

УДК 577.151.05 + 577.151.65

**ИЗУЧЕНИЕ МЕТАБОЛИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ВИДОВ ПОЛЫНЕЙ РЕГИОНАЛЬНОЙ ФЛОРЫ, КУЛЬТИВИРУЕМЫХ В БОТАНИЧЕСКОМ САДУ ВОРОНЕЖСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА**

<sup>1</sup>Землянухина О.А., <sup>1</sup>Вепринцев В.Н., <sup>1</sup>Карпеченко К.А., <sup>1</sup>Карпеченко Н.А.,  
<sup>2</sup>Калаев В.Н., <sup>2</sup>Лепешкина Л.А., <sup>2</sup>Муковнина З.П., <sup>2</sup>Серикова В.И.,  
<sup>2</sup>Моисеева Е.В., <sup>2</sup>Баранова Т.В., <sup>2</sup>Кузнецов Б.И.

<sup>1</sup>ФГУП «Научно-исследовательский институт лесной генетики и селекции»,  
Воронеж, e-mail: oz54@mail.ru;

<sup>2</sup>ФГБОУ ВПО Воронежский государственный университет,  
Воронеж, e-mail: Dr\_Huixs@mail.ru

Проведен биохимический анализ пяти видов полыней. Эти виды являются редкими и охраняемыми растениями региональной флоры. Изучена ферментативная активность изоцитратдегидрогеназы, изоцитратлиазы, NADH-дегидрогеназы, малатдегидрогеназы, малик-энзима. Выявлены изоферментные спектры NADH-дегидрогеназы, неспецифической эстеразы, малик-фермента, супероксиддисмутазы. Предполагается, что адаптация растений полыни к условиям ботанического сада им. проф. Б.М. Козо-Полянского Воронежского государственного университета (на основе анализа активности изоцитратдегидрогеназы, малатдегидрогеназы, малик-энзима) возрастает в следующем порядке: полынь беловойлочная, полынь армянская, полынь широколистная, полынь эстрагон и полынь обыкновенная. У всех видов полыней показано наличие ярко выраженных зон активности супероксиддисмутазы – фермента, участвующего в антиоксидантной системе клеток. Эстеразные спектры представлены наибольшим количеством изоформ (12) и несут, по-видимому, видовую специфичность и могут служить для идентификации того или иного вида.

**Ключевые слова:** род полынь, ферментативная активность, изоферментные спектры

**THE MEASUREMENT OF METABOLIC PECULIARITIES OF ARTEMISIA SP. OF VORONEZH STATE UNIVERSITY BOTANICAL GARDEN**

<sup>1</sup>Zemlianukhina O.A., <sup>1</sup>Veprintsev V.N., <sup>1</sup>Karpechenko K.A., <sup>1</sup>Karpechenko N.A.,  
<sup>2</sup>Kalaev V.N., <sup>2</sup>Lepeshkina L.A., <sup>2</sup>Mukovkina Z.P., <sup>2</sup>Serikova V.I.,  
<sup>2</sup>Moiseeva E.V., <sup>2</sup>Baranova T.V., <sup>2</sup>Kuznetsov B.I.

<sup>1</sup>Research Institute of Forest Genetics and Breeding, Voronezh, e-mail: oz54@mail.ru;

<sup>2</sup>Voronezh State University, Voronezh, e-mail: Dr\_Huixs@mail.ru

The measurements of metabolic peculiarities of five Artemisia spp. of Voronezh State University botanical garden were carried out. These species are rare plants of regional flora. Isocitrate dehydrogenase, isocitrate lyase, NADH-dehydrogenase, malate dehydrogenase, malik-enzyme activities were studied. The data of lack of activity glukozo-6-phosphate dehydrogenase was obtained. Isofermental spectrums of NADH-dehydrogenase, nonspecific esterase, malik enzyme, superoxide dismutase were revealed. Expected that stability of Artemisia plants increases in a following order: Artemisia hololeuca Bieb. ex Bess., Artemisia armeniaca Lam., Artemisia latifolia Ledeb., Artemisia dracunculul L., Artemisia vulgaris L. At all species of Artemisia are pronounced zones of superoxide dismutase activity. This is enzyme which participates in antioxidant system of cells. EST-spectrums consisting of 12 isoforms have an ability of species Artemisia identification.

