

Орлова Юлия Викторовна

Экофизиологическая характеристика
***Artemisia lerchiana* Web.**
в условиях Нижнего Поволжья

03.00.12 – Физиология и биохимия растений

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва - 2009

Работа выполнена в Лаборатории физиологии и биохимии растений Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН, в Лаборатории солевого обмена и солеустойчивости Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, на Кафедре ботаники и МПБ ГОУ ВПО «Волгоградский государственный педагогический университет».

НАУЧНЫЙ РУКОВОДИТЕЛЬ: доктор биологических наук, профессор
Кириченко Евгений Борисович

ОФИЦИАЛЬНЫЕ ОППОНЕНТЫ:

доктор биологических наук,
профессор Кренделёва Татьяна Евгеньевна

доктор биологических наук, Тараканов Иван Германович

ВЕДУЩАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ: Казанский институт биохимии и биофизики КНЦ РАН.

Защита диссертации состоится «11» декабря 2009 г. в 15 ч 30 мин на заседании Диссертационного Совета Д 501.001.46 в Московском Государственном Университете имени Н.В. Ломоносова, по адресу: 119991 г. Москва, Ленинские горы д.1. к. 12. Биологический факультет МГУ, аудитория М-1.

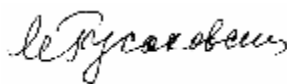
Факс: (495) 939-43-09

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета МГУ имени Н.В. Ломоносова.

Автореферат разослан 11 ноября 2009 г.

Ученый секретарь

Диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Гусаковская М.А.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Жизнеспособность вида определяется наличием механизмов, обеспечивающих его устойчивость к комплексу неблагоприятных факторов окружающей среды биотической и абиотической природы. Приспособления к неблагоприятным факторам, проявляющиеся на разных уровнях структурной и функциональной организации растения, сформировались под действием этих факторов в результате длительного процесса естественного отбора и коэволюции с другими обитающими на данной территории видами (Гамалей, Шереметьев, 2008). Среди последних важное место занимают растения-конкуренты, подавление которых не только является частью программы выживания вида, но и обеспечивает его доминирование в фитоценозах (Grime, 2001). Вопросы устойчивости растений к действию стрессовых факторов, повышения продуктивности растений в неблагоприятных условиях среды и взаимоотношений с другими видами привлекают все более пристальное внимание исследователей. Однако, в исследованиях такого рода, как правило, рассматриваются механизмы устойчивости растений к отдельным стрессовым факторам (Kaplan et al., 2007; Kim et al., 2007; Baxter et al., 2007), а не к их комплексному действию (Mittler, 2006). Тем не менее, способность вида занимать определенные экологические ниши, входить в состав того или иного растительного сообщества и завоевывать территорию, подавляя другие виды, зависит от совокупности всех механизмов, отвечающих за устойчивость и конкурентоспособность. Наличие эффективно функционирующих защитных механизмов у растений проявляется в особенностях их структурной организации и функций (Гамалей, 2004). Отсюда следует, что изучение морфологии, анатомии и ультраструктуры растений отдельного вида, его частной физиологии и биохимии в условиях среды его обитания важно для выявления механизмов, лежащих в основе его приспособления к внешним факторам. Такие исследования важны и с прикладной точки зрения. Рациональное использование растительных ресурсов требует знания эколого-физиологических и биохимических особенностей растений, обитающих на данной территории.

На территории Нижнего Поволжья, где проводилось данное исследование, видовой состав растительных сообществ сформировался в условиях недостатка влаги и элементов минерального питания, высоких температур и избыточной инсоляции. Часто встречается почвенное засоление. Господствующим типом растительности в Нижнем Поволжье являются степи. В составе растительного покрова опустыненных степей доминирующую роль играют полыни подрода *Seriphidium* (Bess.) Peterm., ярким представителем которого является *Artemisia lerchiana* (Web.) (полынь белая или полынь Лерха). Данный вид в пределах своего географического ареала входит в состав различных природных комплексов и фитоценозов (Сагалаев, 2000).

Artemisia lerchiana встречается от Нижнего Дона и Волги до южных границ Центрально-Казахстанского мелкосопочника, характерна для плакорных пространств с солонцеватыми светло-каштановыми почвами. Это растение является

кододоминантом широко распространенных в подзоне сухих степей полынно-типчачково-ковыльных сообществ, а в подзоне опустыненных степей образует комплексы с доминированием лерхопопынных ценозов (Сафронова, 2003, 2006).

Исследования частной физиологии и биохимии, а также морфологических и анатомических особенностей *A. lerchiana* важны для понимания механизмов устойчивости растений к условиям сухих степей Нижнего Поволжья. Полученные данные позволят обосновать экологическую пластичность данного вида и приблизиться к пониманию его господствующего положения в степных растительных сообществах. Эколого-физиологической характеристике этого вида полыни и посвящена данная работа.

Цель и задачи исследования. Выявить структурно-функциональные адаптации *Artemisia lerchiana*, обеспечивающие её жизнеспособность в условиях сухих степей Нижнего Поволжья. При этом предполагалось решить следующие задачи: исследовать в природных и лабораторных условиях

- морфолого-анатомические особенности листовой пластинки и ультраструктуру клеток листьев полыни белой;
- её рост и продуктивность;
- водный статус;
- пигментный комплекс и фотосинтетическую функцию;
- участие ионов, растворимых углеводов и полиспиртов в регуляции осмотического давления клеток;
- содержание и компонентный состав эфирного масла.

Научная новизна. Впервые получены данные, раскрывающие эколого-физиологические и биохимические особенности *Artemisia lerchiana*, которые позволяют ей выживать и доминировать при действии стрессовых факторов в условиях сухих степей Нижнего Поволжья. К числу этих особенностей относятся: уход в покой в период максимального напряжения стрессовых факторов (в середине вегетации), устойчивость фотосинтетического аппарата к избытку инсоляции и низкому водному потенциалу почвы; способность в условиях засухи и почвенного засоления накапливать в клетках ионы натрия и хлора и создавать градиент водного потенциала в системе почва-корень-побег за счет градиентного распределения ионов калия и осмолитов органической природы; способность продуцировать эфирное масло, ряду компонентов которого отводят защитную роль (аллелопатическое, фунгицидное, бактерицидное и антиоксидантное действие).

Теоретическая и практическая ценность работы.

Работа носит фундаментальный характер и имеет научно-теоретическую и практическую значимость. Полученные результаты раскрывают механизмы, позволяющие *Artemisia lerchiana* адаптироваться к стрессовым воздействиям аридного климата, доминировать в степных и полупустынных фитоценозах и заселять большие территории Нижнего Поволжья. Знание частной физиологии и биохимии *A. lerchiana* даст возможность рационально использовать этот вид в кормовых и

пищевых целях, а также в качестве сырьевого источника различных ценных соединений. Полученная информация о *A. lerchiana* может быть использована при конструировании искусственных фитоценозов, предназначенных для фиторемедиации земель с высокой антропогенной нагрузкой. Полученные результаты могут быть использованы в учебных курсах по физиологии растений на биологических факультетах университетов и в ВУЗах сельскохозяйственного профиля.

Апробация работы. Материалы диссертационной работы были доложены на следующих научных конференциях: Региональная научно-теоретическая конференция молодых ученых ВГПУ, 2004, Волгоград; Международная конференция, посвящённая 60-летию Главного ботанического сада РАН, 2005, Москва; XV Congress of the Federation of European Societies of Plant Biology (FESPB), 2006, Lyon; III международный симпозиум под эгидой Юнеско «Проблемы биохимии, радиационной и космической биологии», посвященный 100-летию со дня рождения академика Н.М. Сисакяна, 2007, Дубна; VI съезд ОФР, Международная конференция «Физиология растений 21 века: от молекул до экосистем», 2007, Сыктывкар; годовичное собрание ОФР и Международная конференция «Физико-химические основы структурно-функциональной организации растений», 2008, Екатеринбург; XVI Congress of the Federation of European Societies of Plant Biology (FESPB), 2008, Tampere, Finland.

Научные публикации по теме диссертации. По материалам диссертации опубликовано 12 работ, в том числе 3 статьи в рецензируемых журналах, входящих в перечень изданий, рекомендуемых ВАК.

Структура и объем работы. Диссертационная работа состоит из введения, обзора литературы, экспериментальной части, включающей 6 разделов, заключения, выводов и списка цитируемой литературы (250 работ, в том числе 150 иностранных). Работа изложена на 150 страницах, содержит 14 таблиц, 23 рисунка.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектом исследования был вид *Artemisia lerchiana*, сем. *Asteraceae*. **Район исследования** расположен в степной зоне Волгоградской области. Материал собирали в южных окрестностях г. Волгограда, в балке Песчаной (Волгоградская ценопопуляция), в окрестностях п. Эльтон Палласовского р-на на северо-восточном берегу оз. Эльтон (Эльтонская ценопопуляция), в окрестностях п. Захаровка, Ольховского р-на, по правому берегу р. Иловля (Иловлинская ценопопуляция). Волгоградская и Эльтонская ценопопуляции характеризуются преобладанием светлокаштановых супесчаных почв с разной степенью засоления, а Иловлинская – слабогумусированных супесчаных почв на подстилающей меловой породе, также содержащих разное количество солей. **Информацию о гидротермических условиях** на территориях ценопопуляций получали по данным метеостанций «Волгоград-СХИ» и «Ольховка» Волгоградского гидрометцентра. **Биологическую продуктивность** *A.*

lerchiana определяли по сухой биомассе побегов. Для этой цели собирали по 20 растений средневозрастного генеративного состояния (g_2), выровненных по общему габитусу, срезали надземную часть, делили на побеги и взвешивали. Содержание воды в побегах определяли по разнице между сырой и сухой биомассой побегов. Удельную поверхностную плотность листьев (УППЛ) определяли как отношение сухой массы листьев к их площади. Площадь листьев рассчитывали по методике Шереметьева (2005), используя данные по сухой биомассе листьев и содержанию в них воды. Содержание хлорофиллов a , b и каротиноидов в листьях определяли в спиртовых экстрактах, спектрофотометрическим методом. Концентрацию хлорофиллов рассчитывали согласно (Wintermans, De Mots, 1965), а каротиноидов – по формуле (Wettstein, 1957). Определение содержания Na^+ , K^+ и Cl^- в органах проводили в водных экстрактах. Концентрации Na^+ и K^+ в экстрактах определяли с помощью атомного абсорбционного спектрофотометра (Hitachi 207, Япония), а концентрации Cl^- титрованием ионами ртути по ГОСТ Р 4245-72, используя полуавтоматическую бюретку Top Buret H (Eppendorf, Германия). В оранжерее растения выращивали при естественном освещении в песчаной культуре на среде Робинсона и Даунтона (Robinson, Downton, 1985), содержащей NaCl в концентрациях 3 (контроль), 250, 500, 800 и 1000 mM. Для анализов использовали растения 80-дневного возраста. Содержание моно-, ди-, и трисахаридов, а также полиспиртов – глицерина и маннита в органах растений определяли методом жидкостной хроматографии в соответствии с методикой, описанной в работе (Vratny et al., 1980).

