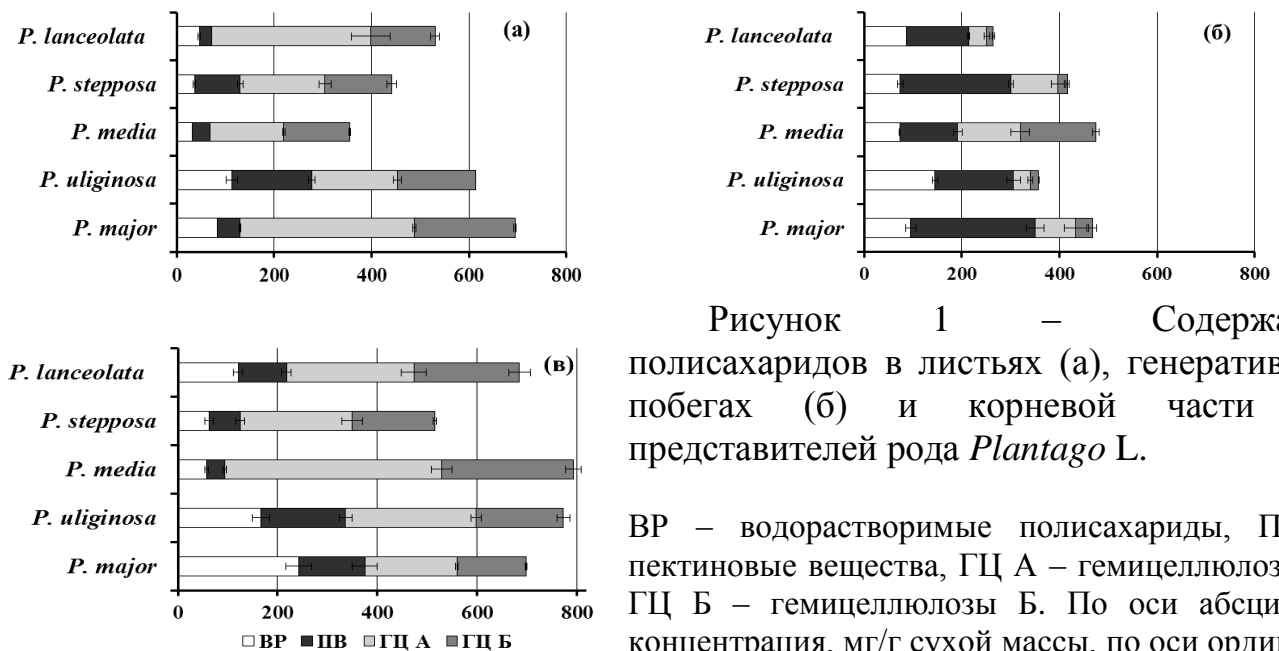


Рисунок 1 – Содержание полисахаридов в листьях (а), генеративных побегах (б) и корневой части (в) представителей рода *Plantago* L.

ВР – водорастворимые полисахариды, ПВ – пектиновые вещества, ГЦ А – гемицеллюлозы А, ГЦ Б – гемицеллюлозы Б. По оси абсцисс – концентрация, мг/г сухой массы, по оси ординат – виды

Липиды (суммарные липиды) (СЛ), выделенные из нативных клеток, состоят из гликолипидов (ГЛ), фосфолипидов (ФЛ) и нейтральных липидов (НЛ). Первые два типа – полярные – входят в состав липидного матрикса биологических мембран, последние являются источником энергетического и

метаболического резерва клетки. Концентрация СЛ в листьях пяти видов растений варьировала от 5 до 7, в генеративных побегах – от 7 до 10, в корневой системе – от 4 до 11 мг/г сырой массы, что свидетельствует о видо- и органоспецифичности данного показателя (таблица 1). В листьях растений концентрация СЛ у *P. media* и *P. major* была достоверно равной; в генеративных побегах – уменьшалась в ряду *P. lanceolata* > *P. uliginosa* > *P. stepposa* > *P. major* > *P. media*; в корневой части – аккумуляровались в большей степени у *P. major*, в меньшей – у *P. uliginosa*, *P. media* и *P. stepposa*.

Таблица 1 – Содержание липидов в отдельных органах представителей рода *Plantago* L.

Вид	Части растений	Липиды, мг/г сырой массы			
		ГЛ	ФЛ	НЛ	СЛ
<i>P. major</i>	листья	2,3±0,2	3,3±0,0	1,5±0,6	7,1±0,6
	генеративные побеги	2,2±0,1	1,5±0,2	3,5±0,5	7,5±0,5
	корни	1,3±0,1	3,9±0,4	4,3±0,5	9,5±1,1
<i>P. uliginosa</i>	листья	1,5±0,1	2,8±0,0	0,8±0,1	5,1±0,5
	генеративные побеги	2,7±0,1	2,9±0,2	3,7±0,6	9,2±0,9
	корни	1,5±0,2	1±0,1	2,2±0,2	5,6±0,5
<i>P. media</i>	листья	3,1±0,3	1,5±0,1	1,2±0,1	6,0±0,1
	генеративные побеги	3,9±0,1	1,5±0,1	2,9±0,1	7,0±0,4
	корни	1,5±0,1	1,4±0,1	3,8±0,3	5,5±0,2
<i>P. stepposa</i>	листья	2,4±0,7	1,4±0,0	2,1±0,6	6,9±0,5
	генеративные побеги	1,2±0,0	1,2±0,1	6,8±0,0	9,0±0,8
	корни	1,5±0,1	1,5±0,1	2,1±0,2	5,6±0,5
<i>P. lanceolata</i>	листья	2,5±0,1	1,3±0,0	1,5±0,1	5,3±0,5
	генеративные побеги	3,9±0,2	2,9±0,2	3,8±0,5	10,4±1,0
	корни	1,2±0,0	0,5±0,0	2,7±0,0	4,1±0,2

С изменением состава ЖК связывают участие мембран в адаптации растений к условиям обитания. Кроме обеспечения целостности мембран и оптимального уровня их текучести ЖК обуславливают включение и диффузное перемещение мембранных компонентов, активность мембраносвязанных ферментов, проницаемость и транспортные свойства. Доминирующими ЖК растений рода *Plantago* были С16:0, С18:2 и С18:3. Их содержание составляло в сумме 90-95%. Липиды листьев всех исследованных растений обогащены непредельными ЖК: С18:3 (47-56), С18:2 (12-17) и С18:1 (4-6% от фракции ЖК). В генеративных побегах и корнях больше, чем в листьях содержалось С18:2 (от 21 до 40 и от 37 до 50% соответственно). Практически для всех растений отмечена тенденция снижения концентрации С18:3 и соответственное увеличение относительного вклада С18:2 в ряду листья > генеративные побеги > корни.