**Keywords:** genus Artemisia, the enzymatic activity, isozyme spectrums

Род полынь относится к семейству астровых и насчитывает более 200 видов. Известно, что растения полыни вырабатывают огромное количество химических соединений, которые делятся на две основные группы: биологически активные и сопутствующие. Наличие сопутствующих веществ – одно из отличий природных лекарственных средств от синтетических. Основными биологическими веществами полыни являются эфирные масла, сопутствующими – органические кислоты, жирные кислоты и дубильные вещества.

В настоящее время некоторые виды полыни являются исчезающими и занесены в Красную книгу. Сокращение видовой разнообразия растений происходит в связи

с хозяйственной деятельностью человека, нарушениями землепользования, загрязнением территорий, чтобы создать и внедрить механизмы сохранения и восстановления редких и находящихся под угрозой исчезновения видов, необходимо проводить фундаментальные научные исследования для получения научных знаний в области биологии видов, для оценки их современного состояния и воздействия на эти объекты лимитирующих факторов.

Несмотря на широкое применение травяных сборов разных видов полыней, в литературе практически не встречаются данные о биохимических исследованиях представителей рода полынь. В предлагаемой работе у пяти видов полыни были

проанализированы ферменты основных метаболических циклов клетки: цикла трикарбоновых путей (ЦТК), пентозо-фосфатного пути (шунта), глиоксилатного цикла, альтернативного ЦТК цикла, представленного Са-чувствительной NADH-дегидрогеназой. Известно, что нарушения в регуляции циклов под действием антропогенных факторов или иных стрессовых воздействий приводят к изменению активности ключевых ферментов, их изоферментному составу [5, 8, 11]. Поэтому целью исследования являлось изучение метаболических особенностей видов полыней региональной флоры, культивируемых в ботаническом саду Воронежского государственного университета.

### Материалы и методы исследования

В качестве объектов исследования были выбраны пять видов полыней, которые интродуцированы в коллекции и экспозиции природной флоры и растительности Центрального Черноземья. Среди них есть редкие и уязвимые виды, охраняемые на региональном и федеральном уровне.

**Полынь беловойлочная (*Artemisia hololeuca* Bieb. ex Bess.)** занесена в Красную книгу России, статус 2, и Красную книгу Белгородской области, статус 6. Является эндемиком меловых обнажений бассейна Дона и Северского Донца. В регионе указывается для Белгородской (юго-восток) и Воронежской (юг) областей [1]. Это степной полукустарничек с многочисленными укороченными вегетативными побегами, образующими густую дернину, 10–25 (35) см высотой, ксерофит, кальцефил, эвтроф, светолюбивый. Цветет в июле-августе. В ботаническом саду культивируется в коллекции «Растения Красной книги России флоры Центрального Черноземья» и «Систематикум флоры Центрального Черноземья», на экспозиции «Сниженные Альпы».

**Полынь армянская (*Artemisia armeniaca* Lam.)** включена в Красные книги Липецкой и Курской областей, статус 2 [9]. Это опушечно-степной травянистый многолетник, 40–65 см высотой, мезоксерофит, кальцефил, мезотроф, светолюбивый. Цветет в июле-августе. Размножается делением куста. Представлен в коллекции «Систематикум флоры Центрального Черноземья».

**Полынь широколистная (*Artemisia latifolia* Ledeb.)** занесена в Красные книги Липецкой и Курской областей, статус 2 [9]. В культуре этот степной длиннокорневищный травянистый многолетник достигает 20–55 см высотой. Растет на хорошо освещенных местах и предпочитает богатые карбонатами почвы. Цветет в июле-сентябре. Размножается вегетативно. В ботаническом саду растет в коллекции «Систематикум флоры Центрального Черноземья».

В качестве контроля использованы два эвритопных вида. Это полынь обыкновенная и полынь эстрагон, которые имеют широкое распространение в Центральном Черноземье.

**Полынь эстрагон (*Artemisia dracunculus* L.)** – луговой длиннокорневищный травянистый многолетник, 40–150 см высотой, галофит, мезофит, эвтроф, светолюбивый. Цветет в июле-сентябре. Размножается делением куста. Растет в коллекции «Систематикум флоры Центрального Черноземья».

**Полынь обыкновенная (*Artemisia vulgaris* L.)** – сорно-опушечно-луговой короткокорневищный травянистый многолетник, 50–150 см высотой, мезофит, мезотроф, эвтроф, светолюбивый. Цветет в конце июля – сентябре. Размножается семенами. Представлен в коллекции «Систематикум флоры Центрального Черноземья».