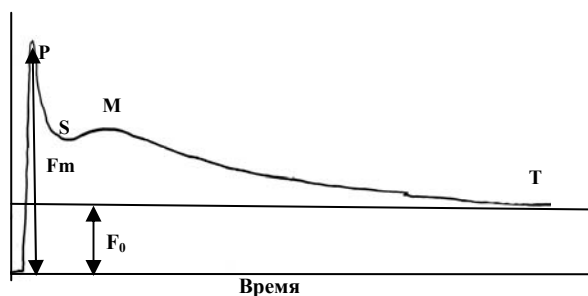


Рис. 1. Кривая индукции флуоресценции хлорофилла интактного листа *A. lerchiana*

Оценку функционального состояния фотосинтетического аппарата растений в условиях гиперосмотического солевого шока проводили по параметрам кривых индукции флуоресценции хлорофилла полученных с помощью установки, собранной на кафедре физиологии растений биологического факультета МГУ. (Гавриленко, Жигалова, 2006). Были определены: потенциальный квантовый выход первичного разделения зарядов в ФС 2 (Gently et al., 1989) по отношению $[(F_m - F_0)/F_m] = F_v/F_m$; скорость фотохимического тушения флуоресценции на участке её быстрого спада PS и время достижения стационарного состояния флуоресценции T (рис. 1).

Исследование ультраструктуры клеток листьев проводили методом трансмиссионной электронной микроскопии. Образцы подготавливали в соответствии со стандартной методикой (Куркова, 1994). Срезы просматривали с помощью электронного микроскопа JEM-100x, Япония. Для исследования микроструктуры листьев, листовые пластинки фиксировали в фиксаторе Карнуа, заключали в парафин по стандартной методике (Барыкина и др., 2004). Поперечные срезы, окрашенные карболовым фуксином и пикроиндигокармином (Аксенов, 1967)

изучали с помощью микроскопа AxioPlan-2 Carl Zeiss. Изучение строения эпидермы листа осуществляли методом сканирующей электронной микроскопии с помощью микроскопа LEO-1430 VP. Автофлуоресценцию эфиромасличных желез нативных листьев наблюдали с помощью микроскопа Carl Zeiss Axio Imager1, со светофильтром FITC. Эфирное масло получали методом гидродистилляции из сухой надземной массы растений, а его качественный состав определяли методом хромато-масс-спектрометрии на приборе PolarisQ (ThermoFinnigan, США).

Статистическая обработка результатов. На графиках и в таблицах представлены средние арифметические значения и их стандартные отклонения ($P=0,95$).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

1. Морфолого-анатомические особенности *A. lerchiana*

Морфологические и анатомические особенности *A. lerchiana* характерны для растений ксерофитов. Ниже перечислены ксероморфные признаки полыни белой, проявляющиеся на анатомическом уровне. К ним относятся: (а) густое опушение листьев и стеблей генеративных и вегетативных побегов, (б) мелкоклеточная покровная ткань, (в) изопалисадный мезофилл, (г) толстая наружная стенка эпидермиса с хорошо развитой кутикулой, (д) апопластный тип загрузки флоэмы. На некоторых из этих признаков остановимся более подробно. Лист амфистоматический (рис. 2б). Эпидерма мелкоклеточная, наружная стенка эпидермальных клеток утолщенная (0,2 мкм), кутикула толстая (0,8-1 мкм) (рис. 2в). Опушение образовано Т-образными кроющими трихомами (рис. 2а). Волоски отражают солнечные лучи, и этим предохраняет лист от нагревания, излишнего испарения, а также защищают фотосинтетический аппарат от избытка света (Лотова и др., 2007). В эпидерме присутствуют эфиромасличные железки (рис. 2б). Под эпидермой располагается изопалисадный мезофилл (рис. 2в). Палисадная хлоренхима 2-3-х слойная. Единственный проводящий пучок конечных сегментов листа имеет однослойную паренхимную обкладку со средним размером клеток 13 мкм (рис. 2в). При выращивании полыни в песчаной культуре с высоким содержанием NaCl (800 мМ), т.е. в условиях пониженного водного потенциала мезофилла за счет центральной вакуоли. При засолении, таким образом, у *A. lerchiana* проявлялись свойства, характерные для суккулентов. Это существенно отличает полынь белую от мезофитов, клетки которых теряют воду в условиях водного дефицита (Нобел, 1973, с.25-88).

Во флоэме мелких жилок листа обнаружены крупные клетки-спутницы закрытого типа (*transfer cells*), для которых характерно минимальное количество плазмодесменных связей с клетками мезофилла. Характерным признаком этих клеток является апопластный лабиринт (рис. 2д). В них всегда присутствуют хлоропласты, митохондрии, одна или несколько вакуолей (рис. 2е). Такая структурная организация флоэмы характерна для большинства апопластных растений, т.е. растений, использующих апопласт в качестве промежуточного накопителя ассимилятов перед их загрузкой во флоэму (Гамалей, 2004). При этом вода и вещества, содержащиеся в

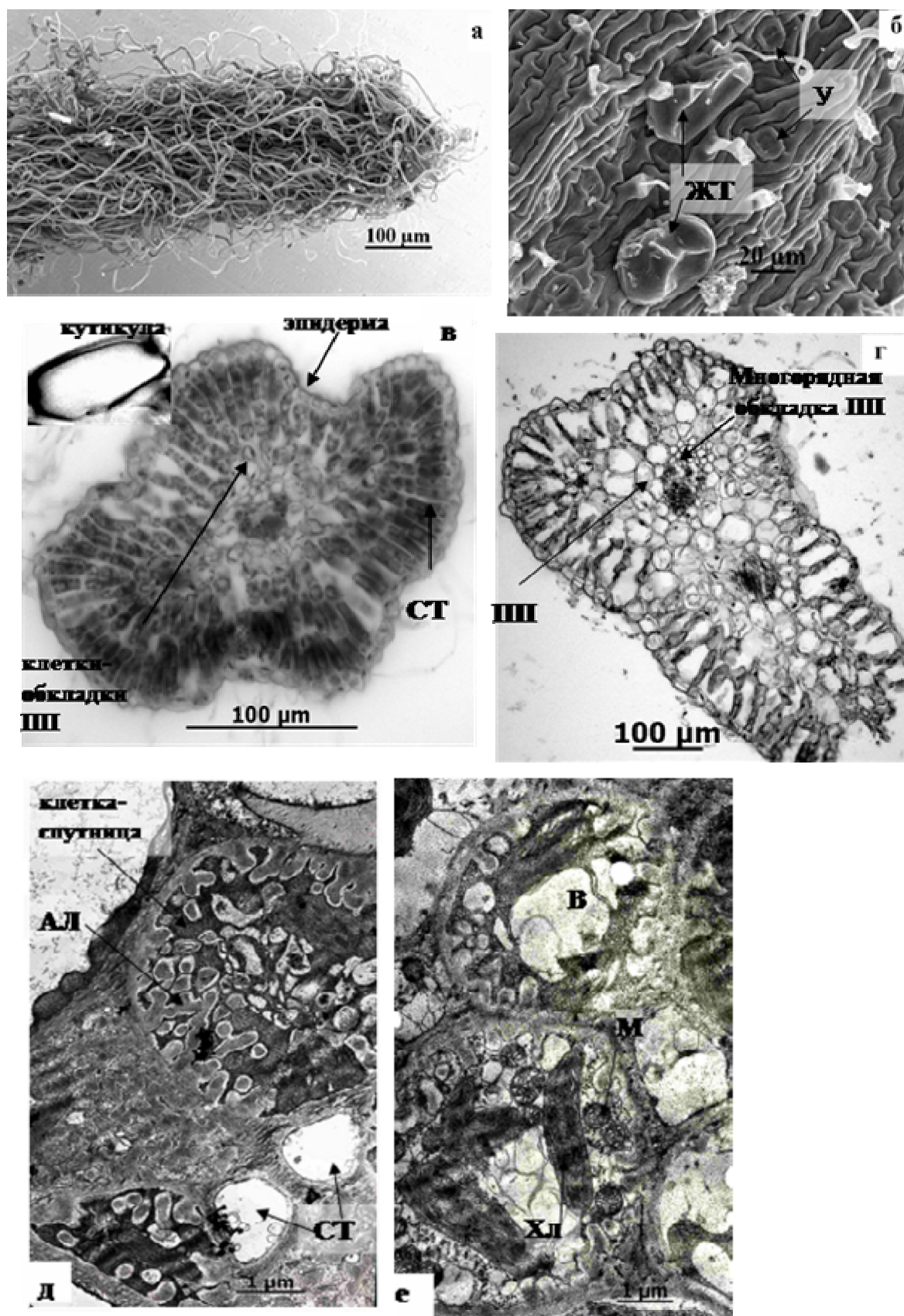


Рис. 2. Анатомическое строение и ультраструктура клеток листьев *A. lerchiana*: а, б – сегменты листовой пластинки (сканирующая электронная микроскопия); поперечные срезы листа растений выращенных при 3 мМ NaCl в среде (в) и 800 мМ NaCl в среде (г) (световая микроскопия); д, е ультраструктура терминальных комплексов флоэмы (трансмиссионная электронная микроскопия). АЛ – апопластный лабиринт; В – вакуоль; ЖТ – железистые трихомы; М – митохондрии; ПП – проводящий пучок; СТ – ситовидная трубка; У – устьица; Хл – хлоропласты.

