

УДК 581.144.4+ 543.544

ЛИПИДЫ, ЖИРНЫЕ КИСЛОТЫ И ФЛАВОНОИДЫ В ЛИСТЬЯХ *AMARANTHUS RETROFLEXUS*, ПРОИЗРАСТАЮЩЕГО В УСЛОВИЯХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

© И.В. Слепцов*, Е.С. Хлебный, А.Н. Журавская

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, пр. Ленина 41,
Якутск, 677980 (Россия), e-mail: neroxasg@mail.ru

Изучено изменение липидов, жирных кислот и флавоноидов в листьях *Amaranthus retroflexus* в зависимости от фазы развития растений. Установлено, что начиная с фазы бутонизации до фазы плодоношения происходило снижение содержания липидов в листьях *Amaranthus retroflexus*, что может быть обусловлено образованием бутонов, цветков и плодов. Выявлено, что в листьях *Amaranthus retroflexus* содержится 18 жирных кислот (ЖК), из которых 9 – насыщенные и 9 – ненасыщенные. Основная ненасыщенная ЖК в исследуемом растении – линоленовая кислота (C18:3Δ6,9,12), а насыщенная – пальмитиновая кислота (C16:0). Зафиксировано снижение суммы общих, насыщенных и ненасыщенных ЖК начиная с фазы вегетации до плодоношения. Максимальное содержание суммы общих, насыщенных и ненасыщенных ЖК наблюдалось в фазе вегетации. Показано, что процентное содержание ненасыщенных ЖК увеличивалось в листьях с уменьшением температуры воздуха. Установлено, что в листьях *Amaranthus retroflexus*, произрастающего на территории Центральной Якутии, содержится рутин. Выявлено увеличение концентрации рутина с фазы вегетации до плодоношения. Показано, что в листьях *Amaranthus retroflexus* наибольшее содержание рутина приходилось на фазы цветения и плодоношения.

Ключевые слова: *Amaranthus retroflexus*, Центральная Якутия, липиды, жирные кислоты, флавоноиды, высокоэффективная жидкостная хроматография, газовая хроматография, колоночная хроматография, фенологическая фаза.

Работа выполнена в рамках выполнения госзадания ИБПК СО РАН на 2017-2020 по теме: Разработка биопрепаратов из тканей растений и животных Якутии на основе изучения особенностей их биохимического состава и механизмов адаптации к условиям Севера (рег. № АААА-А17-117020110055-3).

Введение

Содержание первичных и вторичных метаболитов в течение вегетационного периода в растениях варьирует и зависит от фенологической фазы, абиотических и антропогенных факторов [1, 2]. Известно, что на территории криолитозоны, в том числе в Центральной Якутии, у растений формируется физиологическая и биохимическая адаптация под влиянием экстремальных условий, таких как короткий вегетационный период, низкая температура воздуха, многолетние мерзлые грунты, продолжительное дневное освещение и высокая солнечная инсоляция [3–5].

Предполагается, что липиды и жирные кислоты (ЖК) способствуют адаптации растений к низкотемпературному стрессу [6]. Установлено, что со снижением температуры уменьшается текучесть клеточ-

Слепцов Игорь Витальевич – младший научный сотрудник, тел. (4112) 33-55-79, e-mail: neroxasg@mail.ru
Хлебный Ефим Сергеевич – заведующий лабораторией, кандидат биологических наук, тел. (4112) 33-55-79, e-mail: chicloon@gmail.com

Журавская Алла Николаевна – главный научный сотрудник, доктор биологических наук, тел. (4112) 33-55-79, e-mail: jan43@mail.ru

ных мембран, что приводит к активации синтеза фермента десатураза, который участвует в процессе образования полиненасыщенных ЖК [7, 8]. Увеличение количества ненасыщенных ЖК приводит к восстановлению текучести мембран, то есть устойчивость растений к низкотемпературному стрессу зависит в значительной степени

* Автор, с которым следует вести переписку.

от активности десатураз [9]. В ряде работ было показано, что при осеннем закаливании многолетних растений, произрастающих в условиях криолитозоны, происходит увеличение содержания полиненасыщенных ЖК, что способствует увеличению их резистентности к низкотемпературному стрессу [10–12].