Ферментативный препарат получали с помощью центрифугирования в течение 7 мин при 4200 g, растертых со стеклом листьев в 0,1 М трис-НС1 буфере, pH 7,5. Все работы проводили на холоде. За единицу ферментативной активности принимали количество фермента, катализирующее образование 1 мкМ продукта за 1 мин при 25°C с учетом коэффициента молярной экстинкции («общая активность», ФЕ/мл). Удельную активность рассчитывали, относив общую активность на 1 мг белка (ФЕ/мг). Надосадочные жидкости в процессе работы сохраняли в эппендорфах в твердотельном термостате BIOSAN CH-100 при –3°C.

Активность ферментов определяли по Землянухиной А.А. [4]. Измерение оптической плотности проводили в 1 см кварцевых кюветах на СФ-102 в течение 3–15 мин. Изучались следующие активности ферментов: изоцитратдегидрогеназа (ИДГ; КФ 1.1.1.42), изоцитратлиаза (ИЦЛ; КФ 4.1.3.1), NADH-дегидрогеназа (NADH-ДГ; КФ 1.6.99.1), малатдегидрогеназа (МДГ; КФ 1.1.1.37), малик-энзим (МЭ; КФ 1.1.1.3), глюкозо-6-фосфат дегидрогеназа (гл.-6-Ф-ДГ; КФ 1.1.1.49), неспецифическая эстераза (ЭСТ; КФ 3.1.1.1).

Изоферментный анализ на выявление активности супероксиддисмутазы (СОД; КФ 1.15.1.1), NADH-дегидрогеназы, малик-энзима, неспецифической эстеразы проводили электрофоретически по стандартному методу Дэвиса в вертикальных пластинах ПААГ (7.5%) в окрашивающей смеси [16]. Гели высушивали на стеклянных пластинах, в целлофане, в растворе спирт : глицерин (1:1), а затем сканировали с разрешением 300 dpi.

Определение количества растворимого белка проводили по методу Брэдфорда [13]. В таблице и на рисунках даны значения средних арифметических данных, вычисленных на основании трех измерений.

### Результаты исследования и их обсуждение

Результаты анализа измерения активностей ИДГ, ИЦЛ, NADH-ДГ, МДГ, МЭ приведены в табл. 1, где № 1 – полынь беловойлочная, № 2 – полынь армянская, № 3 – полынь широколистная, № 4 – полынь эстрагон, № 5 – полынь обыкновенная. Представленные результаты демонстрируют одинаковый характер распределения в листьях полыней обоих ферментов, субстратом которых является изоцитрат, хотя и различающийся по абсолютным значениям почти на порядок. Так, максимальная активность ИДГ обнаруживается в листьях полыни беловойлочной ( $2,39 \cdot 10^{-3}$  ФЕ/мг), а минимальная – у полыни обыкновенной ( $0,41 \cdot 10^{-3}$  ФЕ/мг), т.е. разница почти в 6 раз. Почти такой же характер носит и активность ИЦЛ: максимальное значение наблюдается в листьях полыни беловойлочной ( $0,61 \cdot 10^{-3}$  ФЕ/мл), минималь-

ное – у полыни эстрагон ( $0,09 \cdot 10^{-3}$  ФЕ/мг), разница почти семикратная. ИДГ является представителем ЦТК, а ИЦЛ – глиоксилатного цикла. Последний представлен среди растений, накапливающих оксалаты, а также у масличных растений, к которым с долей вероятности можно отнести и виды полыней, содержащие большое количество эфирных масел.

Хотя активность ИЦЛ на порядок ниже активности ИДГ, она, тем не менее, измеряема и достоверна. Кажется вероятным, что регуляция ЦТК осуществляется у разных растений по-разному и зависит от концентрации оксалоацетата. Вполне возможно, что этот фактор играет главную роль, поскольку концентрация оксалоацетата в митохондриях очень низка и зависит от метаболических условий. Судя по

результатам исследований этих двух ферментов, метаболические процессы у пяти видов полыней идут в одном направлении. Снижение активности ферментов, утилизирующих изоцитрат, идет в направлении: полынь беловойлочная → полынь армянская → полынь широколистная → полынь эстрагон → полынь обыкновенная. Решающую роль в уточнении ответа на проблему должно быть определение дополнительных ферментов, например, участвующих в электрон-транспортной цепи (в частности, цитохром *c*-оксидазы). В определенной степени устойчивость растения зависит от дыхательных процессов: чем ниже норма активности ИДГ (полынь обыкновенная), тем устойчивее растение, чем выше норма активности ИДГ – тем интенсивнее растение дышит, тем сильнее стресс [2].