среды, увеличивались размеры клеток обкладки (до 21 мкм) и она становилась многослойной (2-3 слоя) (рис. 2г). Также при этом увеличивались размеры клеток ксилеме, попадают в мезофилл через обкладку проводящего пучка (распределительная обкладка). Подобного рода анатомия и ультраструктура клеток листа свойственна многим степным растениям (Brubaker, Lersten, 1995; Гамалей, 2000, 2004).

2. Продукционный процесс и водный статус растений *A. lerchiana* в ходе вегетации.

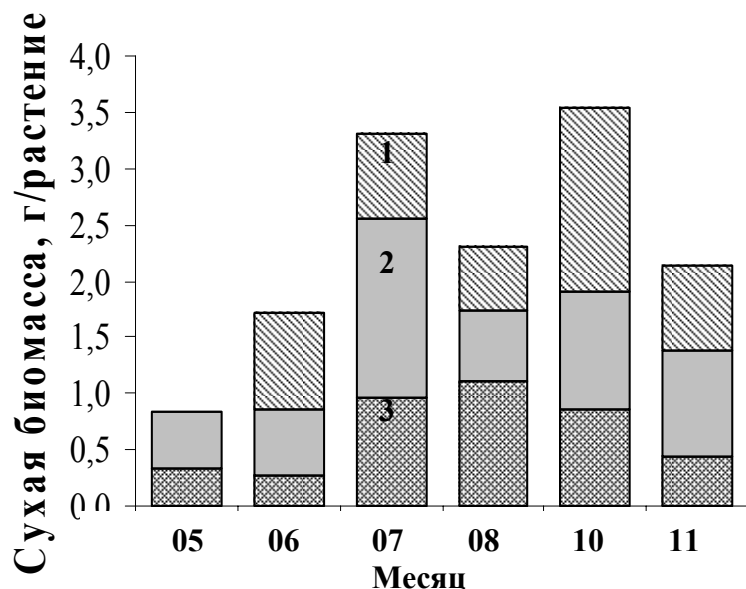


Рис. 3. Сухая биомасса вегетативных, генеративных и одревесневших побегов *A.lerchiana* Волгоградской ценопопуляции в ходе вегетации 2007 г. 1- генеративные побеги; 2 - вегетативные побеги; 3 - одревесневшие побеги. Приведены средние арифметические значения из 20 биологических повторностей, стандартные отклонения не превышали 20%

Исследования, проведенные на территории Эльтонской ценопопуляции в середине вегетации показали, что в целом *A.lerchiana* приурочена к сухим (влажность почвы не превышала 10%) и слабозасоленным почвам. Однако, в некоторых случаях растения полыни встречались на почвах с содержанием натрия до 440 ммоль/кг почвы). Были исследованы продуктивность и водный статус *A.lerchiana* в ходе вегетации на территориях Волгоградской и

Иловлинской ценопопуляций в разные годы. Ниже приводятся данные, полученные для растений Волгоградской ценопопуляции в 2007 году, характеризующемся наиболее сухим и жарким весенне-летним периодом. Биомасса надземных органов *A. lerchiana* в ходе вегетации была подвержена колебаниям. Можно отметить весенне-летний период роста, который длился с мая по июль. Вклад в прирост биомассы вносили побеги всех типов (рис. 3). Наибольшей сухой биомассой в июле обладали вегетативные побеги. В самом сухом месяце августе произошло уменьшение биомассы надземных органов. Это снижение произошло за счет вегетативных и в меньшей степени генеративных побегов. Осадки, выпавшие осенью, привели к отращиванию вегетативных побегов из почек возобновления и к дальнейшему развитию генеративных побегов (октябрь). При этом биомасса генеративных побегов и в целом надземных органов достигла максимального значения. Наблюдалось массовое цветение растений. Завершился вегетационный период в ноябре плодоношением. Оно сопровождалось новым уменьшением биомассы надземных органов. Снижение суммарной биомассы в основном происходило за счет генеративных и одревесневших

побегов, и было связано, по-видимому, с оттоком веществ в корень и подготовкой растений к зимнему периоду покоя. Колебания биомассы *A. lerchiana* с минимумом в августе в Волгоградской ценопопуляции наблюдались также в 2005 г. и в Иловлинской ценопопуляции в 2007 г., несмотря на большее количество выпавших

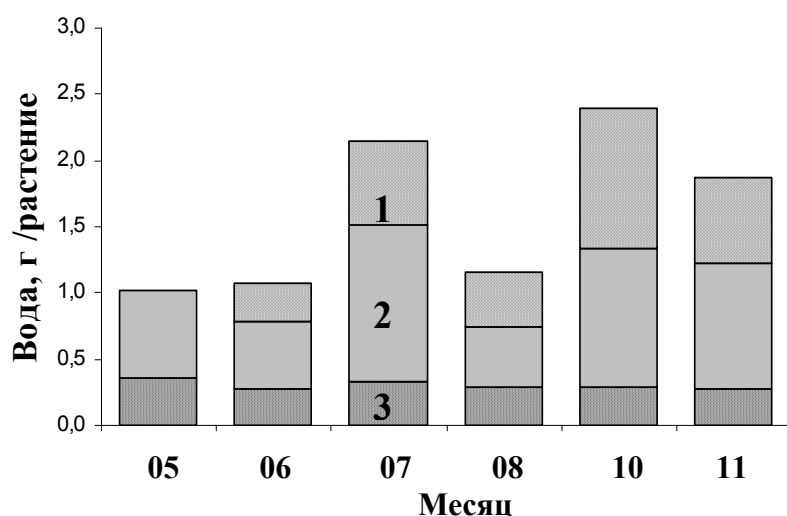


Рис. 4. Содержание воды в побегах *A. lerchiana* Волгоградской ценопопуляции в ходе вегетации 2007 г. 1 - генеративные побеги; 2 - вегетативные побеги; 3 - одревесневшие побеги; Приведены средние арифметические значения из 20 биологических повторностей, стандартные отклонения не превышали 20%.

осадков и несколько более мягкие температурные условия.

Таким образом, феноритм *A. lerchiana* с минимумом содержания сухого вещества в августе проявлялся при разных гидротермических и эдафических условиях. При этом продуктивность растений (абсолютное содержание сухого вещества в надземных органах) зависела от уровня водоснабжения, обеспеченности элементами минерального

питания и температурных условий.

Параметры водного обмена полыни белой также обладали сезонной ритмикой. Наблюдалось снижение содержания воды в побегах в расчете на одно растение (рис.4) и оводненности органов (табл. 1) к середине вегетационного периода.

Месяц Побеги	май	июнь	июль	август	октябрь	ноябрь
генеративные	-	0,6	0,82	0,67	1,04	0,86
вегетативные	1,11	1,01	0,75	0,74	1,01	1,01
одревесневшие	1,10	0,32	0,34	0,26	0,34	0,62

Таблица1. Оводненность надземных органов *A. lerchiana* Волгоградской ценопопуляции 2007 г. в ходе вегетации (г воды/г сухой массы).

Следует отметить, что надземные органы растений *A. lerchiana*, в целом, характеризовались низкой оводненностью, что свойственно растениям с ксероморфными признаками (Жолкевич, 1984).

Снижение биомассы надземных органов в середине вегетации, а также содержания воды и оводненности, по-видимому, связано с переходом растений *A. lerchiana* в состояние покоя, что позволяет им переживать этот неблагоприятный период и осенью формировать семена. Подобная ритмика водного обмена наблюдалась в разные годы и на растениях разных ценопопуляций. Однако, абсолютное содержание воды в побегах зависело от уровня выпавших осадков и снабжения элементами минерального питания.

Уменьшение содержания сухого вещества в надземных органах в августе и ноябре, вероятно, связано с оттоком пластических веществ в корневую систему, что, по-видимому, является необходимым условием для переживания засушливого периода, а также перезимовки *A. lerchiana*, которая является многолетним растением.

3. Механизмы поддержания водного гомеостаза у *A. lerchiana* в условиях водного дефицита и почвенного засоления.

Поддержание водного гомеостаза является важнейшей составной частью защитной программы растений, находящихся в условиях водного дефицита и почвенного засоления (Балнокин, 2005). Полынь белая в зоне аридного климата часто приурочена не только к сухим, но и к засоленным почвам (Келлер, 1951). Недостаток влаги и засоление снижают водный потенциал (Ψ) почвы.

В этом разделе рассматривается вклад ионов Na^+ , K^+ и Cl^- , а также осмолитов органической природы в регуляцию осмотического давления в системе целого растения *A. lerchiana*, произрастающей в природных и лабораторных условиях.

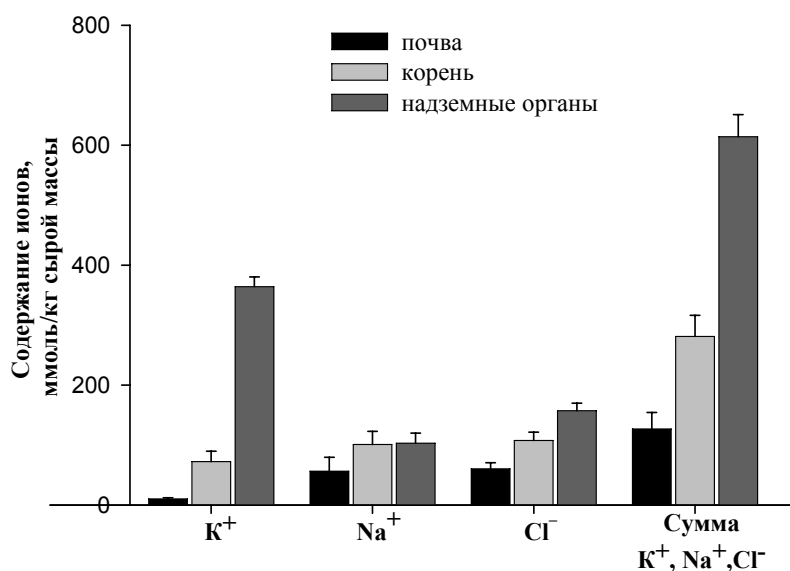


Рис. 5. Содержание ионов Na^+ , K^+ , Cl^- в почве и органах растений *A. lerchiana*, собранных в окрестностях озера Эльтон.

