

УДК 581.9

МАТЕРИАЛЫ К МОНОГРАФИИ РЕЛИКТОВОГО ВИДА *GLOBULARIA PUNCTATA* (GLOBULARIACEAE): ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

© 2019 Е.С. Богданова, О.А. Розенцвет

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти (Россия)

Поступила 21.03.2019

В статье подведены предварительные итоги разностороннего экологического, физиологического и биохимического изучения реликтового таксона из семейства Globulariaceae – *Globularia punctata* Lapeyr. в Среднем Поволжье. Этот вид является объектом особой охраны и включен в Красную книгу Самарской области (2017).

Ключевые слова: *Globularia punctata*, Среднее Поволжье, реликт, экологические, физиологические, биохимические особенности, Красная книга Самарской области.

Bogdanova E.S., Rozentsvet O.A. Materials to a monograph relict species *Globularia punctata* (Globulariaceae): ecological and physiological-biochemical characteristics. –

The article summarizes the preliminary results of a comprehensive ecological, physiological and biochemical study of the relict taxon from the family Globulariaceae – *Globularia punctata* Lapeyr. in the middle Volga region. This species is the object of special protection and is included in the Red book of the Samara region (2017).

Key words: *Globularia punctata*, Middle Volga region, relic, ecological, physiological, biochemical features, Red book of Samara region.

Представлены материалы, характеризующие экологические, физиологические и биохимические особенности редкого реликтового и особо охраняемого вида *Globularia punctata*, собранные в Среднем Поволжье.

Таксономия. Род *Globularia* относится к отделу Magnoliophyta, порядку Scrophulariales. Принадлежность растений *Globularia* к таксону ранга семейства претерпело ряд изменений. Первоначально растения данного рода (около 25 видов, включая *Globularia punctata* Lapeyr) были причислены к семейству Globulariaceae (Цвелев, 1981). В настоящее время многие современные исследователи считают, что родство вида *G. punctata* ближе к семейству Plantaginaceae, но поддерживается далеко не всеми (Roskov et al., 2000).

Биологическое описание вида. Вид *G. punctata* – ранццветущий травянистый длительно

но вегетирующий многолетник высотой 5–40 см, с выраженной розеткой прикорневых листьев. В основании розеток листья овальные, либо шпательевидные (рис. 1). Округлые соцветия располагаются на концах неразветвлённых стеблей, которые несут мелкие заострённые листочки. Размножение семенное, всхожесть семян низкая. Продолжительность всего жизненного цикла растений более 7 лет (Кузнецова, 2003).



Рис. 1. *Globularia punctata* Lapeyr
(<http://www.plantarium.ru/page/image/id/495691.html>)

Богданова Елена Сергеевна, кандидат биологических наук, научный сотрудник, cornales@mail.ru; Розенцвет Ольга Анатольевна, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, olgarozen55@mail.ru

Распространение. Восточноевропейский горно-степной вид, дизъюктивный ареал которого охватывает Кавказ, Европу и Средиземное море (Бобров, 1981; Сенатор, Саксонов, 2010).

В России встречается в Заволжье, в Республиках Татарстан, Башкортостан, в Самарской и Оренбургской областях в пределах Бугульминско-Белебеевской возвышенности, Кинельских и Сокских яров, отрогов Общего сырта, в Среднем Поволжье – по правому берегу Волги в Ульяновской, Самарской и Саратовской (Вольский и Хвалынский р-ны) областях. Затем после значительного разрыва ареала – в Ставропольском крае на Ставропольской возвышенности.

Экологические особенности вида. У растений сем. Globulariaceae отмечается строгая приуроченность к условиям петрофитно-карбонатной злаковой степи, предпочтение к склонам южной и юго-западной экспозиции, каменистым склонам с развитыми оползневыми процессами, численность популяции возрастает в местах, где отсутствует задернение почвы (Саксонов и др., 2005; Малиновская, 2014).

В экологическом плане *G. punctata* является ксерофитом, гелиофитом, облигатным кальцефитом. Характер местообитаний ценопопуляций *G. punctata* на Средневолжском участке ареала демонстрирует четкую приуроченность к территориям с повышенными формами рельефа, кальций-содержащими субстратами (Митрошенкова, 2015). Высокая численность достигается в тех местообитаниях, где общее проективное покрытие травостоя составляет от 15 до 70%. Подпочвы состоят из мела, мергеля, известняка, часто лежат открыто, что связано с естественными и / или искусственными причинами.