Таблица 1

Активность ферментов ИДГ, ИЦЛ, NADH-ДГ, МДГ, МЭ у представителей пяти видов рода полынь ( $\cdot 10^{-3}$ )

№ п/п	ИДГ		ИЦЛ		NADH-ДГ		МДГ		Малик-энзим	
	ФЕ/мл	ФЕ/мг	ФЕ/мл	ФЕ/мг	ФЕ/мл	ФЕ/мг	ФЕ/мл	ФЕ/мг	ФЕ/мл	ФЕ/мг
1	7,71	2,39	1,98	0,61	21,21	6,57	4,82	1,99	2,89	0,89
2	5,30	1,39	0,72	0,19	2,89	0,76	11,09	2,91	5,78	1,51
3	7,23	1,27	1,62	0,28	4,82	0,84	13,50	2,36	8,19	1,43
4	3,37	0,41	1,62	0,20	6,75	0,82	10,12	1,23	0	0
5	8,19	0,84	0,90	0,09	5,3	0,54	9,16	0,94	0	0

Активность NADH-дегидрогеназы как общая, так и удельная, находятся в пределах значений активностей других исследуемых ферментов, за исключением полыни беловойлочной, где значения показателя составляют  $21,21 \cdot 10^{-3}$  ФЕ/мл. Вполне вероятно, что такое распределение фермента зависит от природы вида и не связано с его адаптивными признаками.

В метаболизме клеток, подверженных стрессовому воздействию, обычно происходят значительные изменения, направленные на нейтрализацию негативных эффектов. Изменяется работа ионно-транспортных систем, происходит накопление осмолитов и осмопротекторов: пролина, аланина, бетаина, маннитола и др. [2, 14]. Известно, что малат играет существенную роль в поддержании внутренних физиологических условий растительной клетки. Двойной путь утилизации малата с помощью малатдегидрогеназ и малик-энзимов позволяет организму уменьшить зависимость от гликолиза при синтезе энергии и углеродных скелетов. Растительная МДГ-система представляет собой динамическое равновесие белков, способное четко реагировать на физиологическое состояние и потребности организма, а также на изменения окружающей среды.

Малатдегидрогеназный комплекс представлен четырьмя дегидрогеназами, две из которых обладают оксидоредуктазной активностью, а две другие – декарбоксилирующие МДГ. Благодаря работе данной ферментной системы осуществляется стыковка и сопряжение отдельных метаболических процессов в клетках [10, 14].

Наиболее изученным ферментом МДГ комплекса является НАД<sup>+</sup>-зависимая оксидоредуктазная МДГ (КФ 1.1.1.37), катализирующая превращение малата в оксалоацетат в цикле Кребса (она также действует в противоположном направлении). Кроме того, данная МДГ отвечает за синтез малата и оксалоацетата.

НАД<sup>+</sup> – зависимый малик-энзим (КФ 1.1.1.39) в присутствии НАД<sup>+</sup> превращает малат в пируват. За счет работы этого фермента протекает обходной путь окисления малата в тех условиях, когда оксидоредуктазная дегидрогеназа (КФ 1.1.1.37) блокируется высоким уровнем ОАА, низким рН или недостаточной концентрацией ацетил-КоА [7, 10].

Из результатов, представленных в табл. 1, видно, что наибольшая общая активность как МДГ, так и малик-энзима, обнаруживается в растениях полыни широко-

колистной ( $13,50$  и  $8,19 \cdot 10^{-3}$  ФЕ/мл) и полыни армянской ( $11,09$  и  $5,78 \cdot 10^{-3}$  ФЕ/мл, соответственно). Удельные активности ферментов также укладываются в этот пик. Наименьшая активность МДГ измеряется в полыни обыкновенной и полыни эстрагон, а активность у них малик-энзима равна 0, что возможно связано с высокими адаптивными возможностями этих видов полыней.