Известно, что флавоноиды, определяя окраску растений, также участвуют в метаболизме растений, влияя на их развитие и рост [13]. Но наиболее значимую функцию флавоноиды выполняют в защите растений от неблагоприятных факторов окружающей среды, таких как температурный стресс, ультрафиолет, травоядные насекомые, тяжелые металлы, патогенные бактерии и грибы [13–16]. Многими авторами показано, что в результате адаптации растительных организмов к условиям криолитозоны, в том числе к короткому вегетационному сезону и т.д., в тканях дикорастущих растений Якутии увеличивается количественное содержание биологически активных веществ [17–19]. Недостаточно изученным остается вопрос изменения первичных и вторичных метаболитов в растительных организмах в течение вегетационного периода. Изучение динамики липидного, жирнокислотного и флавоноидного состава листьев в течение вегетационного периода позволяет выявить их роль в развитии, росте и адаптации растений к условиям криолитозоны.

Цель работы – изучить динамику содержания липидов, жирных кислот и флавоноидов в течение вегетационного периода в листьях *Amaranthus retroflexus*, произрастающего на территории Центральной Якутии.

Экспериментальная часть

В качестве объекта исследования использовали *Amaranthus retroflexus* L. (семейство *Amaranthaceae* Juss.), который является однолетним дикорастущим травянистым растением, широко распространенным на территории Центральной Якутии.

Семена *Amaranthus retroflexus* высевали в открытый грунт в конце мая на территории Ботанического сада Института биологических проблем криолитозоны СО РАН (Якутск). Отбор листьев у растений проводили в 10 ч, с 15 июня по 31 августа, один раз в неделю. Затем их высушивали на лиофильной установке Jouan LP3 (Франция).

Экстракцию липидов из листьев проводили смесью хлороформа и метанола в соотношении 2 : 1 по объему [20]. Содержание общих липидов (ОЛ) определяли гравиметрическим методом. Для разделения липидов использовали препаративную колоночную хроматографию с «гравитационным» элюированием, наполненную сорбентом Silicagel L 100/160 (диаметр колонки 15 мм, высота слоя сорбента 250 мм). Для разделения фракций липидов последовательно элюировали различными растворителями: нейтральные липиды (НЛ) – хлороформом, гликолипиды (ГЛ) – ацетоном, фосфолипиды (ФЛ) – метанолом [21, 22]. Полученную фракцию НЛ очищали от хлорофиллов на колонке с активированным углем и целитом 545 в соотношении 2 : 1, для элюирования НЛ использовали хлороформ, для выведения хлорофилла из колонки – метанол [23].

Для получения метиловых эфиров ЖК использовали метод кислотного гидролиза [24]. Сухую навеску листьев массой 50 мг помещали в герметичные контейнеры, добавляли 1 мл 2,5% метанольного раствора H_2SO_4 и помещали в термостат при 80 °С и 1000 об./мин на 1 ч.

После охлаждения до комнатной температуры к полученному раствору добавляли 1 мл 0,9% раствора NaCl. Далее метиловые эфиры жирных кислот экстрагировали 0,5 мл гексана. Полученную смесь помещали в шейкер на 1 мин, затем центрифугировали в течение 1 мин при 10 тыс. об./мин. Метиловые эфиры жирных кислот отбирали декантацией из супернатанта, в количестве 400 мкл.

Гексановый экстракт эфиров ЖК помещали в автосамплер хроматографа «МАЭСТРО» 7820/5975, построенном на базе газового хроматографа Agilent 7820 и масс-спектрометрического детектора 5975 того же производителя. Для разделения использовали капиллярную колонку HP-INNOWax (30 м, 0,25 мм, 0,25 мкм), скорость газа-носителя 2 мл/мин. Для ввода пробы объемом 10 мкл использовали лайнер без деления потока, температура инжектора 270 °С. Температурная программа разделения: 40 °С (5 мин); 250 °С (4 °С/мин, 5 мин). Температура линии, соединяющей хроматограф и масс-спектрометр, – 270 °С, температура источника ионов – 230 °С, температура детектора – 150 °С. Регистрацию осуществляли по полному ионному току (режим SCAN).