В наибольшем количестве АК (витамин С) обнаружена в листьях и генеративных побегах *P. media* (1,8 и 1,9 мг/г сухой массы), что превышало эти

показатели у *P. major* в 3,3 и 3,1 раза соответственно; в корневой части – у *P. lanceolata* (выше в 1,6 раза).

Содержание хлорофиллов в листьях исследованных растений варьировало от 3,3 до 8,3 мг/г сухой массы и уменьшалось в ряду *P. major* > *P. media* > *P. lanceolata* > *P. uliginosa* > *P. stepposa*.

Содержание каротиноидов в листьях растений находилось в диапазоне от 1,1 до 2,3 мг/г сухой массы, которое можно представить рядом убывания: *P. major* = *P. lanceolata* > *P. media* > *P. stepposa* > *P. uliginosa*.

Фенольные соединения, проявляя антиоксидантные свойства наряду с каротиноидами и АК, накапливались больше в листьях всех видов растений, чем в генеративных побегах и корнях (88-166, 19-65 и 4-21 мг/г сухой массы соответственно; рисунок 2). Наибольшее их накопление в надземной части растений выявлено у *P. uliginosa* и *P. media*, что было выше, чем у вида *P. major*, на 10-30% соответственно, а в подземной – у *P. uliginosa*.

Сравнение с официальным видом показало, что растения исследованных видов могут использоваться в качестве возможных источников исследованных БАС: *P. media* и *P. uliginosa* – по содержанию ПС, *P. media* и *P. stepposa* – липидов, *P. media* – АК и хлорофиллов, *P. uliginosa* и *P. lanceolata* – каротиноидов и фенольных соединений, из которых наиболее перспективным является вид *P. uliginosa*

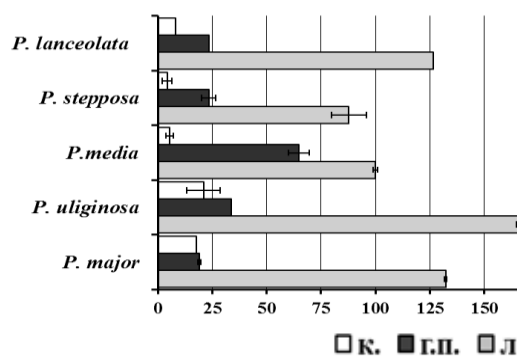


Рисунок 2 – Содержание фенольных соединений в отдельных органах представителей рода *Plantago* L.

к. – корни, г.п. – генеративные побеги, л. – листья. По оси абсцисс – концентрация, мг/г сухой массы; по оси ординат – виды

3.2. Сезонная динамика морфометрических и физиолого-биохимических характеристик *Plantago media*

Учитывая, что на протяжении онтогенеза в тканях растения неоднократно меняются типы метаболизма в соответствии с заложенной в нем генетической программой, реализация которой в значительной степени зависит от внешних факторов (Мокроносов, 1981), на примере *P. media* изучены сезонные изменения морфометрических и физиолого-биохимических параметров. На участке, где произрастали растения ЦП-1, показатели абиотических факторов (температурный режим и освещенность) были выше, чем на участке, где произрастали растения ЦП-2, при этом кислотность почв на обоих участках была одинаковой (таблица 2).

В условиях Среднего Поволжья начало вегетации приходится на конец апреля, а период цветения обычно начинается в конце мая и заканчивается в середине августа. Исследования проводили с июня по август, когда растения находились в стадии зацветания, полного цветения и отцветания.

В июне длина листьев у растений, произрастающих на свету, превышала длину листьев растений, произрастающих в тени, на 5%, а в июле листья растений ЦП-2 были длиннее листьев ЦП-1 на 50% (таблица 3).

Таблица 2 – Абиотические факторы в местах произрастания растений *P. media*

Характеристика	Время вегетации					
	Июнь		Июль		Август	
	ЦП-1	ЦП-2	ЦП-1	ЦП-2	ЦП-1	ЦП-2
Т воздуха, °С	36	30	33	24	33	24
Освещенность, лк·10 ³	64	45	41	20	60	25
pH почвы	6,3	6,4	6,8	6,8	6,8	6,9
Влажность почвы, %	12	19	10	12	8	11

Растения ЦП-2 были более оводнены, имели бóльшую скорость роста листа при меньшем показателе УППЛ и биомассе листьев. Следовательно, в течение летнего периода очевидны различия в размерах и массе отдельных частей растений, произрастающих в разных условиях.

Таблица 3 – Сезонные изменения морфометрических характеристик *P. media*

Характеристика	Время вегетации					
	Июнь		Июль		Август	
	ЦП-1	ЦП-2	ЦП-1	ЦП-2	ЦП-1	ЦП-2
Длина листа, мм	101,0±5,6	96,3±5	84,3±8,3	116,9±10,4	181,9±15,5	138,1±9,5
Ширина листа, мм	25,1±1,1	34±1,3	29,5±2,9	25,8±1,8	28,1±1,8	33,4±1,6
Площадь листа, см ²	18,6±1,7	22,7±1,6	18,6±1,8	22,3±2,2	37,2±3,7	32,2±2,9
УППЛ, мг/см ²	47,0±4,2	41,4±0,4	26,6±2,6	21,6±2,1	28,6±2,1	24,1±2,4
K _{роста} листа, Г/мм	5,9±0,3	9,5±0,9	4,5±0,4	3,0±0,1	4,9±0,3	8,2±0,2
M _{сух.вещ.} , %	23,7±0,1	17,4±0,1	26,8±1,6	22,7±0,1	29,4±0,2	22,9±0,2
Длина генерат. побега, мм	44,5±4,5	177,3±32	226,5±22,6	255,8±67,2	560±81,8	422,2±9,6
Длина корня, мм	118,5±17,1	159,1±17,1	99,0±7,5	136,3±19,5	94,3±10,3	121,3±87,4
M _{н.ч.} /M _{п.ч.}	1,3±0,1	1,9±0,2	1,9±0,2	2,3±0,5	3,6±0,9	3,4±1,2

Содержание хлорофиллов у растений ЦП-2 было выше, чем у растений ЦП-1. В июне концентрация этого компонента была максимальной: 4,5 и 6,9 мг/г сухой массы у растений ЦП-1 и ЦП-2 соответственно. Отношение Хл *a*/Хл *b* не

различалось у растений разных популяций и имело тенденцию к снижению в течение летнего периода (таблица 4).