Пентозофосфатный путь, ключевым ферментом которого является глюкозо-6-фосфат-дегидрогеназа (NADP-зависимая), отвечает, с одной стороны, за биосинтез жирных кислот организма, с другой – за

адаптивные характеристики растения [8, 12]. В настоящем исследовании активности глюкозо-6-фосфат-дегидрогеназы не обнаружено. Вполне вероятно, что ферментативная активность вышеуказанных энзимов отражает как индивидуальные особенности вида, так и степень его адаптации к почвенным условиям ботанического сада Воронежского госуниверситета. Тогда как отсутствие активности глюкозо-6-фосфат-дегидрогеназы, по-видимому, свидетельствует об относительно благополучном состоянии пяти видов полыней. Результаты изоферментного анализа сведены в табл. 2.

Таблица 2

Относительные электрофоретические подвижности ( $R_f$ ) изоферментов в листьях пяти видов рода полынь

$R_f$	Полынь беловойлочная	Полынь армянская	Полынь широколистная	Полынь обыкновенная	Полынь эстрагон
<i>NADH-дегидрогеназа</i>					
0,033	+	+	+	–	+
0,073	+	+	+	+	+
<i>1-эстераза</i>					
0,542	–	–	+	–	–
0,569	–	–	+	–	+
0,590	–	–	–	–	+
0,611	–	+	–	–	–
0,625	+	–	+	+	–
0,639	–	+	–	–	–
0,653	+	–	+	–	–
0,667	–	–	–	+	–
0,694	+	+	–	+	–
0,736	–	–	+	–	–
0,750	+	+	–	–	–
0,778	–	–	–	+	–
<i>Малик-энзим</i>					
0,054	+	+	+	+	+
0,092	+	+	+	+	+
0,192	+	+	+	+	+
<i>Супероксиддисмутаза</i>					
0,615	–	+	–	+	+
0,708	+	+	+	+	+
0,754	+	+	+	+	+
0,908	–	–	–	+	+

Проявление акриламидных гелей на активность ИДГ и МДГ не выявило зон активности этих энзимов. Возможно, это связано с меньшей их стабильностью при проведении электрофореза по сравнению с другими исследованными ферментами. Изозимного анализа изоцитратлиазы не проводилось, поскольку существующие методы для выявления активности этого фермента показывают у всех растений наличие одной слабо различимой и быстро исчезающей изоформы [3].

По результатам табл. 2 можно, во-первых, отметить, что все пять изученных видов полыней имеют сходные электрофореграммы по малик-энзиму и представлены тремя изоформами, расположенными в верхней части геля. Изозимный спектр другого фермента, NADH-ДГ, выражен только двумя изоформами, одна из которых с  $R_f$  0,073 проявилась у всех пяти видов, а другая, с  $R_f$  0,033, – только у четырех видов, отсутствуя у полыни обыкновенной.

Обычно активность супероксиддисмутазы (СОД) выявляется на гелях, проявляемых на любую дегидрогеназу. В описываемом опыте активность СОД наблюдается в виде ярких белых пятен на геле, проявленном на активность малик-энзима. Так, у всех видов полыни показано наличие выраженных зон активности супероксиддисмутазы – фермента, участвующего в антиоксидантной системе клеток. Супероксиддисмутазы выявляются в виде четырех изоформ, которые присутствуют у полыни обыкновенной и полыни эстрагон. У полыни широколистной две зоны активности представлены широкой, с незаметными границами перехода, полосой, состоящей из двух изоформ.

Наибольшее количество изоформ выявил фермент неспецифическая эстераза: 12 зон активности. Распределение их хаотично, каждый вид рода полынь индивидуален. Скорее всего, эстеразные спектры несут видовую специфичность и могут служить для идентификации того или иного вида растения.

Одним из способов выявления и оценки генетического разнообразия в природе является измерение активности ферментов, поскольку белки, являясь непосредственным продуктом генной активности, наиболее адекватно отражают изменения в этой структуре. Другим способом служит изоферментный анализ оценки с помощью электрофоретического разделения белков. В предлагаемой работе исследованы ключевые ферменты основных метаболических путей растительной клетки.

Цикл лимонной кислоты, называемый также циклом трикарбоновых кислот или циклом Кребса, является второй стадией клеточного дыхания. На этой стадии ацетильные группы ацетил-КоА расщепляются ферментативным путем с образованием высокоэнергетических атомов водорода и высвобождением  $\text{CO}_2$ , который представляет собой конечный продукт окисления органического топлива. В ЦТК на различных регуляторных пунктах функционирует множество ферментов, изучались лишь некоторые из них: ИДГ, МДГ, МЭ. В процессе функционирования цикла лимонной кислоты обеспечивается синтез макроэнергетических соединений (АТФ), которые идут на рост и развитие организмов. У растений и некоторых микроорганизмов ацетильные группы часто служат не только высокоэнергетическим «топливом», но и источником метаболитов, из которых строятся углеродные скелеты углеводов. В таких клетках действует модификация ЦТК, называемая глиоксилатным циклом. В глиоксилатном цикле ацетил-КоА взаимодействует с ок-