Большинство местообитаний *G. punctata* характеризуется повышенной инсоляцией и при определенном типе меловых отложений на них формируются своеобразные растительные группировки, которые отличаются как между собой, так и от зональной степной растительности. Константными видами являются *Adonanthe vernalis*, *Allium cretaceum*, *Bromopsis riparia*, *Campanula sibirica*, *Centaurea carbonata*, *Echinops ruthenicus*, *Euphorbia seguierana*, *Festuca valesiaca*, *Galium hexanarium*, *G. tinctorium*, *Gypsophila volgensis*, *Medicago romanica*, *Onosma volgensis*, *Oxytropis pilosa*. В местах произрастания *G. punctata* всегда присутствуют виды растений из сем. Ranunculaceae, Rosaceae, Fabaceae, Rubiaceae, Scrophulariaceae, Lamiaceae, Asteraceae, Poaceae, а также представители сем. Caryophyllaceae, Euphorbiaceae, Ariaceae, Boraginaceae (Кузнецова, 2003).

Эколого-фитоценологические особенности. Своеобразие растительных группировок с участием *G. punctata* показано на примере исследований в Самарской и Ульяновской областях. Так в Самарской обл. *G. punctata* встречается на возвышенных древних формах рельефа Правобережной и Левобережной частях Средней Волги (Саксонов, Сидякина, 2016). В условиях Самаролукской реликтовой популяции, вид приурочен к петрофитно-степным сообществам, которые представлены различными видами злаков (*Koeleria sclerophylla*, *Elytrigia lolioides*, *Festuca valesiaca*, *Stipa capillata*, *S. pennata*, *S. pulcherrima*), а также разнотравья (*Allium lineare*, *Asparagus polyphyllus*, *Centaurea carbonata*, *Echinops ruthenicus*, *Euphorbia seguierana*, *E. virgata*, *E. zhituliensis*, *Gypsophila juzepczukii*, *Hieracium viosum*, *Onosma volgensis*, *Pimpinella titanophila*, *Polygala sibirica*, *Pseudolysimachion spicatum* и др.) (Конева, Сидякина, 2018).

В Ульяновской области, данный вид встречается в сообществах *Adonanthe volgensis*, *Anemone sylvestris*, *Asperula exasperata*, *Astragalus wolgensis*, *Bupleurum falcatum*, *Euphorbia pseudagraria*, *Gentiana cruciata*, *Hedysarum grandiflorum*, *Iris aphylla*, *Linum perenne*, *L. uralense*, *Onosma volgensis*, *Paeonia tenuifolia*, *Phlomis pungens*, *Polygala sibirica*, *Pulsatilla patens*, *Salvia nutans*, *Scabiosa isetensis*, *Stipa pulcherrima*, *Syrenia montana*, *Thymus dubjanskyi* (Сенатор и др., 2016).

Природоохранный статус. *G. punctata* – редкий, исчезающий вид, внесенный в Красные книги многих регионов Европейской России. Принадлежит к группе плиоценовых реликтов (Дронин и др., 2015; Конева, Саксонов, 2011; Саксонов и др., 2011, 2014, 2015; Чап, Киселева, 2014).

Они характеризуются замедленным темпом эволюции, принадлежат к более ранним многочисленным систематическим группам, населяющим ограниченный ареал (или ареалы) или часть ранее обширного ареала (Липшиц, 1977). Кроме того, особенностью реликтовых видов является консервативность и специфическая приспособленность к экологическим условиям обитания (климатическим, геоморфологическим, эдафическим и биологическим). Они не расширяют своего ареала или расширяют незначительно (Морозова, 2011).

Экологическая значимость растительных сообществ с участием *G. punctata*. В настоящее время хозяйственное освоение территорий, повышенные рекреационные нагрузки приводят к изменению условий обитания растений, что влечет за собой сокращение численности

видов или к полному их исчезновению. Изучение сохранившихся реликтовых и эндемичных флоро-ценотических комплексов имеет больше значение для сохранения биоразнообразия, поскольку они включают много редких видов в растительных сообществах. В силу экологической специализации и уязвимости они требуют к себе особого внимания. В то же время существование в малоизмененном состоянии говорит о высоком адаптационном потенциале реликтовых растений. Исследование экологии, физиолого-биохимических особенностей растений *G. punctata* позволит глубже познать их адаптационные возможности.

Физиолого-биохимические особенности вида. Согласно современным представлениям, существует ряд ключевых функциональных признаков, характеризующих видовые особенности растений и их способность реагировать на изменения окружающей среды, особенно при изменении климата, атмосферной химии, режима землепользования и естественных нарушений (Cornelissen et al., 2003). Помимо анатомических признаков, таких как, мелкие размеры листьев, к ним относят параметры, характеризующие жизненную форму, архитектуру листа, морфологические признаки, водный обмен, фотосинтез, редокс-гомеостаз и метаболический потенциал и др.