Для определения концентрации метиловых эфиров ЖК по разработанному методу провели калибровку с использованием набора стандартов метиловых эфиров ЖК фирмы Supelco 37-Component FAME Mix (кат. №18919-1MP). При построении калибровочной кривой среднее квадратичное отклонение составило менее 1% для всех использованных стандартов метиловых эфиров ЖК.

Коэффициент ненасыщенности ЖК рассчитывался по формуле (1) [25]:

$$K = \Sigma UFA / \Sigma SFA, \quad (1)$$

где K – коэффициент ненасыщенности, ΣUFA – сумма ненасыщенных жирных кислот, ΣSFA – сумма насыщенных жирных кислот.

Определение флавоноидов в листьях проводили в метанольных экстрактах на ВЭЖХ Милихром А-02 (Россия), как описано нами ранее [26].

Мониторинг температуры воздуха на поверхности почвы в местах отбора проб исследуемых растений определяли с помощью автоматических регистраторов температуры TP-2 «ООО Инженерные технологии» (Россия), позволяющих фиксировать температуру с интервалом 4 ч. Использовали среднюю температуру воздуха за неделю до отбора пробы.

Эксперимент выполняли в трех биологических и в трех аналитических повторностях. Результаты представлены в виде средней арифметической величины. Статистический разброс определяли с использованием доверительного интервала по критерию Стьюдента [27].

Обсуждение результатов

Как известно, липиды играют важнейшую роль в адаптации растений к низким температурам [6]. Содержание ОЛ, НЛ, ГЛ и ФЛ в листьях *Amaranthus retroflexus* в основные фенологические фазы развития позволяют изучить особенности адаптации к условиям криолитозоны.

Начиная с фазы вегетации до плодоношения, содержание ОЛ в листьях *Amaranthus retroflexus* уменьшалось на 25%. Следует отметить, что активное статистически достоверное снижение начиналось с фазы бутонизации (табл. 1). Минимальное количество ОЛ зафиксировано во время плодоношения, а максимальное – на заключительной стадии фазы вегетации и в начале бутонизации.

Содержание нейтральных липидов в листьях *Amaranthus retroflexus* увеличивалось на 28% в течение всего вегетационного периода, и их максимум приходился на фазу плодоношения. Количество НЛ в фазах вегетации и бутонизации статистически достоверно не отличалось, а повышение на 12% отмечено только в начале фазы цветения.

Содержание ГЛ в листьях *Amaranthus retroflexus* увеличивалось на 9% с фазы вегетации и до конца бутонизации. В начале фазы цветения и до плодоношения содержание ГЛ уменьшалось на 15%. Максимальное же количество ГЛ было отмечено во время фазы бутонизации.

В течение наблюдаемого вегетационного периода происходило уменьшение на 57% содержания ФЛ в листьях *Amaranthus retroflexus*. Максимальное количество ФЛ было зафиксировано в конце фазы вегетации и начале бутонизации, а минимальное – во время плодоношения.

Таким образом, в листьях *Amaranthus retroflexus* снижалось количество ОЛ в фазе бутонизации до завершения плодоношения, что может быть связано с образованием бутонов, цветков и плодов, для которых требуется дополнительная энергия и структурные компоненты, источником последних могут быть липиды. Так как *Amaranthus retroflexus* является однолетним растением, то для него нет необходимости в накоплении липидов на зимний и весенний период. Поэтому все возможные энергетические ресурсы используются для образования бутонов, цветков и плодов в текущий вегетационный период. Известно, что основными липидами клеточных мембран являются ФЛ. Возможно, они являются одними из основных источников энергии и структурных метаболитов для образования бутонов, цветков и плодов. Скорее всего, эти процессы способствовали снижению содержания ФЛ в листьях *Amaranthus retroflexus* в фазах бутонизации до завершения плодоношения. Известно, что при действии фосфолипазы С ФЛ расщепляется до моно- и диглицеридов жирных кислот и цитидинфосфат-холина [28]. Глицериды жирных кислот под действием липазы расщепляются на глицерин и ЖК, которые, в свою очередь, участвуют в синтезе различных метаболитов организма [29]. Таким образом, количественное увеличение НЛ в листьях *Amaranthus retroflexus* во время цветения и плодоношения, возможно, связано с их повышенным синтезом для дополнительного получения энергии и избыточным расщеплением ФЛ. Известно, что ГЛ растений является основной составной частью мембран хлоропластов [30]. Увеличение содержания ГЛ в листьях до завершения фазы бутонизации может быть связано с активным синтезом хлоропластов, который в дальнейшем замедлялся во время цветения и плодоношения, вследствие активного образования цветков и плодов.