салоацетатом, в результате чего образуется цитрат. Однако расщепление изоцитрата происходит не в обычной изоцитратдегидрогеназной реакции, как в ЦТК, а под действием фермента изоцитратлиазы с образованием сукцината и глиоксилата. Цикл распространен среди масличных растений и растений, накапливающих оксалаты [3]. Исходя из результатов эксперимента, можно заключить, что растения полыни обыкновенной и эстрагон более активно дышат и накапливают большее количество белка по сравнению с растениями-интродуцентами этого же вида (п. беловойлочная, п. армянская, п. широколистная).

В ходе выполнения исследовательской работы были изучены биохимические различия между пятью видами полыни региональной флоры. Показано, что увеличение количества белка в листьях, вероятно, свидетельствующее о лучшей функциональности метаболических процессов, происходит в следующем порядке: полынь беловойлочная, полынь армянская, полынь широколистная, полынь обыкновенная и полынь эстрагон. Это можно было бы объяснить следующим образом. В листьях первых двух видов полыни превращение жиров в углеводы и накопление запасных веществ идет, вероятно, с опережением по сравнению с интродуцированными видами. Для уточнения ответа на такую интересную особенность в биохимии пяти видов полыней следовало бы провести оценку накопления сахаров и других запасных веществ, что, однако, выходит за рамки данной статьи.

Глюкозо-6-Ф-ДГ (окисляющая глюкозо-6-фосфат) является первым ферментом пентозофосфатного пути, откликающимся на различные изменения окружающей среды (водный дефицит, гипоксические условия, аномальные количества ионов тяжелых металлов и др.) [5, 8, 12]. В ходе работы не было обнаружено активности энзима в листьях пяти видов полыни. Косвенно, в совокупности с данными по активности других ферментов, это может служить дополнительным свидетельством о неплохой адаптации интродуцированных видов полыни.

Фермент NADH-дегидрогеназа является представителем альтернативного ЦТК пути: так называемого свободного дыхания, локализованного в митохондриях. Альтернативный фермент связан с выделением части ассимилированного  $\text{CO}_2$ . Известно, что получение трансгенных растений, дефицитных по альтернативной оксидазе (NADH-дегидрогеназе) показывает снижение как жизнеспособности, так и продуктивности растений [15]. Представленные результаты не обнаруживают отклонений

в активности данного фермента у четырех видов полыни, за исключением п. беловойлочной, в листьях которой значение активности NADH-дегидрогеназы более чем в 8 раз превышает аналогичные показатели остальных изученных видов. Вполне вероятно, что такое распределение фермента связано с видовой специфичностью, а не с его адаптивными признаками. В этой связи представляется важным изучение распределения активностей всех представленных ферментов в онтогенетическом развитии (на протяжении сезона).

Предлагаемая статья является второй в цикле статей о биохимии полыней: первая [6] касалась изучения активности и изоферментного спектра важного адаптивного фермента пероксидазы. Совокупные данные по изучению метаболических особенностей (анализ активности ИДГ, МДГ, МЭ, NADH-ДГ и изоферментных спектров) выбранных видов полыней вполне согласуются с результатами и выводами первой статьи. Они позволяют сделать предварительное заключение, что устойчивость растений в ландшафтно-экологических условиях ботанического сада возрастает в ряду: полынь беловойлочная, полынь армянская, полынь широколистная, полынь эстрагон, полынь обыкновенная, что также подтверждается многолетними интродукционными испытаниями этих видов в культуре ботанического сада.

Данная работа выполнена в рамках и при поддержке государственного контракта на выполнение научно-исследовательских и опытно-конструкторских работ федеральной целевой программы «Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития научно-технологического комплекса России на 2007–2013 годы № 16.518.11.7099. Оценка состояния растительных ресурсов при интродукции в Центрально-Черноземном регионе и разработка мероприятий по их сохранению на базе ботанического сада им. проф. Б.М. Козо-Полянского Воронежского государственного университета».