Исследования, проведенные в природных условиях, показали, что содержание Na^+ , K^+ и Cl^- было более высоким в корнях и листьях, чем в почве (рис. 5). В листьях содержание K^+ значительно преобладало над содержанием Na^+ и Cl^- . Суммарное содержание этих ионов (осмолярность) подчинялось закономерности: $\Sigma C_{i\text{почва}} < \Sigma C_{i\text{корни}} < \Sigma C_{i\text{надземные органы}}$. Благодаря накоплению ионов в органах и их

градиентному распределению поддерживался градиент осмотического давления¹ и, следовательно, водного потенциала² в системе почва – корень – побег, что важно для поглощения воды корнем и её передвижения в надземные органы.

Основной вклад в повышение осмотического давления в клетках и в поддержание осмотических градиентов в системе почва – корень – побег вносили ионы K^+ , что было подтверждено результатами измерений содержания ионов в органах растений Волгоградской и Иловлинской ценопопуляций, выполненных на протяжении всего вегетационного периода (данные приведены в диссертации).

¹ Осмотическое давление в клетках определяется уравнением Бойля – Вант-Гоффа: $\pi = RT \sum_i C_i$, где R – газовая постоянная, T – абсолютная температура, C_i – концентрация i -го иона, суммирование производится по всем ионам.

² Водный потенциал клеток: $\Psi = P - \pi$, где P – тургорное давление, π – осмотическое давление.

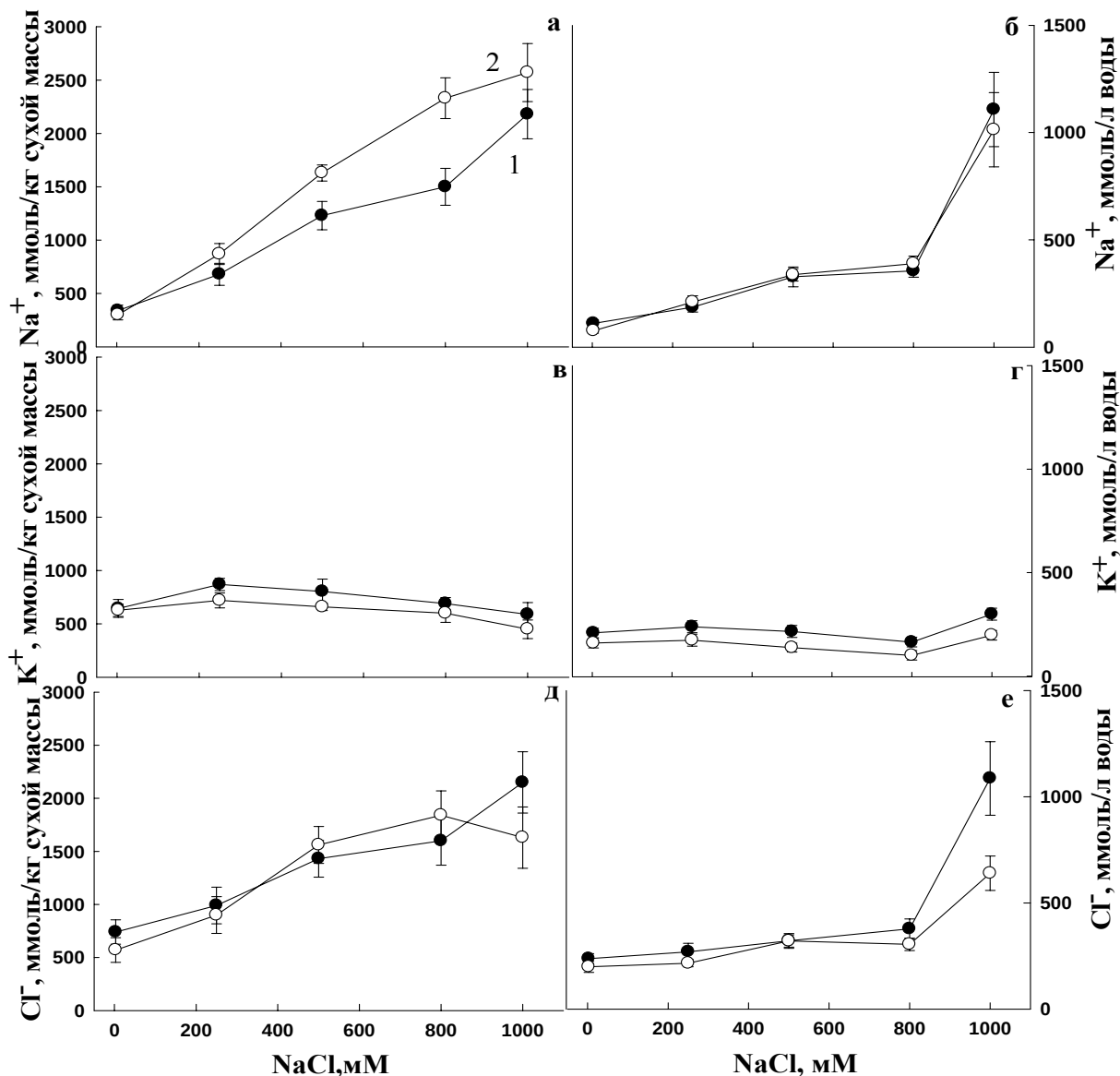


Рис. 6. Содержание Na^+ в расчете на сухую массу (а) и единицу объема, содержащейся в органе воды (б), содержание K^+ в расчете на сухую массу (в) и единицу объема воды (г), содержание Cl^- в расчете на сухую массу (д) и единицу объема воды (е) у *A. lerchiana* в зависимости от концентрации NaCl в питательном растворе. 1 – листья, 2 – корни.

Вклад неорганических ионов в поддержание водного гомеостаза полыни белой при засолении был изучен также в лабораторных условиях. Растения выращивали в песчаной культуре при разных концентрациях NaCl в среде. Содержание Na^+ и Cl^- в корнях и листьях этих растений возрастало по мере увеличения концентрации соли в среде (рис. 6 а,б,д,е) при относительно небольших изменениях в содержании K^+ (рис. 6 в,г). В отсутствие засоления или его низком уровне значительная доля в осмолярности, создаваемой тремя ионами, принадлежала K^+ . По мере повышения наружной концентрации NaCl она снижалась, тогда как доля Na^+ и Cl^- возрастала. Важно, что содержание K^+ и Cl^- , рассчитанное на единицу объема воды, содержащейся в органах, было более высоким в листьях, чем в корнях. Это вносило существенный вклад в поддержание градиента водного потенциала между корнями и надземными органами.

Известно, что в надземных органах разных видов полыни в больших количествах содержатся сахара (Келлер, 1951). В связи с этим, была исследована роль моно-, ди-,

и трисахаридов, а также полиспиртов в поддержании водного гомеостаза у полыни белой. Показано, что в осмотически значимых концентрациях в надземных органах и корнях *A. lerchiana* содержится трисахарид рафиноза, дисахариды сахаразы и трегалоза и моносахариды глюкоза, фруктоза и сорбоза, а также многоатомный спирт глицерин (табл. 2). При увеличении концентрации NaCl в питательном растворе, как в

Таблица 2. Содержание моно-, ди-, трисахаридов и полиспиртов в органах *A. lerchiana* в расчете на единицу объема воды, содержащейся в органах (ммоль/л) при разных концентрациях NaCl в питательном растворе.

Вещество	Листья			Корни		
	концентрация NaCl в питательном растворе, mM			концентрация NaCl в питательном растворе, mM		
	3	250	500	3	250	500
Рафиноза	33,2 ± 5,3	35,0 ± 4,9	47,8 ± 5,4	32,4 ± 6,7	53,3 ± 5,4	90,9 ± 12,2
Сахароза + трегалоза	28,5 ± 3,3	13,8 ± 3,1	13,4 ± 2,3	37,5 ± 4,1	23,0 ± 2,4	17,9 ± 2,1
Глюкоза	49,5 ± 4,8	27,3 ± 3,0	18,7 ± 2,1	17,1 ± 2,3	13,9 ± 4,1	13,3 ± 0,9
Фруктоза	47,6 ± 4,4	61,4 ± 8,3	32,3 ± 1,9	3,9 ± 0,5	3,0 ± 1,1	3,2 ± 0,9
Сорбоза	48,0 ± 6,2	44,4 ± 5,6	40,9 ± 5,5	6,3 ± 0,8	4,8 ± 0,5	1,4 ± 0,3
Глицерин	28,9 ± 3,8	26,2 ± 2,8	26,1 ± 4,0	5,0 ± 1,0	14,5 ± 3,7	7,9 ± 1,3
Маннит	следы	следы	1,1 ± 0,3	1,4 ± 0,2	следы	следы

листьях, так и в корнях происходило снижение содержания моносахаридов и дисахаридов, а содержание рафинозы возрастало. При этом её становилось существенно больше в корнях, чем в листьях. Это может указывать на использование моно- и дисахаридов в качестве субстратов для синтеза трисахарида рафинозы и накопления её в корнях.

В целом, относительный суммарный вклад осмолитов органической природы в осмотическое давление тканей был меньше, чем суммарный вклад неорганических ионов, и он понижался с увеличением концентрации NaCl в среде (табл. 3).