В листьях *Amaranthus retroflexus* обнаружено 18 ЖК, из которых 9 насыщенные, 5 – моно- и 4 – полиненасыщенные (табл. 2). При этом концентрация полиненасыщенных ЖК значительно превышала концентрацию мононенасыщенных в течение всего наблюдаемого нами вегетационного периода. Анализ жирнокислотного состава показал, что основная насыщенная ЖК в листьях *Amaranthus retroflexus* – пальмитиновая кислота (C16:0) и ее содержание варьировало от 2206,2 до 2835,1 мкг/г_{сух.ткани}. Основная ненасыщенная ЖК в листьях *Amaranthus retroflexus* – линоленовая кислота (C18:3Δ6,9,12), ее содержание варьировало от 2447,8 до 7258,3 мкг/г_{сух.ткани}. Суммарное содержание ЖК уменьшалось на 51%, сумма ненасыщенных ЖК – на 61%, а сумма насыщенных ЖК – на 20%, начиная с фазы вегетации до фазы плодоношения, что может быть так же связано, как указывалось выше, с образованием бутонов, цветков и плодов. Стоит отметить, что максимальная концентрация ЖК в листьях *Amaranthus retroflexus* наблюдалась в фазе вегетации.

Коэффициент ненасыщенности ЖК в листьях *Amaranthus retroflexus* снижался с повышением средне-недельной температуры воздуха. Это свидетельствует, что при высоких температурах уменьшается количество ненасыщенных ЖК по отношению к насыщенным (рис. 1). Следует отметить, что в фазе плодоношения в листьях *Amaranthus retroflexus* коэффициент ненасыщенности не зависел от средненедельной температуры. Это может быть связано с тем, что в листьях исследуемых растений в период плодоношения снижалась интенсивность метаболизма жирных кислот, что обусловлено заключительными процессами общей вегетации и онтогенеза растений в целом. Таким образом, ненасыщенные жирные кислоты регулируют текучесть мембран, тем самым способствуя адаптации растений к температурным условиям места произрастания [6].

Таблица 1. Содержание липидов в листьях *Amaranthus retroflexus* в течение вегетационного периода

Дата сбора	Фенологическая фаза	ОЛ мг/г _{сух.ткани}	НЛ мг/г _{сух.ткани}	ГЛ мг/г _{сух.ткани}	ФЛ мг/г _{сух.ткани}
29.06.2015	Вегетация	80,34±2,84	15,12±0,76	26,80±0,63	38,42±1,35
06.07.2015	Бутонизация	82,60±2,96	15,00±0,63	27,60±0,86	40,00±1,27
13.07.2015		78,33±2,57	14,79±0,37	29,27±0,71	34,27±0,97
20.07.2015		74,44±2,90	14,90±0,47	29,23±0,80	30,31±0,63
27.07.2015	Цветение	68,02±2,05	16,87±0,41	27,04±0,63	25,10±0,73
03.08.2015		63,02±3,47	18,23±0,97	25,10±0,76	19,69±1,10
10.08.2015		62,17±2,92	18,73±0,63	25,21±0,89	18,23±0,77
31.08.2015	Плодоношение	60,60±2,59	19,30±0,56	24,85±0,81	16,45±0,82

Таблица 2. Концентрация (мкг/г) жирных кислот, сумма общих, насыщенных и ненасыщенных жирных кислот в листьях *Amaranthus retroflexus* в течение вегетационного периода