#### Список литературы

1. Голицын С.В., Доронин Ю.А. Реликтовая флора и растительность // Памятники природы Воронежской области. – Воронеж, 1970. – С. 113–118.
2. Епринцев А.Т., Попов В.Н. Ферментативная регуляция метаболизма ди- и трикарбонных кислот в растениях. – Воронеж: ВГУ, 1999. – С. 134–135.
3. Землянухин А.А., Землянухин Л.А., Епринцев А.Т., Игамбердиев А.У. Глиоксилатный цикл растений. – Воронеж: ВГУ, 1986. – 148 с.
4. Землянухин А.А., Землянухин Л.А. Большой практикум по физиологии и биохимии растений. – Воронеж: ВГУ, 1996. – С. 97–98.
5. Землянухина О.А., Черкасова Н.Н., Васильченко Е.Н. Метаболическая адаптация сахарной свеклы *in vitro* к стрессовым условиям // Матер. VII. Съезда ОФР. – 2011. – С. 269–270.
6. Физиолого-биохимические особенности некоторых видов полыней в культуре ботанического сада им. проф. Б.М. Козо-Полянского Воронежского государственного университета / О.А. Землянухина, В.Н. Калаев, Л.А. Лепешкина, К.А. Карпеченко, В.Н. Вепринцев, В.И. Серикова // Фундаментальные исследования. – 2012. – № 5 (часть 1). – С. 143–147.
7. Иванищев В.В., Курганов Б.И. Ферменты метаболизма малата: характеристика, регуляция активности и биологическая роль // Биохимия. – 1992. – Т. 57, Вып. 5. – С. 653–661.
8. Кондрашова М.Н., Маевский Е.И., Бабаян Г.В. Адаптация к гипоксии посредством переключения метаболизма на превращение янтарной кислоты // Митохондрии. Биохимия и ультраструктура. – М., 1973. – С. 112–128.
9. Красная книга Российской Федерации (растения, грибы). – М.: Изд-во КМК, 2008. – 855 с.
10. Пине́йру де Карвалью М.А.А., Землянухин А.А., Епринцев А.Т. Малатдегидрогеназа высших растений. – Воронеж: ВГУ, 1991. – 216 с.
11. Тютюрев С.Л. Научные основы индуцированной болезнестойчивости растений. – СПб., 2002. – 329 с.
12. Хватова Е.М., Фокин В.М. Характеристика ферментов пентозного цикла и дыхательной цепи ткани мозга в условиях циркуляторной гипоксии // Пентозофосфатный путь, его механизмы и регуляция: сб. тез. – М., 1972. – С. 33–34.
13. Bradford V.V. A rapid and sensitive method for the quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Anal. Biochem. – 1976. – Vol. 72, № 4. – P. 417–422.
14. Eprintsev A.T., Fedorina O.S. Function of malate dehydrogenase complex of maize mesophyll and bundle sheath cell under salt stress condition // Journal of Stress Physiology & Biochemistry. – 2006. – Vol. 2, № 2. – P. 1–6.
15. Alternative Respiration Pathways and Secondary Metabolism in Plants with Different Adaptive Strategies under Mineral Deficiency / Z.F. Rakhmankulova, V.V. Fedyayev, O.A. Podashevskaya, I.Yu. Usmanov // Russian Journal of Plant Physiology. – 2003. – Vol. 50, № 2. – P. 206–212.
16. Wendel J.F., Weedel N.F. Isozymes in plant biology / Edited by D.E. Soltis, P.S. Soltis. Visualization and Interpretation of Plant Isozymes. – Chapter 1. – P. 5–45.

#### References

1. Golitsyn S.V., Doronin Ju.A. *Reliktovaya flora i rastitel'nost': Pamjatniki pri-rody Voronezhskoj oblasti* [Conate flora and vegetation: Nature Monuments of Voronezh region]. Voronezh, 1970, pp. 113–118.
2. Eprintsev A.T., Popov V.N. *Fermentativnaya regulatsiya metabolizma di- i trikarbonovykh kislot v rasteniyakh* [Enzymatic regulation of di- and three carbonic acid metabolism in plant]. Voronezh: Voronezh Gos. Univ., 1999. pp. 134–135.
3. Zemlyanukhin A.A., Zemlyanukhin L.A., Eprintsev A.T., Igamberdiev A.U. *Glioksilatny tsikl rasteniy* [Glyoxilate cycle of plants]. Voronezh: Voronezh Gos. Univ., 1986. 148 p.
4. Zemlyanukhin A.A., Zemlyanukhin L.A. *Bolshoy praktikum po fiziologii i biokhimiye rasteniy* [Large practice on plant physiology and biochemistry]. Voronezh: Voronezh Gos. Univ., 1996. pp. 97–98.
5. Zemlyanukhina O.A., Cherkasova N.N., Vasilchenko E.N. *Metabolicheskaya adaptatsiya sakharnoy svekly in vitro k stressovym usloviyam. Materialy VII s'ezda OFP* [Metabolic adaptation of sugar beet in stress conditions *in vitro*. Proceedings of the 8th Congress of the ODF]. 2011, pp. 269–270.
6. Zemlyanukhina O.A., Kalaev V.N., Lepeshkina L.A., Karpechenko K.A., Vepriyev V.N., Serikova V.I. *Fiziologo-biokhicheskie osobennosti nekotorykh vidov polynej v kul'ture botanicheskogo sada im. prof. B.M. Kozo-Polyanskogo Voronezhskogo gosuniversiteta* [Physiological and biochemical characteristics of some species of Artemisia in the culture