Структурно-функциональные особенности ассимиляционного аппарата растений, такие как, толщина листовой пластинки, мезофилла листа, эпидермиса, размеры клеток ассимиляционной паренхимы и хлоропластов, содержание и соотношение фотосинтетических пигментов, отражают приспособленность вида к условиям среды (Ситников и др., 2016). Согласно данным автора Кузнецовой М.Н. (2003), листья растений *G. punctata* покрыты хорошо развитой кутикулой, в верхнем и нижнем эпидермисе встречаются секреторирующие железки. Мезофилл листа состоит из 6–8 слоев клеток, дифференцирован на столбчатую и губчатую паренхиму.

Физиолого-биохимическое состояние *G. punctata* оценивали по накоплению сухой массы, параметрам фотосинтетического аппарата, содержанию липидов и процессов перекисного окисления, в листьях растений собранных в 2015, 2016 и 2017 гг. в центральной части Приволжской возвышенности в активной фазе вегетации (июнь).

Содержание сухой массы в листьях *G. punctata* составляло от 24,8 до 45,2 мг/г, что говорит о вариативности данного показателя в зависимости от года исследования (Рис. 2 А). Наибольшее ее количество отмечено в листьях

растений *G. punctata*, собранных и проанализированных в 2015 г. В 2017 г. содержание сухой массы снизилось в 1,5 раза по сравнению с 2015 и 2016 гг. исследований.

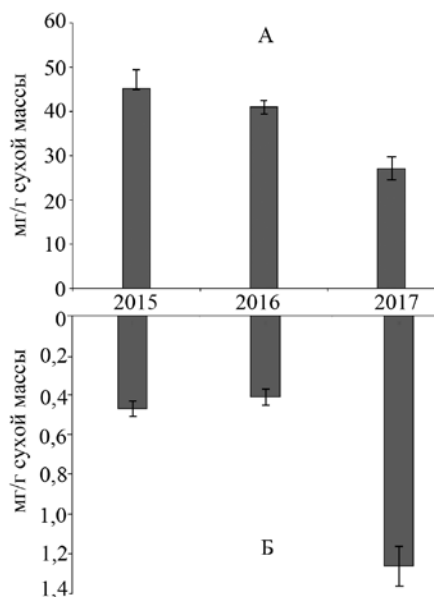


Рис. 2. Содержание сухой массы (А) и продуктов перекисного окисления липидов (Б) в листьях *G. Punctata*

В растительных тканях при воздействии разнообразных факторов среды у растений происходит увеличение содержания малонового диальдегида (МДА) – продукта окисления липидов (ПОЛ), что связано с активацией свободнорадикальных реакций в клетках. Содержание МДА может служить показателем физиологического состояния растений к условиям произрастания (Розенцвет и др., 2014). На рисунке 2 Б показано, что в листьях растений с наименьшим содержанием сухой массы интенсивность образования продуктов ПОЛ в 1,1 раз выше, чем в других образцах и составляла 1,3 мг/г сухой массы.

Одним из информативных и наиболее распространенных параметров, характеризующих фотосинтетический аппарат растений, является его пигментный состав. Хлорофиллы *a*, *b* (Хл *a*, *b*) и каротиноиды (Кар) являются основными фотосинтетическими пигментами выполняющими светособирающую и светозащитную функции (Белова, Краснопивцева, 2016; Богданова и др., 2017). Измерение количества пигментов проводили по методу Lichtenthaler et al. (2007). Общее содержание фотосинтетических пигментов в листьях *G. punctata* в разные годы в расчете на абсолютно сухую массу составляло от 3,3 мг/г до 4,8 мг/г (Рис. 3). Суммарная доля зеленых пигментов варьировала от 2,7 до 3,8 мг/г, а содержание Кар – от 0,6 до 0,9 мг/г сухой массы. *G. punctata* произрастает в усло-

виях сильной освещенности, поэтому, как у всех гелиофитов, количество Хл *a* значительно преобладало над Хл *b*, особенно это заметно по данным полученным в 2016 г. Световой режим существенно влиял и на соотношение Хл *a+b*/Кар. Результаты наших исследований показали, что величина данного параметра варьировала в интервале значений 3,6–4,5.

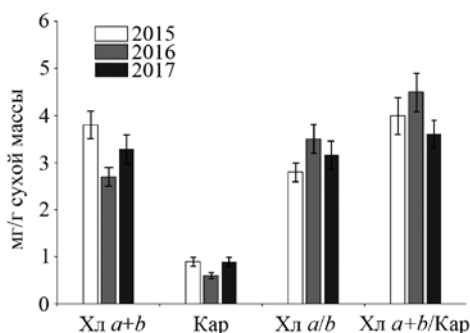


Рис. 3. Состав пигментов в листьях *G. punctata*

Важную информацию о состоянии клеток несут мембранные липиды и соответствующие им жирные кислоты (ЖК) (Sui et al., 2010; Rozentsvet et al., 2016). Количество общих липидов, выделенных из листьев растений в разные годы, практически не менялось (80–81,9 мг/г сухой массы). Большая часть общих липидов представлена гликолипидами (ГЛ) в количестве 38,5 мг/г. Доля нейтральных липидов (НЛ) составляла 13,6 мг/г, меньше всего было содержание фосфолипидов (ФЛ) – 6,4 мг/г сухой массы (Рис. 4 А). Исследования, проведенные в течение трех лет, показали, что индивидуальный состав отдельных групп липидов значительно различался.