Жирная кислота	Дата сбора							
	29.06.15	06.07.15	13.07.15	20.07.15	27.07.15	03.08.15	10.08.15	31.08.15
	Вегетация	Бутонизация			Цветение			Плодоношение
C12:0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
C13:0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
C14:0	39,5	5,3	21,1	31,5	51,9	56,0	63,7	46,2
C14:1Δ9	13,3	9,5	18,0	14,4	6,5	7,3	10,0	tr
C15:0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
C16:0	2835,1	2780,0	2808,7	2852,4	2550,0	2600,2	2540,6	2206,2
C16:1Δ9	578,6	477,7	446,7	402,4	364,5	357,0	333,6	118,4
C17:0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
C17:1Δ10	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
C18:0	370,8	424,3	438,9	398,7	335,1	351,2	358,3	334,0
C18:1Δ9	298,0	250,1	499,5	665,6	686,0	883,6	874,0	504,2
C18:2Δ9,12	2785,8	2053,5	1406,7	1218,2	1206,5	1232,7	1141,7	1248,6
C18:3Δ9,12,15	7258,3	5591,0	5164,9	4742,0	5100,6	5093,0	3927,5	2447,8
C20:0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr	tr
C20:1Δ11	7,1	tr	tr	1,9	tr	tr	0,3	tr
C20:3Δ11,14,17	5,3	0,4	0,3	tr	tr	tr	tr	tr
C20:5Δ5,8,11,14,17	9,6	5,2	5,1	5,1	0,1	2,8	2,1	tr
C23:0	tr	tr	tr	tr	tr	tr	2,0	9,1
ΣSFA	3245,4	3209,6	3268,7	3282,6	2937,0	3007,4	2964,6	2595,5
ΣUFA	10956,0	8387,4	7541,2	7049,6	7364,2	7576,4	6289,2	4319,0
ΣFA	14201,4	11597,0	10809,9	10332,2	10301,2	10583,8	9253,8	6914,5

Примечание. ΣSFA – сумма насыщенных ЖК, ΣUFA – сумма ненасыщенных ЖК, ΣFA – общая сумма ЖК, tr – следовые количества.

Ранее установлено, что основными флавоноидами *Amaranthus retroflexus* являются рутин и кверцетин [30]. В листьях *Amaranthus retroflexus*, произрастающего в Центральной Якутии, нами был обнаружен только рутин, что может быть обусловлено условиями региона.

Показано, что в фазе вегетации (29 июня) концентрация рутина в листьях *Amaranthus retroflexus* составляла 0,3 мг/г_{сух.ткани} (рис. 2). В фазе бутонизации (с 6 по 20 июля) содержание рутина в листьях изменялось от 1,2 до 4,4 мг/г_{сух.ткани}. Во время цветения (27 июля по 10 августа) концентрация рутина возрастала от 8,8 до 10,3 мг/г_{сух.ткани}. В фазе плодоношения (31 августа) содержание рутина в листьях составляло 9,6 мг/г_{сух.ткани}. Таким образом, максимальное содержание рутина в листьях *Amaranthus retroflexus* приходилось на фазы цветения и плодоношения. Это может быть обусловлено тем, что повышенный синтез флавоноидов необходим, с одной стороны, для привлечения насекомых для опыления и, с другой стороны, для образования пыльцевой трубки [31, 32]. Также высокое содержание флавоноидов может быть связано с их защитными функциями и необходимо для выживания растения в такой важной фазе развития как цветение. Тем более, известно, что флавоноиды защищают растения от травоядных насекомых, патогенных бактерий и грибов [14–16].

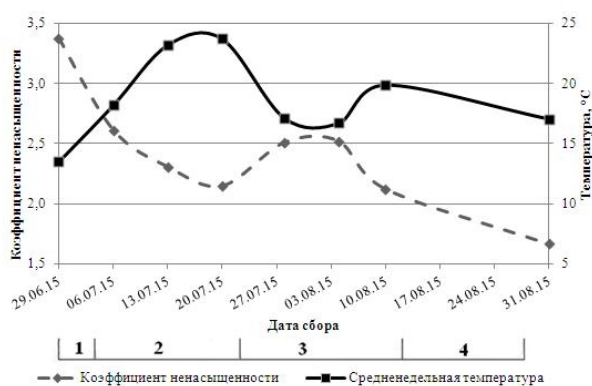


Рис. 1. Коэффициент ненасыщенности ЖК листьев *Amaranthus retroflexus* в зависимости от средненедельной температуры воздуха:
1 – вегетация, 2 – бутонизация, 3 – цветение, 4 – плодоношение.