Таблица 4 – Сезонная динамика содержания пигментов в листьях *P. media*

Пигменты	Содержание					
	Июнь		Июль		Август	
	ЦП-1	ЦП-2	ЦП-1	ЦП-2	ЦП-1	ЦП-2
Хл $a+b$, мг/г сухой массы	4,5±0,5	6,9±0,7	4,3±0,5	5,3±0,4	4,5±0,4	5,8±0,4
Хл a/b	1,4±0,0	1,4±0,0	1,4±0,1	1,3±0,0	1,3±0,0	1,2±0,0
Хл $a+b$ /Каротиноиды	3,1±0,0	5,0±0,0	3,7±0,3	3,7±0,0	3,7±0,0	3,7±0,1

В июне доля каротиноидов у растений ЦП-1 была выше, чем у растений ЦП-2. Вероятно, в условиях более высокой инсоляции на первый план выступает фотозащитная роль каротиноидов, тогда как в пигментном аппарате теневых растений каротиноиды выступают в качестве дополнительных светосборщиков (Стржалка, 2003).

Одним из критериев оценки физиологического состояния растений на уровне клетки является интенсивность образования продуктов ПОЛ (рисунок 3). Содержание МДА в июне у растений ЦП-1 и ЦП-2 не имело достоверных отличий. В середине и конце летнего периода в листьях растений ЦП-1 содержание МДА увеличивалось в 2-3 раза по сравнению с июнем, а в листьях ЦП-2 – вдвое к августу. Следовательно, процессы ПОЛ усиливались к периоду отцветания, но у растений освещенных мест обитания они начинались раньше.

Содержание липидов в разных органах растений максимальным было в июне.

Фракция ГЛ, основных структурных компонентов мембран тилакоидов, источника полиненасыщенных ЖК и углеводов, состояла из моногалактозилдиацилглицеринов (МГДГ), дигалактозилдиацилглицеринов (ДГДГ) и сульфохиновозилдиацилглицеринов (СХДГ). В листьях растений большее количество МГДГ и ДГДГ синтезировалось в июне, причем в растениях ЦП-1 их содержание было на 15% выше, чем в

Рисунок 4 – Сезонная динамика содержания гликолипидов в листьях *P. media*
 МГДГ-моногалактизилдиацилглицерины, ДГДГ- дигалактозилдиацилглицерины, СХДГ-сульфохиновозилдиацилглицерины. По оси абсцисс – месяц; по оси ординат – концентрация, мг/г сырой массы

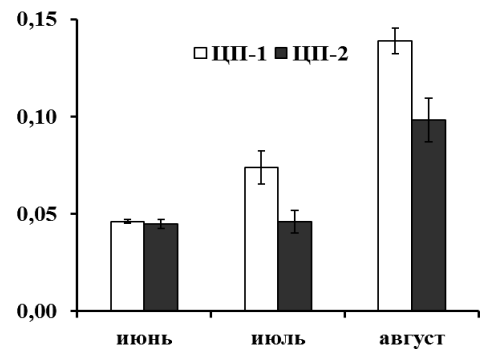
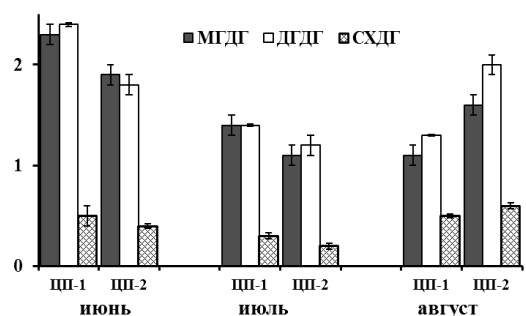


Рисунок 3 – Сезонная динамика содержания малонового диальдегида в листьях *P. media*

По оси абсцисс – время сезона вегетации, месяц; по оси ординат – концентрация, мкМ/г сырой массы



растениях ЦП-2 (рисунок 4). В июле содержание всех компонентов ГЛ снижалось, и практически нивелировались различия между растениями разных ЦП, но к августу состав ГЛ у растений ЦП-2 восстанавливался, что может свидетельствовать о структурных перестройках фотосинтетического аппарата в течение летнего периода.

В содержании ФЛ листьев изменения были связаны с фосфатидилхолинами (ФХ), фосфатидилглицеринами (ФГ), фосфатидилэтаноламинами (ФЭ) (рисунок 5).

Вклад ФХ в пул ФЛ листьев был максимальным в начале лета у растений ЦП-1 и ЦП-2, снижаясь к июлю с 50% до 40 и 44% соответственно. Максимальное содержание ФГ коррелировало с показателем $K_{\text{роста}}$ ($r = 0,86$ при $p < 0,01$), что может свидетельствовать об интенсивном формировании фотосинтетического аппарата растений, поскольку от данного типа липидов зависит организация гран тилакоидов (Мокроносков, 2006; Wada, Murata, 2009). Относительное содержание ФЭ в листьях растений ЦП-1 в течение лета снижалось на 10-15%, а в листьях ЦП-2 – оставалось постоянным.

Не менее интенсивные сезонные изменения происходили в составе НЛ. Так, в июле в листьях двух ЦП на 20% увеличивалось содержание диацилглицеринов (ДАГ) на фоне снижения стерина (Ст) (рисунок 6). В августе накапливалось содержание ТАГ, ЭС и Ст. Содержание НЛ в генеративных побегах было выше по сравнению с листьями у ЦП-1 и ЦП-2. Выявлена высокая степень корреляции содержания НЛ с площадью листа ($r = 0,94$ при $p < 0,05$) у ЦП-1 и ЦП-2, что может быть связано с образованием запасных органелл – липидных глобул, размер которых увеличивался по мере роста листьев (Murphy, 2011).