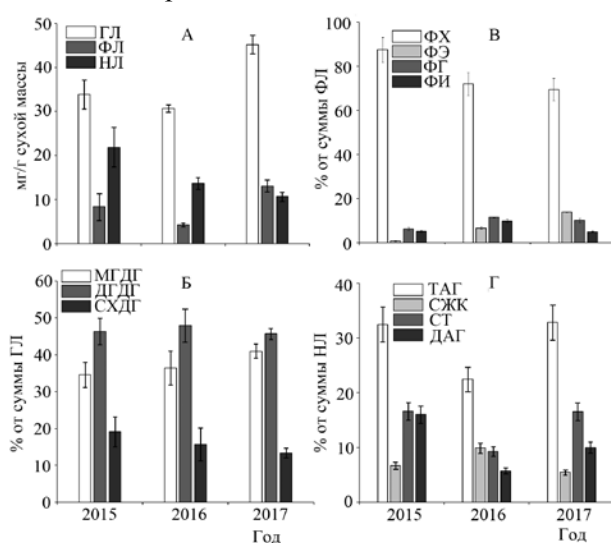


Рис. 4. Соотношение и индивидуальный состав липидов в листьях *G. punctata*

ГЛ растений локализуются преимущественно в фотосинтетических мембранах хлоропла-

стов. Во фракции ГЛ, выделенных из листьев *G. punctata*, наиболее изменчивыми компонентами были моногалактозилдиацилглицерин (МГДГ) и сульфохиновозилдиацилглицерин (СХДГ) (Рис. 4 Б). Установлено, что в период с 2015 по 2017 г. на фоне увеличения МГДГ (в 1,1 раза) происходило снижение СХДГ (в 1,4 раза), при этом количество дигалактозилдиацилглицерина (ДГДГ) практически не менялось или менялось незначительно. Известно, что для эффективной работы фотосинтетического аппарата необходимо определенное соотношение МГДГ/ДГДГ. В нашем случае данный параметр варьировал в интервале значений 1,1–1,3. Вероятно изменение соотношения МГДГ/ДГДГ в листьях *G. punctata* может быть связано с изменением уровня освещенности.

В составе ФЛ преобладал фосфатидилхолин (ФХ) 69,4–87,4%. Далее содержание индивидуальных компонентов ФЛ листьев *G. punctata* можно представить следующим рядом: фосфатидилглицерин (ФГ) (6,2–11,5%) < фосфатидилэтаноламин (ФЭ) (0,7–13,9%) < фосфатидилинозит (ФИ) (4,9–9,8%). Данные рис. 4 В показали, что в листьях растений, собранных в 2015 г. на фоне высокого содержания ФХ количество других ФЛ было заметно ниже. В последующие годы уровень ФХ снижался, а доля ФЭ, ФГ и ФИ увеличивалась.

В клетках растений наиболее доступными источниками энергии, обеспечивающими обменные процессы в растительных организмах являются НЛ. Триацилглицериды (ТАГ) растений представляют собой эффективную форму накопления углерода и энергии. В результате деградации ТАГ высвобождаются диацилглицериды (ДАГ), которые используются в качестве субстрата для синтеза ФЭ и ФХ. Растительные стерины (СТ) выполняют структурную и регуляторную роль в клеточных процессах, задействованы в упорядочивании ЖК цепей в мембране, что может влиять на ее проницаемость для воды, ионов и на активность мембраносвязанных белков (Валитова и др., 2016). Кроме того, СТ могут быть вовлечены в процессы адаптации растительных мембран к изменениям температуры.

Во фракциях НЛ, выделенных из листьев *G. punctata*, главными компонентами были ТАГ, за ними следовали СТ, ДАГ и СЖК. Высокое содержание ТАГ, СТ и ДАГ отмечали в 2015 и 2017 гг. В 2016 на фоне снижения этих параметров количественно увеличивалось содержание СЖК (рис. 4 Г).