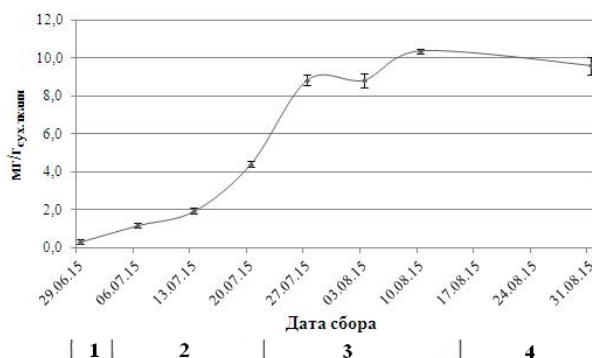


Рис. 2. Содержание рутина в листьях *Amaranthus retroflexus* в течение вегетационного периода:
1 – вегетация, 2 – бутонизация, 3 – цветение, 4 – плодоношение

Выводы

Изучено изменение липидов, жирных кислот и флавоноидов в листьях *Amaranthus retroflexus* в зависимости от фазы развития растений.

Установлено, что начиная с фазы бутонизации до плодоношения происходило снижение ОЛ, что может быть обусловлено образованием бутонов, цветков и плодов, для которых требуется дополнительная энергия и структурные компоненты, источником которых могут быть липиды.

Выявлено, что в листьях *Amaranthus retroflexus* содержится 18 ЖК, из которых 9 – насыщенные. Основная ненасыщенная ЖК в исследуемом растении – линоленовая кислота (C18:3Δ6,9,12), а насыщенная – пальмитиновая кислота (C16:0). Зафиксировано снижение суммы общих, насыщенных и ненасыщенных ЖК начиная с фазы вегетации до плодоношения. Максимальное содержание суммы общих, насыщенных и ненасыщенных ЖК наблюдалось в фазе вегетации. Показано, что процентное содержание ненасыщенных ЖК увеличивалось в листьях с уменьшением температуры воздуха, за исключением фазы плодоношения.

Установлено, что в листьях *Amaranthus retroflexus*, произрастающего на территории Центральной Якутии, содержится рутин. Наблюдалось увеличение концентрации рутина с фазы вегетации до плодоношения. Показано, что в листьях *Amaranthus retroflexus* наибольшее содержание рутина приходится на фазы цветения и плодоношения. Таким образом, для получения растительного сырья с максимальным содержанием флавоноидов в листьях *Amaranthus retroflexus*, произрастающего в условиях криолитозоны, сбор вегетативной массы следует проводить в фазе цветения или начале плодоношения.