Максимальная концентрация АК наблюдалась в июле, когда отмечена наибольшая интенсивность процессов ПОЛ и меньшая оводненность листьев (рисунок 7 а). В отличие от АК содержание фенольных соединений снижалось к этому времени почти на 30% (рисунок 7 б). В динамике содержания ПС отмечена стойкая тенденция к увеличению содержания их суммы и отдельных фракций к концу летнего периода (рисунок 7 в).

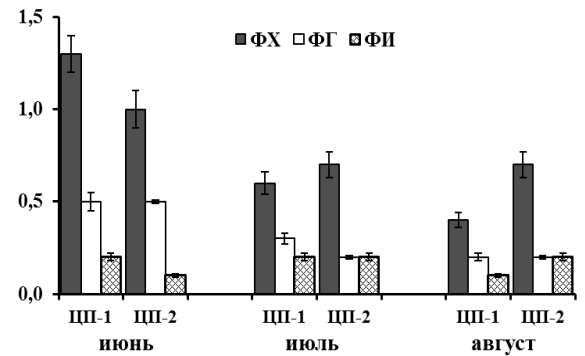


Рисунок 5 – Сезонная динамика содержания фосфолипидов в листьях *P. media*

ФХ – фосфотидилхолин, ФГ – фосфотидилглицерин, ФИ – фосфотидилинозид.

По оси абсцисс – месяц; по оси ординат – концентрация, мг/г сырой массы

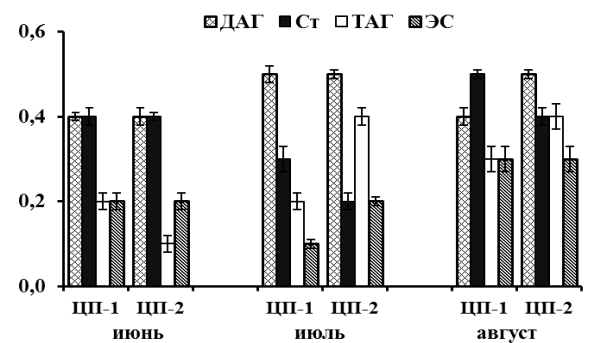


Рисунок 6 – Сезонная динамика содержания нейтральных липидов в листьях *P. media*

ДАГ – диацилглицерины, ТАГ – триацилглицерины, Ст – стерина, ЭС – эфиры стерина. По оси абсцисс – месяц, по оси ординат – концентрация, мг/г сырой массы

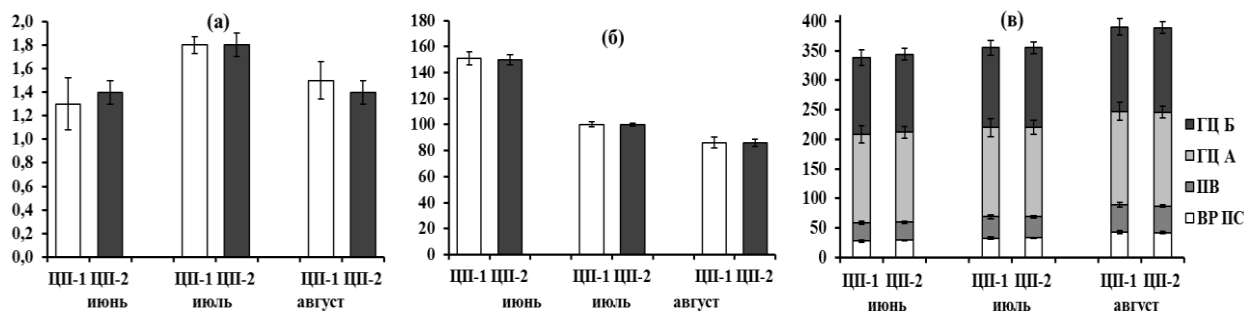


Рисунок 7 – Сезонная динамика содержания аскорбиновой кислоты (а), фенольных соединений (б) и полисахаридов (в) в листьях *P. media* обозначения см. на рис. 1. По оси абсцисс – месяц; по оси ординат – концентрация, мг/г сухой массы

3.3. Суточная динамика физиолого-биохимических характеристик листьев *Plantago media*

В естественных условиях произрастания растений постоянно меняются уровень освещенности, температура и другие условия. Приспособление растений при этом происходит в динамическом режиме, задаваемом периодом изменений (Кособрухов и др., 2009). Исследования суточной динамики физиолого-биохимических характеристик проводили на примере листьев *P. media*. В утренние часы содержание воды в листьях *P. media* было максимальным и снижалось к полудню: у растений ЦП-1 – с 81% до 72%, ЦП-2 – с 77% до 75% (рисунок 8). В вечернее время содержание воды в листьях растений ЦП-1 повышалось до 76%, а в листьях растений ЦП-2 оставалось на прежнем уровне.

В растениях ЦП-1, которые произрастали на более освещенном участке, уровень ПОЛ по сравнению с утренним временем увеличивался к 14 ч на 26% и снижался к вечеру до утренних значений (рисунок 9). Следовательно, более высокая температура и высокая интенсивность света, свойственные середине летнего дня, приводили к повышенному образованию в клетках активных форм кислорода и окислению органических молекул, включая липиды. У растений ЦП-2, произрастающих в затененном местообитании, водный баланс претерпевал меньшие изменения, а уровень ПОЛ в утреннее и дневное время не менялся. Характер изменения концентрации хлорофиллов *a+b* в течение дня у обоих типов растений различался. В листьях

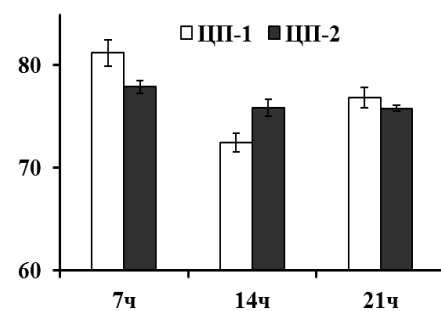


Рисунок 8 – Суточная динамика содержания воды в листьях *P. media*

По оси абсцисс – время суток, ч; по оси ординат – концентрация, %

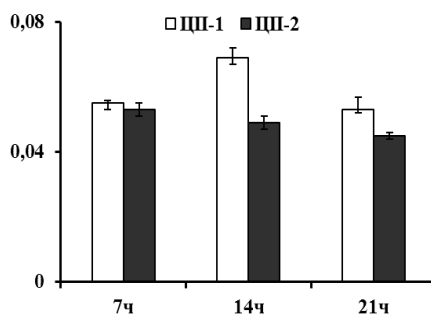


Рисунок 9 – Суточная динамика содержания МДА в листьях *P. media*

По оси абсцисс – время суток, ч; по оси ординат – концентрация, мкМ/г сырой массы

растений ЦП-1 в дневное время содержание зеленых пигментов было минимальным, а в листьях ЦП-2 – максимальным (таблица 5). Известно, что изменение содержания хлорофиллов в листьях растений обычно сопровождается изменением числа пластид и их размеров (Любименко, 1963).