Изменчивость физиолого-биохимических параметров. Как видно из предыдущего раздела физиолого-биохимические параметры раз-

личаются в зависимости от года исследования. В работе (Гребенюк, Торбина, 2006) сообщается, что в зависимости от места произрастания *G. punctata*, могут существенно меняться морфометрические показатели. Растения *G. punctata*, произраставшие на меловых обнажениях с высоким содержанием CaCO_3 и низким гумуса (0,48–0,32%), характеризовались меньшим диаметром и высотой (11,81 и 11,13 см, соответственно), числом цветоносов, соцветий и семян по сравнению растениями, произраставшими на дерново-карбонатной степной почве под ковыльно-шаровницевым фитоценозом, где содержание гумуса значительно выше (6,38%).

Для выяснения причин вариативности физиолого-биохимических параметров нами исследованы растения в двух ценопопуляциях (ЦП-1) и (ЦП-2) в национальном парке «Самарская Лука» (Самарская обл.) (на степных слабо нарушенных каменистых склонах). На участке ЦП-1 значения рН почвенного раствора и влажности составляли 7,8 и 11,6%, соответственно. Почва на участке ЦП-2 была более щелочная (8,3) и менее увлажнена (3,4%) (Богданова, Розенцвет, 2018).

Сравнительный анализ пигментного пула показал, что листья растений ЦП-2, произраставших на более сухих почвах, содержали меньше зеленых пигментов (1,2 мг/г), чем растения ЦП-1 (1,5 мг/г). При этом содержание Кар растений обеих ЦП было одинаковым 0,1 мг/г сухой массы (Рис. 5).

Суммарное содержание липидов в листьях растений составляло 50,2 и 48,7 мг/г сухой массы. В соотношении разных групп липидов выявлено, что листья растений обеих популяций в большей степени накапливали ГЛ (30,0–32,8 мг/г сухой массы), за ними следовали НЛ (11,3–16,3 мг/г сухой массы) (Рис. 6А). Количественное содержание ФЛ было минимальным и не превышало 10% от общей суммы липидов. Аналогичные данные были отмечены и для растений, проанализированных в разные годы.

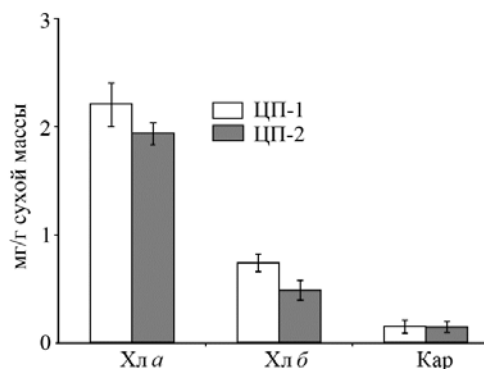


Рис. 5. Содержание пигментов в листьях растений *G. punctata* двух ценопопуляций

В составе ГЛ растений ЦП-1 и ЦП-2 отмечали высокое содержание ДГДГ – 48,0 % от суммы ГЛ, при относительно низком значении МГДГ – 34,9–38,0%. Количественное содержание СХДГ составляло 13,9 и 17,4%, соответственно (Рис. 6Б).

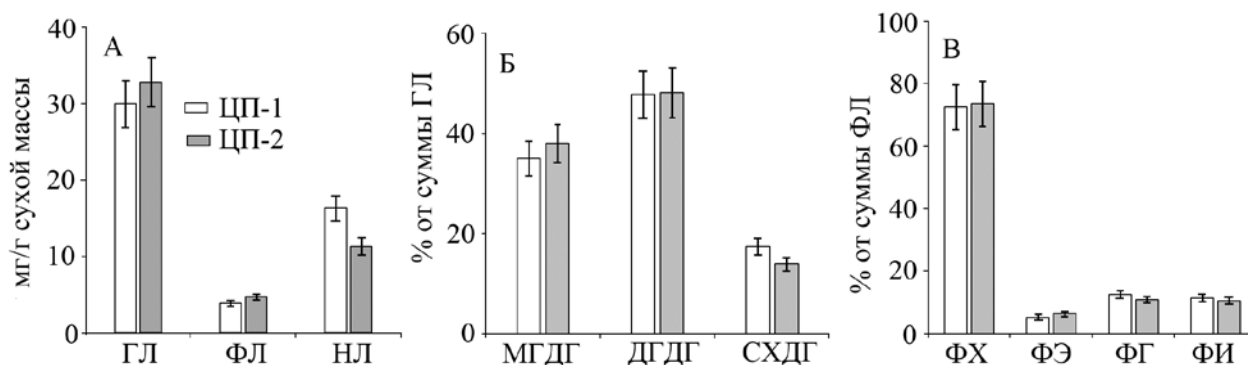


Рис. 6. Соотношение и индивидуальный состав липидов в листьях растений *G. punctata* двух ценопопуляций

Значительный вклад в состав индивидуальных ФЛ листьев *G. punctata*, собранных из двух популяций, вносил FX (72,4–73,5% от суммы ФЛ). Относительное содержание FG и FI в листьях растений обеих ЦП было прибли-

зительно равным 10,5–12,5%. Доля FE составляла не более 7% (Рис. 6 В).