Следует отметить, что суммарные концентрации осмотически активных компонентов (органические осмолиты + ионы) были высокими уже в контрольных вариантах (в

Органы	Листья			Корни		
Концентрация NaCl в среде, mM	3	250	500	3	250	500
Осмолиты	235 (30)	207 (24)	180 (20)	102 (31)	112 (22)	134 (20)
Ионы	561 (70)	659 (76)	718 (80)	228 (69)	400 (78)	534 (80)
Осмолиты + ионы	796	866	898	330	512	668

Таблица 3. Осмолярность (в миллиосмолях), создаваемая в органах *A. lerchiana* осмолитами (растворимыми углеводами и полиспиртами) и ионами Na⁺, K⁺ и Cl⁻ при разных концентрациях NaCl в питательном растворе. В скобках приведены доли осмолярности (в процентах) от общей осмолярности, создаваемой суммой неорганических ионов и полигидроксильных соединений.

отсутствии засоления) (табл. 3). Наличие градиента осмолярности в системе среда – корни – листья, создаваемого этими осмолитами, позволяет воде передвигаться из корней в надземные органы не только при засухе, но и в условиях почвенного

засоления (Балнокин и др., 2005). На основании этих данных *A. lerchiana* можно отнести к группе галоксерофитов.

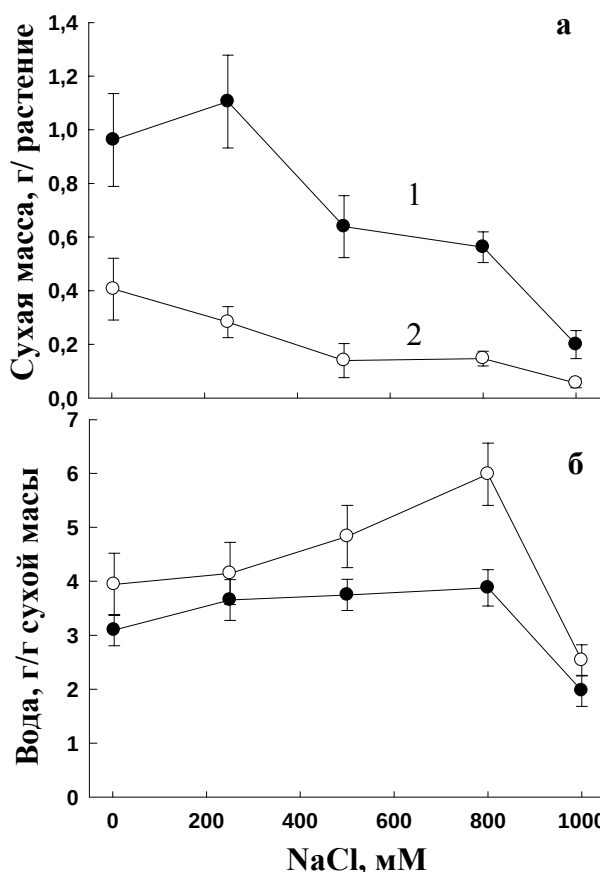


Рис. 7. Сухая масса (а), и оводненность органов (б) у *A. lerchiana* в зависимости от концентрации NaCl в питательном растворе. 1 – листья,

Суммарное содержание неорганических ионов и осмолитов органической природы в органах *A. lerchiana* было также достаточно высоким, чтобы поддерживать осмотическое давление в тканях (понижать водный потенциал) до уровня, обеспечивающего высокую оводненность корней и надземных органов в условиях сильного засоления.

Следует отметить важную особенность *A. lerchiana* поддерживать высокий уровень оводненности органов при сниженном в условиях засоления росте (рис. 7). NaCl в высоких концентрациях вызывал ингибирование роста растений (рис. 7а). Однако, на фоне сниженного роста оводненность листьев поддерживалась на постоянном уровне при возрастании концентрации NaCl в среде вплоть до 800 mM, а оводненность корней при этом даже возрастала (рис. 7б).

Торможение роста в этих условиях происходит, по-видимому, не за счет осмотического, а скорее токсического действия соли. Высокое содержание воды в листьях при засолении может поддерживаться за счет её накопления в клетках обкладки проводящих пучков. Следует отметить также гораздо большую оводненность органов полыни белой, выращенной в песчаной культуре, по сравнению с растениями, исследованными в природных условиях (табл. 1, рис. 7б).

4. Адаптация фотосинтетического аппарата растений *A. lerchiana* к аридному стрессу.

В настоящей главе представлены результаты исследования фотосинтетического аппарата (ФА) *A. lerchiana*, произрастающей в естественных (Волгоградская, Иловлинская ценопопуляции) и лабораторных условиях. Содержание пигментов в листьях *A. lerchiana* Волгоградской ценопопуляции в расчете на единицу сухой массы листа заметно снижалось в первой половине вегетационного периода (рис. 8а). Однако это снижение в период с мая по июнь не было связано с их деградацией. Об этом свидетельствуют наблюдавшиеся в этот период увеличение биомассы в расчете

на единицу площади поверхности листьев (УППЛ) (рис. 8е), а также увеличение содержания пигментов в расчете на 1 растение (рис. 8б). Только в августе снижение пигментов в расчете на одно растение было связано с засыханием части листьев. Рост УППЛ при деградации листьев и, соответственно, фотосинтетических пигментов обычно связывают с увеличением доли нефотосинтетических тканей в листьях (Шереметьев, 2005) при возрастании аридности среды (Воронин и др., 2003; Иванов и др., 2008). Не исключено также, что это явление обусловлено торможением оттока ассимилятов из хлоропластов. Следует отметить, что содержание пигментов в расчете на единицу площади листовой поверхности в августе поддерживалось приблизительно на таком же уровне, как в начале вегетационного периода (май, июнь) (рис. 8в). Это, по-видимому, свидетельствует о том, что функция ФА в августе осуществлялась на уровне, достаточном для процессов поддержания и транспорта ассимилятов из листьев в корни. Повышение содержания хлорофиллов и каротиноидов в расчете на единицу массы, одно растение и единицу площади листовой поверхности в осенний период (рис. 8 а,б,в) свидетельствует о возобновлении роста, формировании листьев и, соответственно, ФА. Снижение УППЛ осенью (рис. 8г), по-видимому, можно объяснить оттоком ассимилятов не только во вновь образующиеся листья, но также в генеративные органы и корни.

На рис. 8г представлено отношение $X_{ла}/X_{лб}$. Это отношение косвенно связывают с величиной мобильной антенны, содержащей $X_{лб}$ (Lichtenthler, 1987; Maslova, Porova, 1993; Слемнев, 2006). У *A.lerchiana* в природных условиях это отношение поддерживалось на постоянном уровне в ходе всей вегетации. Наблюдаемая низкая величина отношения $X_{ла}/X_{лб}$ (1,8-2,0), по-видимому, свидетельствует о большой мобильной антенне, содержащей хлорофилл *b*. Наличие большой подвижной антенны может свидетельствовать о способности ФА *A.lerchiana* эффективно регулировать циклические и нециклические потоки электронов, т.е. осуществлять переход хлоропластов из состояния 1 в состояние 2 (Бухов, 2004). Такой переход обычно осуществляется в условиях избыточной инсоляции, что препятствует перевосстановлению компонентов ЭТЦ и, соответственно, фотовыцветанию хлорофилла (Kargul, Barber, 2007).

Защиту от высокой инсоляции обеспечивают также каротиноиды (Latowski et al., 2004). Изменения в их содержании в расчете на единицу сухой биомассы и одно растение в листьях *A.lerchiana* подчинялись таким же закономерностям, как и изменения в содержании хлорофиллов (рис. 8 а,б). Содержание каротиноидов в августе незначительно отличалось от их содержания в первую половину вегетации, когда условия были более благоприятны для роста. Содержание каротиноидов в листьях в расчете на единицу площади листовой поверхности (рис. 8в) даже несколько возросло по сравнению с их содержанием в мае, июне и июле. О повышении доли каротиноидов в пигментном комплексе *A.lerchiana* в августе свидетельствует минимальное значение отношения $(X_{ла} + X_{лб})/Кар$ в этом месяце (рис. 8д). Повышение доли каротиноидов в пигментном комплексе, по-видимому,

способствует диссипации энергии возбужденного состояния хлорофилла в тепло в виолаксантиновом цикле (Demming-Adams, Adams, 1992).