Таблица 5 – Суточная динамика содержания пигментов в листьях *P. media*

Пигменты	Содержание					
	ЦП-1			ЦП-2		
	7 ч	14 ч	21 ч	7 ч	14 ч	21 ч
Хл <i>a</i> + <i>b</i> , мг/г сухой массы	4,9±0,1	4,0 ±0,1	4,2±0,1	5,1±0,1	6,0±0,1	5,2±0,0
Хл <i>a</i> /Хл <i>b</i>	1,2±0,3	1,5±0,1	1,6±0,1	1,6±0,1	1,5±0,1	1,5±0,1
Хл/каротиноиды	3,5±0,1	3,1±0,2	2,8±0,3	3,6±0,2	3,5±0,2	3,5±0,3

Отношение Хл *a*/Хл *b* оставалось, как правило, стабильным в течение суток для затененных растений. Отмечено, что в листьях растений *P. media*, произрастающих в условиях Самарской области, показатель Хл *a*/Хл *b* был ниже, чем у растений этого вида, произрастающих в условиях Южного Тимана (от 2,0 до 2,9) (Головки и др., 2011).

Наибольшее содержание как суммарных, так и ГЛ, наблюдалось у обоих типов растений в утреннее время. При этом содержание ГЛ у растений ЦП-1 к 14 ч снижалось и оставалось на этом же уровне до 21 ч, а у растений ЦП-2 снижалось в течение всего светового дня. Содержание ФЛ в листьях растений ЦП-1 уменьшалось к 14 ч (~20%), а в листьях растений ЦП-2 практически не менялось в течение дня (таблица 6).

Таблица 6. Суточная динамика содержания липидов в листьях растений *P. media*

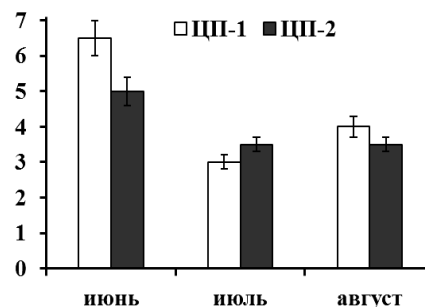
Время суток, ч	Популяции	Липиды, мг/г сырой массы (% от СЛ)			
		ГЛ	ФЛ	НЛ	СЛ
7	ЦП-1	7,5±0,7(62)	3,3±1,5(27)	1,2±0,1(9)	12,1±1,2
	ЦП-2	5,6±0,5(64)	2,1±0,2(24)	1,1±0,0(12)	8,8±0,8
14	ЦП-1	5,2±0,1(58)	2,6±0,1(29)	1,3±0,1(13)	8,9±0,3
	ЦП-2	4,2±0,1(53)	2,0±0,1(27)	1,5±0,1(20)	7,5±0,1
21	ЦП-1	5,3±1,3(62)	2,1±0,2(25)	0,8±0,0(13)	8,5±0,8
	ЦП-2	4,4±0,4(64)	0,8±0,0(12)	0,7±0,1(24)	6,9±0,6

Известно, что структурное состояние мембран зависит не только от количества липидов, но и от их соотношения (Крепс, 1981). Оказалось, что при общем снижении уровня ГЛ, относительный вклад отдельных компонентов был более стабильным. Так, содержание МГДГ во фракции ГЛ листьев растений ЦП-1 варьировало от 46 до 50%, в ЦП-2 – от 45 до 52%. При этом в листьях ЦП-2 вклад

МГДГ в пул ГЛ был максимальным в 14 ч на фоне низкого уровня ДГДГ при стабильном вкладе СХДГ. В отличие от ГЛ, состав ФЛ претерпевал большие изменения в течение дня. Особенно четко эта зависимость прослеживается у растений ЦП-1 на показателе отношения ФХ/ФЭ, что может быть связано с изменением путей биосинтеза ФХ или большей их подверженности процессам ПОЛ (рисунок 10).

Рисунок 10 – Суточная динамика соотношения ФХ/ФЭ в листьях *P. media*

ФХ – фосфатидилхолин, ФЭ – фосфатидилэтаноламин. По оси абсцисс – время суток, ч; по оси ординат – значение соотношения



В содержании практически всех компонентов НЛ отмечена высокая степень суточной вариабельности. Наиболее характерным было увеличение ДАГ и уменьшение концентрации Ст.

В середине дня также отмечено двукратное увеличение содержания АК и некоторое снижение концентрации ПС. Достоверных изменений содержания фенольных соединений не обнаружено (рисунок 11).

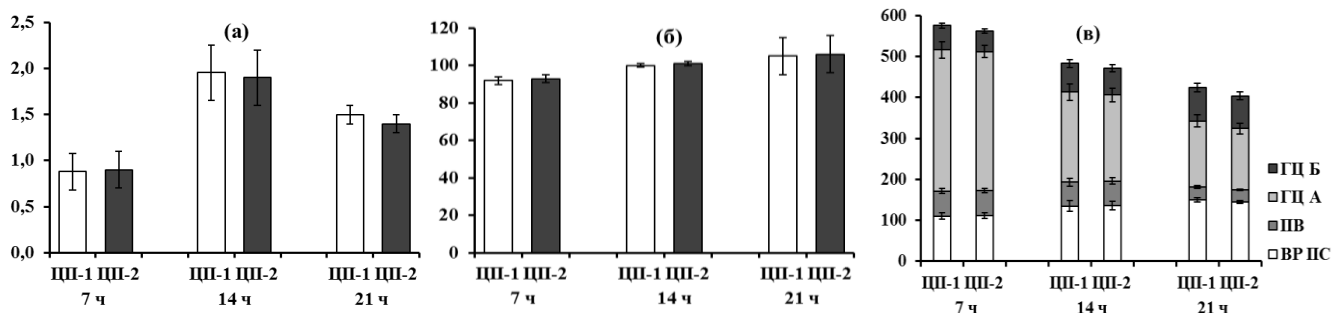


Рисунок 11 – Суточная динамика содержания аскорбиновой кислоты (а), фенольных соединений (б) и полисахаридов (в) в листьях *P. media* обозначения см. на рис. 1. По оси абсцисс – время суток, ч; по оси ординат – концентрация, мг/г сухой массы