of botanical garden of Voronezh State University. Fundamental Research. № 5 (1)]. 2012, pp. 143–147.

7. Ivanishev V.V., Kurganov B.I. *Fermenty metabolizma malata: charakteristika, regulatsiya aktivnosti i biologicheskaya rol. Biokhimiya* [Enzymes of malate metabolism: characteristic Activity regulation and biological role. Biochemistry. Vol. 57, no. 5]. 1992, pp. 653–661.

8. Kondrashova M.N., Maevskiy E.I., Babayan G.B. *Mitokhondrii. Biokhimiya I ultrastruktura. Adaptatsiya k gipoksii posredstvom pereklyucheniya metabolizma na prevrasheniye yantarnoy kisloty* [Adaptation to hypoxia by switching on the metabolic conversion of succinic acid. Mitochondria. Biochemistry and ultrastructure]. Moscow, 1973, pp. 112–128.

9 *Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rastenija, griby)* [The Red Book of Russian Federation (plants, fungi)]. Moscow, KMK, 2008. 855 p.

10. Pineyru de Karvalyu M.A.A., Zemlyanukhin A.A., Eprintsev A.T. *Malatdegidrogenaza vysshich rasteniy* [Malatdehydrogenase of higher plants]. Voronezh; Voronezh Gos. Univ., 1991. 216 p.

11. Tyuterev S.L. *Nauchnye osnovy indutsirovannoy bolezneustoychivosti rasteniy* [Scientific basis of induced disease resistance of plants]. St. Petersburg, 2002. 329 p.

12. Hvatova E.M., Fokin V.M. *Sbornik tezisov «Pentosefosfatny put, ego mekhanizmy i regulatsia». Kharakteristika fermentov pentoznogo tsikla I dykhatelnoy tsepi tkani mozga v usloviyakh tsirkulatornoy gipoksii* [Characteristics of enzymes of the pentose cycle and respiratory chain of brain tissue in conditions of circulatory hypoxia. Abstracts «Pentose phosphate pathway, its mechanisms and regulation»]. M., 1972, pp. 33–34.

13. Bradford V.V. A rapid and sensitive method for the quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal.Biochem.* Vol.72., no. 4. 1976, pp. 417–422.

14. Eprintsev A.T., Fedorina O.S. Function of malatdehydrogenase complex of maize mesophyll and bundle sheath cell under salt stress condition. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry.* Vol. 2, no. 2. 2006, pp. 1–6.

15. Rakhmankulova Z.F., Fedyaev V.V., Podashevskaya O.A., Usmanov I.Yu. Alternative Respiration Pathways and Secondary Metabolism in Plants with Different Adaptive Strategies under Mineral Deficiency. *Russian Journal of Plant Physiology.* 2003. Vol.50, no 2, pp. 206–212.

16. Wendel J.F., Weedel N.F. Isozymes in plant biology. Edited by D.E.Soltis, P.S.Soltis. *Visualization and Interpretation of Plant Isozymes.* Chapter 1, pp. 5–45.

#### Рецензенты:

Матвеев С.М., д.б.н., профессор, зав. кафедрой лесоводства, лесной таксации и лесоустройства государственного бюджетного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Воронежская государственная лесотехническая академия», г. Воронеж;

Панков Я.В., д.с.н., профессор кафедры лесных культур, селекции и лесомелиорации государственного бюджетного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Воронежская государственная лесотехническая академия», г. Воронеж.

Работа поступила в редакцию 05.09.2012.