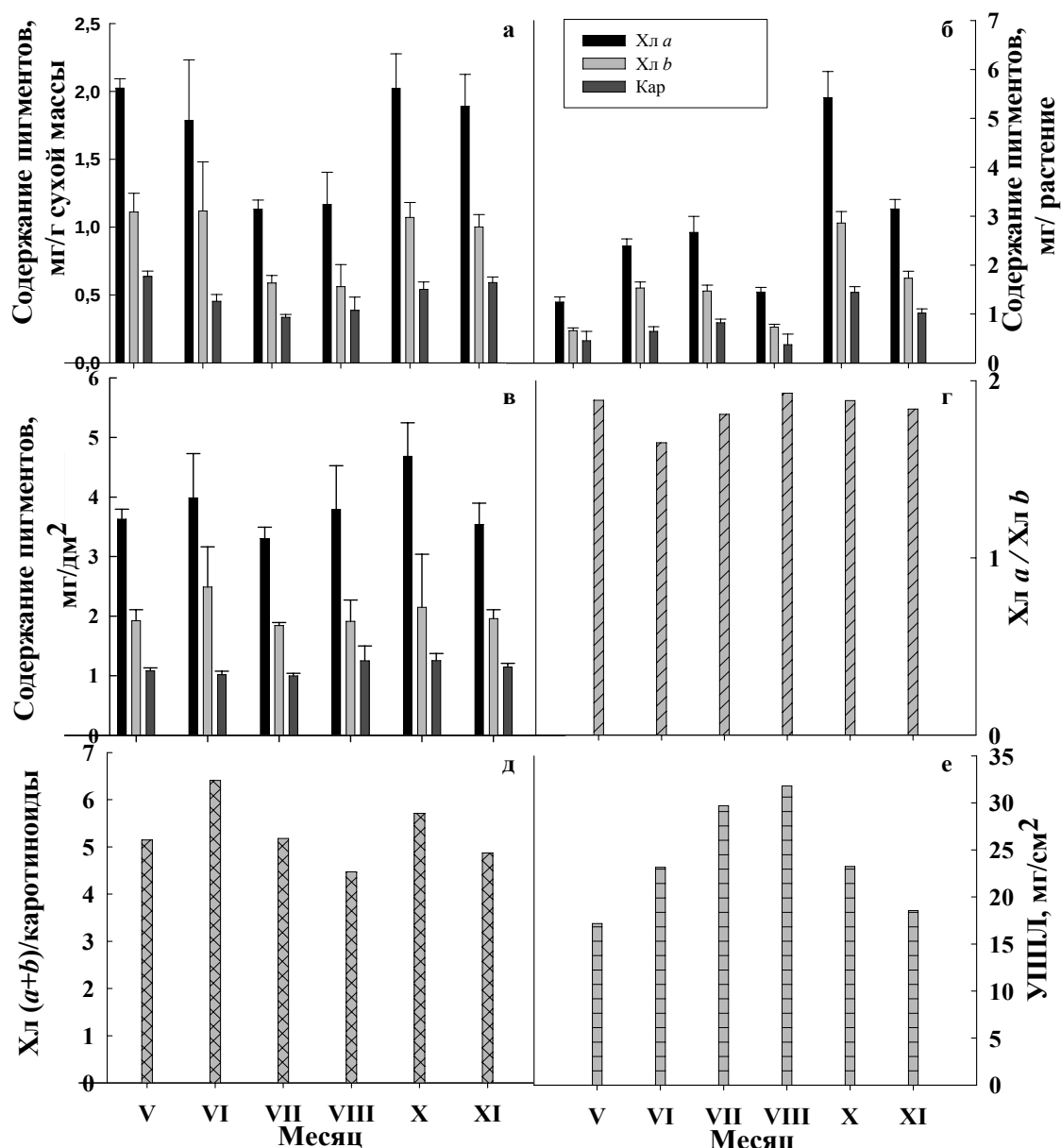


Рис 8. Содержание пигментов в листьях *A. lerchiana*, их соотношение и удельная поверхностная плотность листьев (УППЛ) в ходе вегетации в условиях Волгоградской ценопопуляций. Содержание пигментов дано: а – в расчете на единицу сухой массы, б – в расчете на одно растение, в – на единицу плотности листовой поверхности, г – отношение хл *a*/хл *b*, д – отношение (Хл *a* + Хл *b*)/Кар. е – УППЛ, мг/см².

Исследования пигментного комплекса растений Иловлинской ценопопуляции привели к аналогичным результатам. Различия состояли в том, что растения Иловлинской ценопопуляции в самом начале вегетации синтезировали больше Хл *a* и Хл *b*. Однако уже в июне и июле процессы биосинтеза хлорофилла были заторможены, что выразилось в резком снижении их содержания в расчете на единицу сухой массы и единицу площади листовой поверхности. Не происходило увеличения их содержания в расчете на одно растение. Более высокая инсоляция на меловых почвах (Горышина, 1989) способствовала фотодеградаци хлорофилла уже в

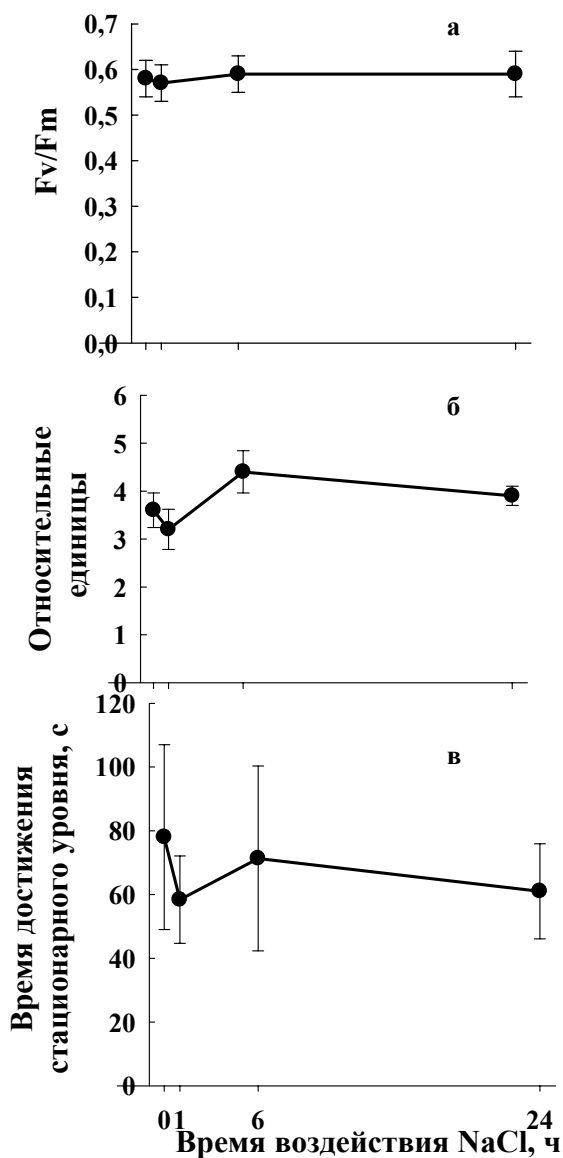


Рис. 9. Изменение параметров кривых индукции флуоресценции хлорофилла в ответ на гиперосмотический солевой шок. а – потенциальный квантовый выход флуоресценции; б – скорость тушения флуоресценции (быстрая фаза); в – время достижения стационарного уровня флуоресценции

начале лета. Кроме того, меловые почвы обеднены элементами минерального питания (данные приведены в диссертации), а доступность влаги для растений затруднена.

A. lerchiana, обитающая в степной зоне, часто оказывается не только в условиях засухи, но и почвенного засоления. Ниже приводится оценка состояния ФА полыни по кривым индукции флуоресценции в условиях гиперосмотического солевого шока (ГСШ). Растения, выращенные на среде (Robinson, Downton, 1985), содержащей 50 мМ NaCl, переносили на такую же среду, но содержащую 250 мМ NaCl. С помощью флуориметра регистрировали кривые индукции флуоресценции в разное после шокового воздействия время. Отношение F_v/F_m (рис.1), отражающее потенциальный квантовый выход ФС2 достоверно не отличалось от значений этого параметра у контрольных растений (0-е время, рис. 9а), что

свидетельствует о способности ФС2 эффективно функционировать в условиях ГСШ. Скорость фотохимического тушения флуоресценции на участке быстрого её спада (PS) (рис. 1), отражающая светоиндуцированную активность электрон транспортной цепи, через 1 час

после действия соли незначительно снижалась, а затем (к 6 и 24 ч) становилась более высокой, чем у контрольных растений (рис. 9б). Это указывает на то, что транспорт электронов в условиях ГСШ мало чувствителен к действию соли. Время достижения стационарного уровня флуоресценции (рис. 1), отражающее скорость достижения стационарного состояния фотосинтеза при включении света, при действии соли было ниже контрольного уровня (рис. 9в). Это время, в свою очередь, отражает скорость активации светозависимых ферментов цикла Кальвина. Полученный результат может указывать на слабую чувствительность ферментов углеродного цикла к ГСШ.

Исследование влияния ГСШ на ультраструктуру хлоропластов *A. lerchiana* показало, что наиболее значительные изменения в ультраструктуре хлоропластов были отмечены через 6 часов после шокового воздействия (электронные фотографии

приведены в диссертации). Происходило нарушение ламеллярно-гранальной структуры. Эти нарушения выражались в появлении просветов между ламеллами гран и ламеллами стромы. Увеличивалось число крахмальных зерен. Через 24 часа после шока наметилась тенденция к восстановлению исходной формы хлоропластов. К 2-3 суткам ламеллярно-гранальная структура хлоропластов полностью восстановилась, однако число крахмальных зерен оставалось увеличенным, что может указывать на ингибирование реакций, связанных с утилизацией крахмала. Полученные в условиях ГСШ результаты в целом указывают на низкую чувствительность хлоропластов *A. lerchiana* к действию NaCl.

5. Образование эфирного масла растениями *A. lerchiana* и его компонентный состав.

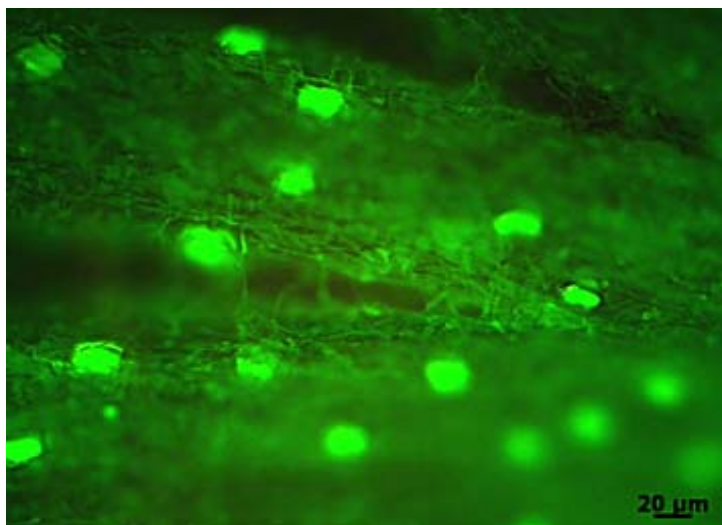


Рис. 10. Автофлуоресценция эфиромасличных железок *A. lerchiana*.

В этом разделе представлены результаты изучения компонентного состава эфирного масла (ЭМ) *A. lerchiana*, а также сезонной динамики его образования у растений Волгоградской и Иловлинской ценопопуляций. Образование и накопление ЭМ в надземных органах *A. lerchiana* происходит в секреторных образованиях – железистых трихомах (рис. 10). Исследования динамики содержания ЭМ на протяжении нескольких лет

показали, что чаще всего максимальная продукция ЭМ приходится на весенне-летний период активного роста. Большой выход ЭМ наблюдался также в середине вегетации, в период максимального напряжения стрессовых факторов.