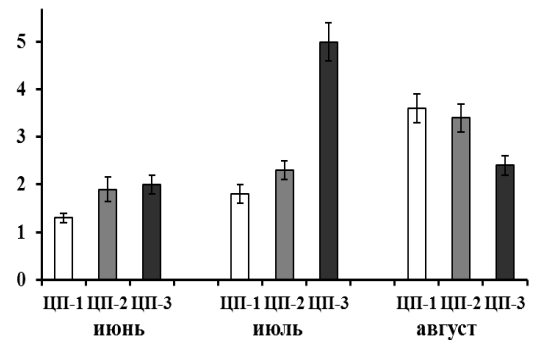
3.4. Изменение морфометрических и физиолого-биохимических характеристик *Plantago media* под влиянием условий произрастания

Влияние «условно загрязненной среды» на исследуемые характеристики изучено при сравнении растений, собранных в городских условиях (ЦП-3) и в «условно чистой среде» в условиях национального парка (ЦП-1,-2) в течение трех летних месяцев. Площадь листьев, длина побегов и корней растений ЦП-3 были больше по сравнению с растениями ЦП-1,-2. В июле надземная биомасса растений ЦП-3 накапливалась более интенсивно (рисунок 12).

Состав и количество ГЛ у растений ЦП-3 не отличался от растений ЦП-1,-2, т.е. городские условия не оказывали существенного влияния на состав липидов, отвечающих за формирование мембран фотосинтетического аппарата.

Рисунок 12 – Соотношение биомассы надземной и подземной частей *P. media*

По оси абсцисс – месяц; по оси ординат – значение соотношения

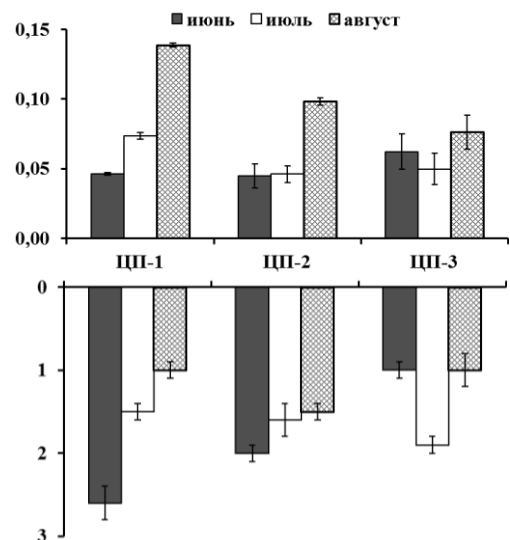


В составе ФЛ более высоким был вклад ФХ: 40-60% от фракции ФЛ – у растений ЦП-3 и 40-50% – у ЦП-1,-2. Более интенсивные изменения показаны в концентрации ФЭ у растений ЦП-3 (5-30%) по сравнению с растениями ЦП-1,-2 (12-18%).

Уровень ПОЛ у растений ЦП-3 был выше, чем у растений ЦП-1,-2, в течение всего периода (рисунок 13). Если сравнить этот показатель с содержанием ФЛ, то очевидна их взаимосвязь, особенно четко прослеживаемая у растений, произрастающих на свету, и у растений, произрастающих в «условно загрязненной среде»: увеличение уровня ПОЛ обратно пропорционально содержанию ФЛ.

Рисунок 13 – Содержание малонового диальдегида (прямой порядок оси ординат) и фосфолипидов (обратный порядок оси ординат) в листьях *P. media*

По оси абсцисс – ценопопуляции; по оси ординат: прямой порядок – концентрация, мкМ/г сырой массы; обратный порядок – концентрация, мг/г сырой массы



В городских условиях наблюдалась более низкая концентрация фотосинтетических пигментов при достоверно одинаковой концентрации каротиноидов в течение летнего периода (таблица 7).

Таблица 7 – Содержание фотосинтетических пигментов в листьях *P. media*

Пигменты	Содержание								
	Июнь			Июль			Август		
	ЦП-1	ЦП-2	ЦП-3	ЦП-1	ЦП-2	ЦП-3	ЦП-1	ЦП-2	ЦП-3
Хл <i>a+b</i> , мг/г сухой массы	4,5±0,5	6,9±0,7	4,0±0,4	4,3±0,5	5,3±0,4	3,6±0,6	4,5±0,4	5,8±0,4	3,8±0,3
Хл <i>a/b</i>	1,4±0,0	1,4±0,0	1,4±0,2	1,4±0,1	1,3±0,0	1,7±0,0	1,3±0,0	1,2±0,0	1,5±0,0
Хл/Каротиноиды	3,1±0,0	5,0±0,0	3,8±0,2	3,7±0,3	3,7±0,0	4,4±0,2	3,7±0,0	3,7±0,1	3,9±0,1

Низкий уровень содержания хлорофиллов, но увеличение их соотношения в растениях ЦП-3 по сравнению с растениями ЦП-1,-2 может быть вызвано приспособлением пигментного аппарата листьев к условиям обитания (Максимова, 2007; Терлеева, 2011).

В ЦП-3 содержание АК и ПС было на 30% ниже, чем в ЦП-1,-2, в то время как содержание фенольных соединений – выше на 20% (рисунок 14).