Данные таблицы показывают, что состав ЖК исследованных растений обогащен ненасыщенными ЖК (ННЖК) 76,0–78,0% от суммы

ЖК. Доминирующими кислотами были олеиновая (10,1–10,9%), линолевая (19,5–23,8%) и линоленовая (40,8–46,3%). Среди насыщенных ЖК (НЖК) преобладала пальмитиновая кислота (16,4–18,6%, соответственно).

Таблица
Содержание жирных кислот (% от суммы ЖК) в листьях растений *G. punctata* двух ценопопуляций

Жирные кислоты	ЦП-1	ЦП-2
Миристиновая	2,1±0,1	1,4±0,4
Пальмитиновая	18,6±0,5	16,4±0,3
Стеариновая	2,2±0,2	3,0±0,3
Олеиновая	10,1±0,1	10,9±0,8
Линолевая	23,8±0,6	19,5±0,4
Линоленовая	40,8±0,6	46,3±0,3
Другие ЖК	2,4±0,8	7,2±0,1
НЖК	24,0	22,0
ННЖК	76,0	78,0

В таблице представлены результаты кислот, содержание которых превышало 0,1% от суммы ЖК

Полученные результаты показали, что у растений двух ЦП выявлены количественные изменения зеленых пигментов, которые предположительно связаны с условиями произрастания растений. Сходство состава липидов и ЖК свидетельствует о стабильности структуры мембранного аппарата в условиях Среднего Поволжья.

Биологическая активность. Известно, что в филогенетически родственных видах *G. punctata*, таких как *G. cordifolia*, *G. meridionalis*, обнаружен ряд веществ, обладающих биологической активностью (БАВ). Среди них выявлены сапонины, дубильные вещества, терпеноиды, кумарины, гликозиды и эфиромасличные соединения (Kirmizibekmez et al., 2004; Harzallah et al., 2010). Из листьев *G. alypum* было выделено вещество – глобуларин представляющее собой иридоидный гликозид, а также флавоноиды. Корни растений содержали преимущественно фенольные соединения (Merghache et al. 2013; Taghzoutia et al., 2016). В настоящее время мало сведений о БАВ растений *G. punctata*.

Полисахариды (ПС) растений оказывают выраженное противовоспалительное, ранозаживляющее, антиоксидантное и противорадиационное воздействие, стимулируют процессы кроветворения, активируют функции иммунной системы при введении в организм, как здоровых животных, так и животных с различными видами патологии.

Методом последовательной экстракции из сухого шрота листьев *G. punctata* была выделенная ПС фракция, состоящая из водорастворимых полисахаридов (ВРПС), пектиновых веществ (ПВ) и гемицеллюлоз А и Б (ГЦА, Б). Проведенный гравиметрический анализ показал преобладание в ПС комплексе ГЦА, Б (от 38,6 до 41,5% от выхода ПС). Количество ПВ варьировало в интервале значений 4,8–11,7%, а ВРПС 3,1–8,0% от выхода ПС. На рисунке 7 показано, что 2015 г. в листьях растений *G. punctata* содержание ВРПС, ПВ и ГЦБ было выше, чем в 2016 и 2017 гг.

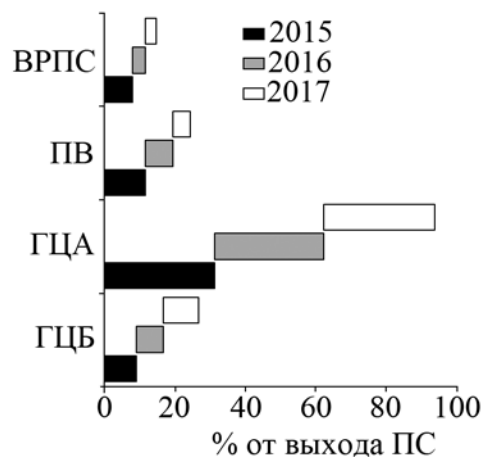


Рис. 7. Состав полисахаридной фракции, выделенной из листьев растений *G. punctata* двух ценопопуляций

Обозначения; ВРПС – водорастворимые полисахариды; ПВ – пектиновые вещества; ГЦА, ГЦБ – гемицеллюлоза А, Б.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенные данные показывают, что наряду с известным биологическим, экологическим, морфометрическим, фитоценологическим своеобразием, *G. punctata* обладает физиолого-биохимическими особенностями. В пигментном пуле растений количество Хл *a* значительно преобладает над Хл *b*, что является общим отличительным признаком растений гелиофитов. В листьях растений низкое содержание сухой массы в разные годы исследования сопровождается повышенным уровнем окислительных процессов. При идентичном качественном составе липидов к особенностям можно отнести высокое относительное содержание отдельных классов липидов (ДГДГ, ФХ). На морфометрические параметры *G. punctata* большое влияние оказывают почвенные условия (бедность почвенного субстрата, высокий рН и дефицит влаги). Сравнительный анализ физиолого-биохимических параметров растений двух ЦП в условиях одного года показал количественные вариации содержания зеленых пигментов, ко-