В результате анализа химического состава ЭМ было идентифицировано около 60 индивидуальных компонентов (табл. 4). Мажорными компонентами эфирного масла явились моно-, и бициклические монотерпены и их производные: 1,8-цинеол, камфора, борнеол, борнилацетат и камфен. Их содержание от суммы всех компонентов ЭМ достигало 89 %. Таким образом, *A. lerchiana* можно отнести к числу камфорных полыней. Среди минорных компонентов эфирного масла были идентифицированы монотерпены и их производные, моно -, би- и трициклические сесквитерпены и их производные. Изучение компонентного состава, проведенное на растениях разных ценопопуляций, показало, что эдафические факторы мало влияют на суммарное содержание мажорных компонентов ЭМ, однако оказывают влияние на их соотношение. Погодные условия также влияли на соотношение компонентов ЭМ.

Таблица 4. Компонентный состав эфирного масла*, выделенного из надземных органов *Artemisia lerchiana*, в % от сухой массы.

Соединение	Тип почвы			Соединение	Тип почвы		
	мел	светло-каштановая			мел	светло-каштановая	
		2006	2006			2007	2006
Монотерпены и монотерпеноиды				Тип изокамфана			
<i>Ациклические</i>				Камфен, C ₁₀ H ₁₆	7.70	7.80	7.80
Тип 2,6-диметилоктана				Тип карана			
2,6-Диметил-3,5-гептадиен-2-ол, C ₉ H ₁₆ O	0.30	0.10	0.25	3-Карен, C ₁₀ H ₁₆	0.70	0.30	0.35
<i>Моноциклические</i>				Тип туйана			
Тип <i>n</i>-ментана				Туйон, C ₁₀ H ₁₈	следы	следы	Следы
Терпинолен, C ₁₀ H ₁₆	0.30	0.15	0.20	Туйол, C ₁₀ H ₁₆ O	0.10	< 0.10	0.15
<i>n</i> -Цимол, C ₁₀ H ₁₄	2.05	0.55	0.95	Сесквитерпены и сесквитерпеноиды			
1,8-Цинеол, C ₁₀ H ₁₈ O	41.00	24.50	26.10	<i>Моноциклические</i>			
τ-Терпинен, C ₁₀ H ₁₆	0.45	0.60	0.70	Тип гермакрана			
4-Изопропил-1-метил-2-циклогексен-1-ол, C ₁₀ H ₁₈ O	0.35	0.30	0.30	Гермакрен D, C ₁₅ H ₂₄	0.30	0.05	0.40
				Тип гумулана			
<i>n</i> -Мент-1-ен-8-ол, C ₁₀ H ₁₈ O	0.50	0.40	0.45	β-Кариофиллен, C ₁₅ H ₂₄	0.20	0.05	0.10
Тимол, C ₁₀ H ₁₄ O	0.15	0.35	0.35	<i>Бициклические</i>			
Тип метилированного циклогептана				Тип эудесмана			
Эукарвон, C ₁₀ H ₁₄ O	0.10	0.20	0.15	α-Селинен, C ₁₅ H ₂₄	0.20	< 0.05	0.20
<i>Бициклические</i>				Эудесм-7(11)-ен-4-ол, C ₁₅ H ₂₆ O	0.80	1.70	2.40
Тип пинана				6-Изопропенил-4,8а-диметил-1,2,3,5,6,7,8,8а-октагидронафтален-2-ол, C ₁₅ H ₂₄ O	0.10	0.40	0.45
α Пинен, C ₁₀ H ₁₆	0.35	0.20	0.30	<i>Трициклические</i>			
β-Пинен, C ₁₀ H ₁₆	0.55	0.55	0.60	Тип аромадендрана			
Миртенол, C ₁₀ H ₁₆ O	0.30	0.90	1.15	Аромадендрен, C ₁₅ H ₂₄	0.15	< 0.05	< 0.10
Миртеналь, C ₁₀ H ₁₄ O	1.30	0.90	1.80	Спатуленол, C ₁₅ H ₂₄ O	0.60	1.05	1.50
Вербенон, C ₁₀ H ₁₄ O	0.15	0.10	0.15	Леден оксид, C ₁₅ H ₂₄ O	0.10	0.40	0.60
Вербенилацетат, C ₁₂ H ₁₈ O ₂	0.90	0.75	0.55	Ледол, C ₁₅ H ₂₆ O	0.20	0.45	0.85
Тип камфана				Тип маалиана			
Камфора, C ₁₀ H ₁₆ O	26.30	45.50	40.90	β-Маалиен, C ₁₅ H ₂₄	0.20	< 0.10	0.15
Борнеол, C ₁₀ H ₁₈ O	8.95	3.90	3.60	* Соединения в рамках каждого из структурных типов приведены в порядке увеличения времени удерживания на хроматограмме.			
Борнилацетат, C ₁₂ H ₂₀ O ₂	4.65	7.55	6.45				

Обнаруженные нами в составе ЭМ *A. lerchiana* камфора, камфен, пинены,

1,8-цинеол, миртенол, эукарвон могут оказывать аллелопатическое действие на другие виды растений (Nishida et al., 2005, Singh et al., 2006, 2007). Некоторые компоненты эфирных масел *A. lerchiana*, по-видимому, служат защитой от патогенов (Цеденова и др., 1999, Kordaliet al., 2005). 1,8-цинеол, борнеол α -туйон, борнеол, борнил ацетат обладает фунгицидной и бактерицидной активностью (Park, 1999; Juteau et al., 2002, 2003; Yu et al., 2003; Cha et al., 2005). По-видимому, некоторые вещества (гермакрен D, α -пинен), содержащиеся в эфирном масле *A. lerchiana*, обладают антиоксидантной активностью (Wei, Shibamoto, 2007), что может иметь принципиальное значение для этого вида, произрастающего в условиях засухи, засоления, высоких температур и избытка солнечной инсоляции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты проведенной работы показывают, что устойчивость *A. lerchiana* к водному дефициту, почвенному засолению, высоким температурам, избыточной инсоляции обусловлена наличием механизмов, которые затрагивают разные уровни организации растения, разные физиологические функции и разные процессы метаболизма.

Исследование *A. lerchiana* с помощью световой микроскопии выявило ряд анатомических и морфологических приспособлений к существованию в условиях аридного климата. К ним относятся: густое опушение и малая площадь листовой пластинки, что снижает испарение; изолатеральный тип мезофилла, снижающий световой поток, приходящийся на один хлоропласт; апопластный тип загрузки флоэмы, при котором между клетками мезофилла и клетками-спутницами отсутствуют плазмодесмы. Транспорт веществ по плазмодесмам чувствителен к температуре (Гамалей, 2004). В условиях сильного засоления *A. lerchiana* приобретает черты, свойственные суккулентам, а именно: увеличиваются размеры клеток обкладки проводящих пучков и обкладка проводящего пучка становится многослойной. Это происходит, в основном, за счет увеличения объема вакуолей. Изменение анатомии, вызванное хлористым натрием, по-видимому, обусловлено необходимостью усиления водозапасающей функции в условиях низкого водного потенциала среды. Внутреннее положение водоносной ткани в листе стабилизирует водный обмен и снижает потери воды при низком водном потенциале среды (Гамалей, Пахомова, 2000).

Данные, полученные при исследовании продуктивности и водного статуса *A. lerchiana*, показывают, что прирост биомассы в ходе вегетации имеет два максимума – весенне-летний и осенний. Такой ритм образования биомассы *A. lerchiana* связан с периодами относительно высокой и низкой влажности окружающей среды и определяется физиологическими особенностями растения. Рост растений приостанавливается в самый жаркий и засушливый период вегетации – август месяц, позволяя растениям переживать это неблагоприятное для роста время. Следует отметить также высокую экологическую пластичность *A. lerchiana*. Этот вид, как

показали результаты исследования его продуктивности, способен произрастать на светло-каштановых почвах (Волгоградская ценопопуляция) и на более бедных гумусом меловых почвах (Иловлинская ценопопуляция). Для последних также характерен менее благоприятный для роста гидрологический режим.

Обитание в условиях водного дефицита требует понижения водного потенциала тканей до очень низких значений (Munns, Tester, 2008). Результаты, представленные в разделе 3.3, показывают, что в клетках *A. lerchiana* накапливаются различные осмотически активные вещества (K^+ , Na^+ , Cl^- , растворимые углеводы и полиспирты), которые повышают осмотическое давление и этим понижают водный потенциал клеток. Суммарная концентрация этих веществ (осмолярность) в корне полыни выше, чем в среде, а в листьях выше, чем в корне. Благодаря этому поддерживается градиент водного потенциала в системе почва – корень – побег. Поддержание такого градиента позволяет растениям поддерживать ток воды в восходящем направлении даже в отсутствие транспирации, что особенно важно для степных и пустынных растений, закрывающих в дневное время устьица и этим экономящих воду.

Способность синтезировать осмолиты органической природы и аккумулировать ионы K^+ , Na^+ и Cl^- проявляется у *A. lerchiana* не только при засухе, но и при засолении. Благодаря этому растения противодействуют также осмотическому действию соли.

Исследование фотосинтетического аппарата выявило у *A. lerchiana* ряд приспособлений к обитанию в степных условиях. В период максимального напряжения стрессовых факторов (август) *A. lerchiana* поддерживает содержание Хл *a* и Хл *b* (в расчете на единицу листовой поверхности) на таком же уровне, как и в начале вегетации, т.е. в более благоприятное для роста время. Это позволяет, по-видимому, осуществлять в августе процессы поддержания. К таким приспособлениям относится также высокая доля каротиноидов в пигментном комплексе, которая ещё более повышается в августе. Это способствует в условиях избытка инсоляции защите хлорофиллов от фотоокисления и от деструкции биомолекул веществами свободнорадикальной природы (Demming-Adams, Adams, 1992, Latowski et al., 2004). Для ФА *A. lerchiana* характерна также большая величина мобильной антенны, включающей Хл *b*, что, вероятно, обеспечивает эффективное переключение хлоропластов из состояния 1 в состояние 2 и может рассматриваться как приспособление к избытку инсоляции (Бухов, 2004). К приспособлениям ФА, позволяющим *A. lerchiana* обитать на открытых степных пространствах, относится и изолатеральный тип мезофилла, позволяющий эффективно регулировать световые потоки, падающие на хлоропласты (Горышина, 1989).