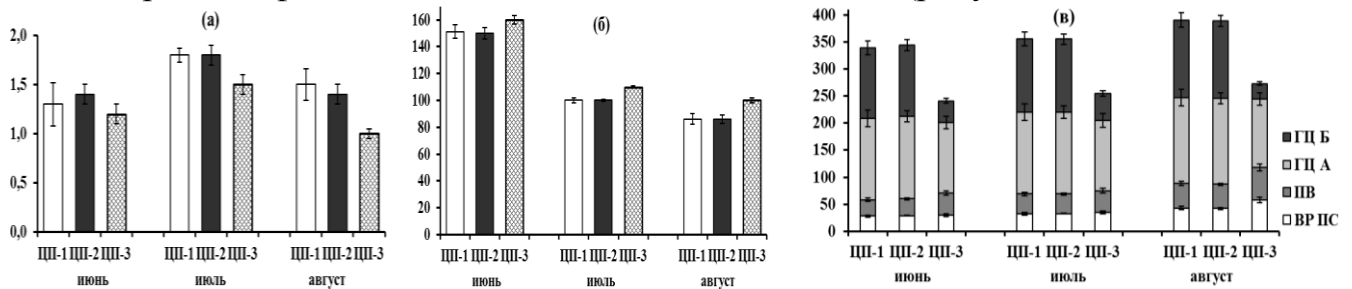


Рисунок 14 – Содержание аскорбиновой кислоты (а), фенольных соединений (б), полисахаридов (в) в листьях *P. media*

обозначения см. на рис. 1. По оси абсцисс – места произрастания; по оси ординат – концентрация, мг/г сухой массы

Учитывая, что *P. media* имеет широкий ареал, были проанализированы растения из разных географических районов в одинаковой фазе онтогенеза. В результате были установлены отличия: содержание липидов в листьях и корневой части растений, произрастающих в Кемеровской области, было в 2 раза больше, чем в растениях Самарской области; отмечен более высокий вклад МГДГ (на 12%) и низкий ДГДГ (на 12%) в пул ГЛ; большой вклад ФХ (на 7%) во фракцию ФЛ и высокое содержание С18:3 (на 10%) в пуле ЖК. В растениях, произрастающих в Самарской области, наблюдали более высокую концентрацию АК (на 15% выше, чем в растениях из Кемеровской области), а фенольных соединений и ПС – ниже в 1,5 и 3,8 раза соответственно. Отношение Хл *a*/Хл *b* в листьях растений *P. media*, произрастающих в условиях Кемеровской области – 2,5 – также как и в растениях, произрастающих в условиях Южного Тимана, было выше, чем у растений Самарской области.

3.5. Взаимосвязь условий обитания и структурно-функциональных свойств *Plantago media*

Как видно из представленных данных, исследованные растения рода *Plantago* отличаются видо- и органоспецифичностью в отношении морфометрических параметров и структурно-функциональных компонентов, используемых в качестве БАС. На примере листьев *P. media* установлено, что на количественные показатели этих характеристик оказывают влияние факторы среды произрастания, интегрированные в фотопериод (суточная динамика), вегетационный период (сезонная динамика) и пространственную разобщенность (географо-климатические условия). Использование метода канонического анализа соответствий (ССА, или Canonical Correspondence Analysis) позволило наглядно продемонстрировать взаимосвязь между компонентами, поддерживающими

жизненно важные функции клетки и организма и используемыми в качестве БАС, с параметрами роста (рисунок 15).

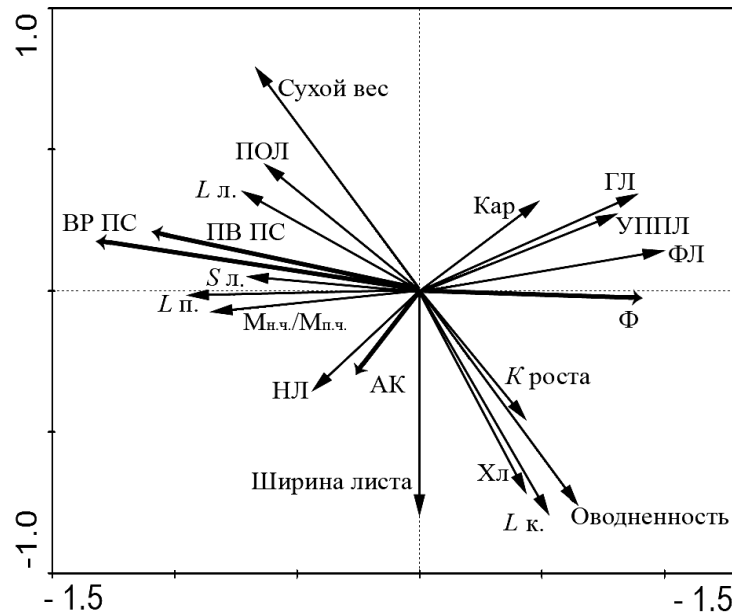


Рисунок 15 – Ординационная ССА-диаграмма взаимосвязи морфометрических и структурно-функциональных характеристик *P. media*

обозначения: ГЛ – гликолипиды, Кар – каротиноиды, НЛ – нейтральные липиды, ПОЛ – перекисное окисление липидов, УППЛ – удельная поверхностная площадь листа, ФЛ – фосфолипиды, Хл – хлорофиллы, $L_{п.}$ – длина генеративного побега, $L_{к.}$ – длина корня, $L_{л.}$ – длина листа, $S_{л.}$ – площадь листа, АК – аскорбиновая кислота, ВР ПС – водорастворимые полисахариды, ПВ ПС – пектиновые вещества полисахаридов, Ф – фенольные соединения.

Так, аккумуляция вторичных метаболитов – фенольных соединений и каротиноидов, тесно связана с концентрацией продуктов первичного синтеза – ФЛ и ГЛ, что в свою очередь, сопряжено с показателем УППЛ; накопление ВР ПС и ПВ зависит от линейных размеров и биомассы листьев, уровня ПОЛ; концентрация хлорофиллов, связанная с $K_{роста}$, зависит от степени оводненности листьев; содержание АК обратно пропорционально накоплению фенольных соединений и каротиноидов.

Аналогичным методом установлена связь некоторых средневзвешенных биохимических и морфометрических параметров с градиентом факторов среды и их комбинации. Например, повышенные температура и интенсивность света приводили к накоплению в листьях НЛ и каротиноидов; с повышением влажности почвы увеличивалась оводненность листьев, $K_{роста}$ и длина корня.

Выявленные закономерности могут быть полезными для оптимизации времени сбора целевых БАС в лекарственном сырье, а также оценке их потенциала в зависимости от погодных или климатических условий.