торые предположительно связаны с условиями произрастания растений. Сходство состава липидов и ЖК свидетельствует о стабильности структуры мембранного аппарата. Данные о

составе ПС дают возможность предполагать наличие компонентов, имеющих потенциальную биологическую активность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белова Т.А., Краснопивцева А.Н.** Физиологические основы адаптации пигментной системы древесных растений к условиям светового климата городской среды // *Auditorium*. Электронный науч. журн. Курского гос. ун-та. 2016. № 4.
- Бобров Е.Г.** *Globulariaceae – Шаровниковые* // Флора европейской части СССР. Т. 5. Л.: Наука, 1981. С. 341-342.
- Богданова Е.С., Розенцвет О.А.** Оценка физиолого-биохимического состояния реликтового вида *Globularia punctata* в условиях Среднего Поволжья // Сб. тр. конф. «Механизмы устойчивости растений и микроорганизмов к неблагоприятным условиям среды». Всерос. науч. конф. с междунар. участием и школы молодых ученых. Иркутск. 2018. С. 139-142.
- Богданова Е.С., Розенцвет О.А., Табаленкова Г.Н., Захожий И.Г.** Сезонная динамика содержания пигментов, полисахаридов, антиоксидантов, липидов вечнозеленого кустарничка *Ephedra distachya* L. // Вестн. биотехнологии. 2017. Т. 13, № 2. С. 10-16.
- Валитова Ю.Н., Сулкарнаева А.Г., Минибаева Ф.В.** Растительные стернины: многообразие, биосинтез, физиологические функции // Биохимия. 2016. Т. 81, № 8. С. 1050-1068.
- Гребенюк С.И., Торбина М.В.** Влияние условий произрастания на некоторые вегетативные и генеративные признаки глобулярии точечной (*Globularia punctata* Lareug.) // Бюл. Ботан. сада Саратов. гос. ун-та. 2006. Вып. 5. С. 89-91.
- Дронин Г.В., Новикова Л.А., Саксонов С.В.** Реликтовый элемент флоры бассейна реки Сызранки // Изв. высш. учебных заведений. Поволж. регион. Естеств. науки. 2015. № 4 (12). С. 19-28.
- Конева Н.В., Саксонов С.В.** Реликтовые элементы во флоре Самарской Луки: обзор работ // Экология и география растений и сообществ Среднего Поволжья / под ред. к.б.н. С.А. Сенатора, д.б.н. С.В. Саксонова и чл.-корр. РАН Г.С. Розенберга. Тольятти: Кассандра, 2011. С. 124-131.
- Конева Н.В., Сидякина Л.В.** О географии и охране *Globularia punctata* Lareug (*Globulariaceae*) в Самарской области // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2018. Т. 28, № 3. С. 186-193.
- Кузнецова М.Н.** Биолого-ценотические особенности *Globularia punctata* Lareug. в центральной части Приволжской возвышенности: дис. ... канд. биол. наук. Ульяновск, 2003. 163 с.
- Липшиц С.Ю.** Некоторые мысли о реликтах // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л.: Наука, 1977. С. 119-125.
- Малиновская Е.Н.** О распространении *Globularia punctata* Lareug., *Globulariaceae* в бассейне р. Сок (Самарская область) // Экология и география растений и растительных сообществ Средне-
- го Поволжья. Материалы III науч. конф. «Исследования растительного мира Самарско-Ульяновского Поволжья». 2014. С. 281-286.
- Митрошенкова А.Е.** Растительные сообщества с *Globularia punctata* Lareug. в Самарской области // Самар. науч. вестн. 2015. № 2 (11). С. 115-120.
- Морозова О.В.** Флора Средне-Кумского флористического района (Центральное Предкавказье) и её анализ: дис. ... канд. биол. наук. Ставрополь, 2011. 221 с.
- Розенцвет О.А., Нестеров В.Н., Богданова Е.С.** Состав мембран дикорастущих галофитов с различными механизмами регуляции солевого обмена в зависимости от абиотических факторов среды // Биологические мембраны. 2014. Т. 31, № 2. С. 137-146.
- Саксонов С.В., Кузнецова М.Н., Лобанова А.В., Конева Н.В.** Жизненная стратегия и онтогенез шаровницы крапчатой (*Globularia punctata*, *Globulariaceae*) в условиях реликтового ареала // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Четвертые Любичевские чтения). 2005. С. 191-202.
- Саксонов С.В., Новикова Л.А., Сенатор С.А., Рухлено И.А.** Реликтовые растения Приволжской возвышенности: состояние проблемы // Вестн. Волж. ун-та им. В.Н. Татищева. 2015. № 4. (19). С. 306-318.
- Саксонов С.В., Сенатор С.А., Конева Н.В.** Классификация реликтовых растений центральной части Приволжской возвышенности // Изв. Самар. НЦ РАН. 2011. Т. 13, № 5. С. 64-67.
- Саксонов С.В., Сенатор С.А., Савчук С.С., Рощевский Ю.К.** Реликтовые элементы флоры Средне-Волжского биосферного резервата (Приволжская возвышенность) // Экология и география растений и сообществ Среднего Поволжья / под ред. С.А. Сенатора, С.В. Саксонова, Г.С. Розенберга. Тольятти: Кассандра, 2014. С. 342-348.
- Саксонов С.В., Сидякина Л.В.** Самаролукская популяция реликтового вида *Globularia punctata* Lareug (*Globulariaceae*) // Инновационные подходы к обеспечению устойчивого развития социо-эколого-экономических систем: Материалы III междунар. конф. Самара, 2016. С. 92-94
- Сенатор С.А., Саксонов С.В.** Причины дизъюнкций ареалов растений в Самарско-Ульяновском Поволжье (в порядке дискуссии) // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Теория ареалов: виды, сообщества, экосистемы (V Любичевские чтения) / Под ред. чл.-корр. Г.С. Розенберга и проф. С.В. Саксонова. Тольятти: Кассандра, 2010. С. 180-189.
- Сенатор С.А., Саксонов С.В., Васюков В.М. и др.** XIV экспедиция-конференция Института экологии Волжского бассейна РАН, посвященная 100-летию Рус. Ботан. Об-ва. Часть 2. Ульяновская об-