Фотосинтетические функции растений *A. lerchiana* обнаружили низкую чувствительность к действию гиперосмотического солевого шока. Ультраструктура ламеллярно-гранальной системы хлоропластов, незначительно видоизмененная на начальных этапах действия NaCl, быстро восстанавливалась.

К приспособлениям к аридному климату, по-видимому, относится также способность *A. lerchiana* осуществлять отток ассимилятов из надземных органов в корни при недостатке влаги. Об этом свидетельствует обнаруженное нами повышение содержания рафинозы в корнях в ответ на снижение водного потенциала в среде (повышение концентрации NaCl). Очевидно, запасенная в корнях рафиноза используется для роста в последующий более благоприятный период.

Следует отметить также важную роль соединений вторичного метаболизма *A. lerchiana*, в частности, содержащихся в эфирном масле. Эти соединения позволяют *A. lerchiana* успешно адаптироваться к аридным условиям, а также занимать господствующее положение в структуре аридной растительности. Обнаруженные нами в составе ЭМ *A. lerchiana* камфора, камфен, пинены, 1,8-цинеол, миртенол, карвон, эукарвон могут оказывать аллелопатическое действие на другие виды растений (Nishida et al., 2005, Singh et al., 2006, 2007). Это соответствует тому, что на территории Волгоградской области и других аридных регионов *A. lerchiana* формирует полынно-злаковые, злаково-полынные, лерхополынные сообщества, которые покрывают большие площади. В этих сообществах *A. lerchiana* характеризуется большой долей присутствия, являясь доминантом или кодоминантом. *A. lerchiana* по типу жизненной стратегии можно отнести к виолентам (Раменский, 1925; Грайм, 1979, 2001), которые в процессе своего развития захватывают территорию и удерживают ее за собой, подавляя конкурентов энергией жизнедеятельности и полнотой использования ресурсов среды.

Некоторые компоненты эфирного масла *A. lerchiana* (1,8-цинеол, борнеол α -туйон, борнеол, борнил ацетат, α -туйон), по-видимому, служат защитой от патогенов, обладают фунгицидной и бактерицидной активностью (Цеденова и др., 1999; Park, 1999; Juteau et al., 2002, 2003; Yu et al., 2003; Cha et al., 2005; Племенков, 2007). Обнаруженные в составе ЭМ *A. lerchiana* терпенолен и терпинен могут выполнять функцию фитоалексинов (Тарчевский, 2001). По-видимому, гермакрин D, α -пинен, содержащиеся в эфирном масле *A. lerchiana*, обладают антиоксидантной активностью (Wei, Shibamoto, 2007), что может иметь принципиальное значение для этого вида, произрастающего в условиях засухи, засоления, высоких температур и избытка солнечной инсоляции (Королюк и др, 2002).

ВЫВОДЫ

1. *A. lerchiana* является галоксерофитом и обладает высокой устойчивостью к водному дефициту и почвенному засолению.
2. Наряду с наличием известных ксероморфных признаков (малая площадь листовой поверхности, густое опушение, хорошо развитая кутикула, изолатеральный мезофилл) в условиях сильного засоления листья *A. lerchiana* приобретают суккулентные признаки за счет увеличения числа слоев клеток обкладки проводящих пучков, увеличения размеров клеток обкладки и мезофилла, в которых накапливается вода.

3. Вегетация *A. lerchiana* в условиях степной зоны характеризуется двумя ростовыми периодами (весенне-летним и осенним), совпадающими с периодами выпадения осадков. Период покоя, который приходится на время максимального действия стрессовых факторов в середине вегетации (август), характеризуется прекращением роста, снижением биомассы вегетативных и генеративных побегов и их оводненности.
4. Состояние покоя в середине вегетации позволяет растению, за счет снижения роста и активации процессов поддержания, пережить засушливый период и завершить вегетацию плодоношением в более благоприятных гидротермических условиях осенью.
5. Способность полыни в условиях низкого водного потенциала почвы (засуха, засоление) поглощать воду обеспечивается за счет накопления в клетках как неорганических ионов – K^+ , Na^+ , Cl^- , так и осмолитов органической природы – моно-, ди- и трисахаридов, а также глицерина.
6. Движение воды в восходящем направлении у растений полыни во многом обусловлено их способностью создавать градиент водного потенциала в системе почва-корень-побег за счет градиентного распределения между органами K^+ и Cl^- , а также моносахаридов и глицерина.
7. Фотосинтетический аппарат *A. lerchiana* устойчив к низкому водному потенциалу среды.
8. Защита фотосинтетического аппарата полыни от избыточной инсоляции обеспечивается не только морфолого-анатомическими особенностями листа (опушение, изолатеральный мезофилл), но и относительно постоянным содержанием каротиноидов в расчете на единицу площади листовой поверхности в ходе вегетации, повышением доли каротиноидов в пигментном комплексе в период максимального напряжения стрессовых факторов и, возможно, эффективным переключением хлоропластов из состояния 1 в состояние 2, о чем свидетельствуют низкие значения отношения $X_{л\ a} / X_{л\ b}$.
9. Поддержание жизнедеятельности полыни в период покоя в середине вегетации, по-видимому, обусловлено сохранением фотосинтетической активности листьев, что обеспечивается относительно высоким содержанием пигментов в расчете на единицу площади листьев.
10. *A. lerchiana* на протяжении всего периода вегетации продуцирует эфирное масло в значительных количествах ($0,5 \div 1,5$ % от сухого веса). В составе эфирного масла идентифицировано около 60 соединений терпеноидной природы, некоторым из которых отводят защитную роль (аллелопатическое, фунгицидное, бактерицидное и антиоксидантное действие). Мажорными компонентами эфирного масла *A. lerchiana* являются камфора, 1,8-цинеол, борнеол, борнилацетат, камфен, на долю которых приходится около 90% от суммы всех идентифицированных компонентов эфирного масла. Соотношение мажорных компонентов зависит от погодных и эдафических условий.

Список опубликованных работ по теме диссертации

1. Орлова Ю.В. Особенности пигментного комплекса различных видов семейств *Asteraceae*, *Lamiaceae*, произрастающих на территории Волгоградской области. // Вестник Волгоградского Государственного университета, 2004 г.
2. Орлова Ю.В., Кириченко Е.Б. Экофизиологические особенности ценопопуляций полыни Лерхе (*Artemisia lercheana* Web. ex Stechn.), произрастающей на территории Волгоградской области. // Материалы международной конференции, посвящённой 60 – летию ГБС им. Н.В. Цицина РАН «Ботанические сады как центры сохранения биоразнообразия и рационального использования растительных ресурсов». Москва, 2005. с.387 – 388.
3. Kirichenko E.B., Orlova Yu.V., Kurilov D.V., Balnokin Yu.V., Myasoedov N.A., Bukhov N.G. Specificity of ecophysiological status of *Artemisia lercheana* Web. ex Stechn. // XV FESPB Congress Federation of European Societies of Plant Biology. 2006. Lyon (France). 194 p.
4. Е.Б. Кириченко, Ю.В. Орлова, Д.В. Курилов Динамика накопления и состав эфирных масел морфотипов *Artemisia lercheana* Web. ex Stechn. флоры Юго – Востока России // Труды III международного симпозиума под эгидой Юнеско «Проблемы биохимии, радиационной и космической биологии». Дубна: Изд. ОИЯИ. 2007. С. 147-152.
5. Кириченко Е.Б., Орлова Ю.В., Курилов Д.В. Компонентный состав эфирных масел морфотипов *Artemisia lercheana* Web. ex Stechn. флоры Юго – Востока России. // III международный симпозиум под эгидой Юнеско «Проблемы биохимии, радиационной и космической биологии». Дубна: Изд. ОИЯИ. 2007. С.42 – 43.
6. Kirichenko E.B., Orlova Yu.V., Kurilov D.V. *Artemisia lerchiana* Web. ex Stechn. as Promising Source of Physiologically Active Substances // VI съезд ОФР, Международная конференция «Современная физиология растений: от молекул до экосистем». Т. 3. Сыктывкар, 2007. С.360– 361.
7. Ю.В. Орлова, Н.А. Мясоедов, Ю.В. Балнокин Роль ионов Na⁺, K⁺, Cl⁻ и сахаров в регуляции осмотического давления у растений рода *Artemisia* при хлоридном засолении среды // VI съезд ОФР, Международная конференция «Физиология растений 21 века: от молекул до экосистем». Сыктывкар, 2007. Т. 2. С. 307-308.
8. Е.Б. Кириченко, Ю.В. Орлова, Д.В. Курилов Компонентный состав эфирных масел морфотипов *Artemisia lercheana* Web., флоры Юго-Востока России // Доклады Академии наук. 2008. Т. 418. С. 562 -566.
9. Орлова Ю.В. Физиологическая роль эфирных масел на примере *Artemisia lerchiana* Web. Годичное собрание ОФР и международной конференция «физико-химические основы структурно-функциональной организации растений». Екатеринбург, 2008. С.
10. Кириченко Е.Б., Орлова Ю.В., Курилов Д.В. *Artemisia lerchiana* Web. как продуцент эфирных масел. // Физиология растений. 2008, Т.55. С. 934-941.
11. Kirichenko E.B., Orlova Yu.V., Kurilov D.V., T.V. Voronkova. Ecophysiological characteristics of new promising producer of essential oils *Artemisia lercheana* Web. ex Stechn. XVI Congress of the Federation of European Societies of Plant Biology (FESPB). 2008. Tampere, Finland // Physiologia Plantarum. 2008. Vol. 113 (3). p. 623.
12. Орлова Ю.В., Мясоедов А.Н., Кириченко Е.Б., Балнокин Ю.В. Вклад неорганических ионов, растворимых углеводов и многоатомных спиртов в поддержание водного гомеостаза у двух видов полыни в условиях засоления. // Физиология растений. 2009. Т.56. с. 220-231.