ВЫВОДЫ

1. На основе комплексного исследования морфометрических и физиолого-биохимических характеристик пяти видов рода *Plantago* L. установлено сходство

качественного и различия количественного состава биологически активных соединений. Обнаружено, что содержание водорастворимых полисахаридов в листьях *P. uliginosa* превышает на 30% аналогичный показатель фармакопейного вида *P. major*. Содержание аскорбиновой кислоты в надземной части *P. media* и корнях *P. lanceolata* в 2-3 раза выше, чем у *P. major*. Общее содержание липидов, хлорофиллов и каротиноидов в листьях четырех исследованных видов рода *Plantago*, как правило, находится на более низком уровне, чем у *P. major*.

2. Выявлена взаимосвязь между содержанием биологически активных соединений и периодом вегетации растений *P. media*. В течение летнего периода монотонно возрастает содержание полисахаридов, уменьшается содержание фенольных соединений, а зависимость содержания аскорбиновой кислоты имеет экстремальный характер с максимумом в самый жаркий период времени. С увеличением времени вегетации растений возрастает интенсивность процессов перекисного окисления липидов, что ведет к снижению общего содержания фосфолипидов. Максимальное содержание гликолипидов соответствует началу лета и коррелирует с константой роста листьев, а нейтральных липидов – концу лета одновременно с ростом площади листа. Содержание хлорофиллов, гликолипидов и состав жирных кислот суммарных липидов остается на относительно неизменном уровне.

3. На основании исследования суточной динамики физиолого-биохимических показателей в листьях *P. media* установлено, что в полуденное время на 15-30% снижается общее содержание хлорофиллов, липидов, полисахаридов и существенно увеличивается концентрация аскорбиновой кислоты. Эти изменения происходят на фоне 15% снижения содержания воды с одновременным повышением уровня перекисного окисления липидов.

4. При сравнении морфометрических и структурно-функциональных характеристик растений *P. media*, произрастающих в разных световых и температурных условиях, выявлено, что с увеличением интенсивности света и температуры повышается уровень перекисного окисления липидов (на 30%), показатель удельной поверхностной плотности листьев (на 15-27%) за счет снижения содержания воды. Одновременно наблюдается снижение общего содержания хлорофиллов и полярных липидов (на 15-25%).

5. Найдено, что растения, произрастающие в «условно загрязненной» урбосреде, как правило, характеризуются более развитыми листьями и корневой системой, а также пониженной концентрацией исследуемых биологически активных компонентов по сравнению с растениями из «условно чистых» местообитаний.

6. Полученные результаты являются основой для разработки практических рекомендаций по определению оптимального времени сбора лекарственных растений рода *Plantago* и выбора условий их произрастания. Растения вида *Plantago uliginosa* рекомендованы в качестве перспективного источника водорастворимых полисахаридов и других биологически активных соединений для производства лекарственных препаратов.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

*-публикации в печатных изданиях, рекомендованных Перечнем ВАК РФ

1. Гребенкина Т.М., Розенцвет О.А., Нестеров В.Н. Влияние городских условий на морфологические и физиолого-биохимические показатели *Plantago media* L. // Материалы Всерос. симпоз. «Экология мегаполисов фундаментальные основы и инновационные технологии». – М., 2011. – С. 48.

2. Гребенкина Т.М., Нестеров В.Н., Розенцвет О.А., Богданова Е.С. Суточная динамика содержания липидов в листьях *Plantago media* L. // VII съезд ОФР России «Физиология растений – фундаментальная основа экологии и инновационных биотехнологий» и междунар. науч. шк. «Инновации в биологии для развития биоиндустрии сельскохозяйственной продукции»: материалы докл. Часть I. – Н. Новгород. 2011. – С. 199-200.

3.* Гребенкина Т.М., Нестеров В.Н., Розенцвет О.А., Богданова Е.С. Липиды листьев *Plantago media* (L.) // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2011. – Т. 13, № 5. – С. 130-133.

4. Гребенкина Т.М. Влияние городской среды на структурное и функциональное состояние лекарственных растений // Медико-биологические процессы адаптации: материалы междунар. науч.-практ. конф. – Сухум, 2012. – С. 43-44.

5.* Гребенкина Т.М., Розенцвет О.А., Нестеров В.Н., Богданова Е.С. Изменение состава липидов и пигментов *Plantago media* (PLANTAGINACEAE) в течение светлого времени суток // Растительные ресурсы. – 2012. – № 4. – С. 565-578.

6.* Розенцвет О.А., Гребенкина Т.М., Нестеров В.Н., Богданова Е.С. Специфичность распределения биологически активных соединений в разных органах *Plantago media* // Аграрная Россия. – 2012. – № 9. – С. 19-23.

7.* Розенцвет О.А., Нестеров В.Н., Богданова Е.С., Гребенкина Т.М., Головки Т.К. Влияние кратковременных и продолжительных колебаний факторов среды на состав липидов *Plantago media* L. в условиях Южного Тимана // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2012. Т. – Т. 14, № 1 (3). – С. 791-799.

8. Гребенкина Т.М., Нестеров В.Н., Богданова Е.С., Саксонов С.В., Розенцвет О.А. Сезонная динамика морфометрических параметров и мембранных глицеролипидов *Plantago media* (Plantaginaceae) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2012. – Т. 22, № 1. – С. 24-38.

9. Гребенкина Т.М., Розенцвет О.А., Нестеров В.Н., Богданова Е.С. Динамика морфометрических и физиолого-биохимических показателей *Plantago media*. // Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием «Инновационные направления современной физиологии растений». – М., 2013. – С. 141-142.

10. Гребенкина Т.М., Розенцвет О.А. Физиолого-биохимические и морфометрические свойства растений рода *Plantago* L. // Материалы XIII съезда Русского ботанического общества «Современная ботаника в России». – Тольятти, 2013. – С. 75-77.

11. Розенцвет О.А., Гребенкина Т.М. Физиолого-биохимические свойства *Plantago media* // Материалы VIII Всерос. конф. «Химия и технология растительных веществ». – Калининград, 2013. – С. 191.

12. Гребенкина Т.М., Нестеров В.Н., Богданова Е.С., Розенцвет О.А. Структурно-функциональное состояние растений *Plantago media* в условиях городской среды // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2013. – Т. 22, № 4. – С. 21-26.