ласть // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2016. Т. 25, № 3. С. 94-122.

Ситников И.А., Шаихова Д.Р., Чукина Н.В., Киселева И.С. Влияние аэротехногенного загрязнения на фотосинтетический аппарат растений *Scorzonera glabra* Rupr. // Ученые записки Петрозаводского гос. ун-та. 2016. № 8. С. 84-90.

Цвелев Н.Н. Семейство норичниковые (Scrophulariaceae) / Жизнь растений. Т. 5, Ч. 2. Цветковые растения; под ред. А. Л. Тахтаджяна. М.: Просвещение, 1981. С.421-427.

Чап Т.Ф., Киселева Д.С. *Globularia punctata* Ларег на Самарской Луке. Экология и география растений и растительных сообществ Среднего Поволжья. Материалы III науч. конф. «Исследования растительного мира Самарско-Ульяновского Поволжья». 2014. С. 410-415.

Cornelissen H.C., Lavorel S., Garnier E. et al. Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide // Australian Journal of Botany. 2003. V. 51. P. 335-380.

Harzallah H.J., Neffati A., Skandrani I. et al. Antioxidant and antigenotoxic activities of *Globularia alypum* leaves extracts // Journal of Medicinal Plants Research. 2010. V. 4. P. 2048-2053.

Kirmizibekmez H., Alis I.C., Piacente S., Pizza C. Phenolic Compounds from *Globularia cordifolia* // Turkish Journal of Chemistry. 2004. V. 28. P. 455-460.

Lichtenthaler H., Ac A., Marek M.V., Kalina J., Urban O. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species // Plant Physiology and Biochemistry. 2007. V. 45. P. 577-588.

Merghache S., Zerriouh M., Merghache D. et al. Evaluation of hypoglycaemic and hypolipidemic activities of Globularin isolated from *Globularia alypum* L. in normal and streptozotocin-induced diabetic rats // Journal of Applied Pharmaceutical Science. 2013. V. 3. P. 001-007.

Roskov Y., Kunze T., Orrell T. et al. Eds. Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 2014. Annual Checklist. DVD. Species 2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands.

Rozenstvet O., Grebenkina T., Nesterov V., Bogdanova E. Seasonal dynamic of morpho-physiological properties and the lipid composition of *Plantago media* (Plantaginaceae) in the Middle Volga region // Plant Physiology and Biochemistry. 2016. V. 104. P. 92-98.

Sui N., L M., Li K., Song J., Wang B.-S. Increase in unsaturated fatty acids in membrane lipids of *Suaeda salsa* L. enhanced protection of photosystem II under high salinity // Photosynthetica. 2010. V. 48. P. 623-629.

Taghzoutia O.K., Balourib M., Ouedrhiric W., Chahadd A.E., Romanea A. In vitro evaluation of the antioxidant and antimicrobial effects of *Globularia alypum* L. extracts // Journal of Materials and Environmental Science. 2016. V. P. 1988-1995.