Список литературы

1. Минаева В.Г., Запроматов М.Н. Флавоноиды в онтогенезе растений и их практическое использование. Новосибирск, 1978. 252 с.
2. Кершенгольц Б.М. Неспецифические биохимические механизмы адаптации организмов к экстремальным условиям среды // Наука и образование. 1996. №3. С. 130–138.
3. Журавская А.Н. Адаптация к экстремальным условиям среды и радиочувствительность растений Якутии. Новосибирск, 2011. 104 с.
4. Саввинов Д.Д. Гидротермический режим почв в зоне многолетней мерзлоты. Новосибирск, 1976. 254 с.
5. Иванов Б.И., Львова П.М., Анисимова К.А., Иванов А.С. Хлебные злаки в Якутии. Якутск, 1985. 164 с.
6. Новицкая Г.В., Суворова Т.А., Трунова Т.И. Липидный состав листьев в связи холодостойкостью растений томатов // Физиология растений. 2000. Т. 47, №6. С. 829–835.
7. Los D.A., Murata N. Structure and expression of fatty acid desaturases // Biochem. et Biophys. Acta. 1998. Vol. 1394. Pp. 3–15.
8. Ильинская Л.И., Озерецковская О.Л. Продукты липоксигеназного окисления жирных кислот как сигнальные молекулы в индуцировании устойчивости растений (обзор) // Прикладная биохимия и микробиология. 1998. Т. 34, №5. С. 467–479.
9. Лось Д.А. Структура, регуляция экспрессии и функционирование десатураз жирных кислот // Успехи биологической химии. 2001. Т. 41. С. 163–198.
10. Нохсоров В.В., Дударева Л.В., Чепалов В.А., Софронова В.Е., Верхотуров В.В., Перк А.А., Петров К.А. Свободные жирные кислоты и адаптация организмов к холодному климату Якутии // Вестник Бурятской государственной сельскохозяйственной академии им. В.Р. Филиппова. 2015. Т. 38, №1. С. 127–134.
11. Петров К.А., Перк А.А., Чепалов В.А., Охлопкова Ж.М. Особенности жирнокислотного состава некоторых растений Якутии в период формирования криорезистентности // Вестник Северо-Восточного федерального университета им. М.К. Аммосова. 2011. Т. 8, №2. С. 26–29.
12. Петров К.А., Софронова В.Е., Бубякина В.В., Перк А.А., Татарнинова Т.Д., Пономарев А.Г., Чепалов В.А., Охлопкова Ж.М., Васильева И.В., Максимов Т.Х. Древесные растения Якутии и низкотемпературный стресс // Физиология растений. 2011. Т. 58, №6. С. 866–874.
13. Тараховский Ю.С., Ким Ю.А., Абдрасилов Б.С., Музафаров Е.Н. Флавоноиды: биохимия, биофизика, медицина. Пушино, 2013. 310 с.
14. Harborne J.B., Williams C.A. Advances in flavonoid research since 1992 // Phytochemistry. 2000. Vol. 55, N6. Pp. 481–504.
15. Dai G.H., Nicole M., Andary C., Martinez C., Bresson E., Boher B., Daniel J.F., Geiger J.P. Flavonoids accumulate in cell walls, middle lamellae and callose-rich papillae during an incompatible interaction between *Xanthomonas campestris* pv. *malvacearum* and cotton // Physiological and Molecular Plant Pathology. 1996. Vol. 49, N5. Pp. 285–306.
16. Mierziak J., Kostyn K., Kulma A. Flavonoids as important molecules of plant interactions with the environment // Molecules. 2014. Vol. 19, N10. Pp. 16240–16265.
17. Кершенгольц Б.М. Структурное разнообразие биологически активных веществ – биохимическая основа толерантности организмов в стрессовых условиях среды // Терпимость: идеи и традиции: материалы Международной научной конф. Якутск, 1995. С. 179–184.
18. Егоров А.Д. Витамин С и каротин в растительности Якутии. М., 1954. 248 с.
19. Макаров А.А. Биологически активные вещества в растениях Якутии. Якутск, 1989. 156 с.
20. Folch J., Lees M., Stanley G. H. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues // J. Biol. Chem. 1957. Vol. 226, N1. Pp. 497–509.
21. Ветчинникова Л.В., Серебрякова О.С., Ильинова М.К. Жирнокислотный состав липидов пыльцы основных представителей рода *Betula L.* // Труды Карельского научного центра РАН. 2012. №2. С. 56–62.
22. José L. Guil-Guerrero, Ignacio Rodríguez-García Lipids classes, fatty acids and carotenes of the leaves of six edible wild plants // European Food Research and Technology. 1999. Vol. 209, N5. Pp. 313–316.
23. Khor H.T. Removal of chlorophyll pigments from plant neutral lipids // Journal of Chromatography A. 1979. Vol. 179, N1. Pp. 225–226.
24. Miquel M., Browse J. Arabidopsis mutants deficient in polyunsaturated fatty acid synthesis. Biochemical and genetic characterization of a plant oleoyl-phosphatidylcholine desaturase // Journal of Biological Chemistry. 1992. Vol. 267, N3. Pp. 1502–1509.
25. Алаудинова Е.В., Миронов П.В. Липиды меристем лесобразующих хвойных пород центральной Сибири в условиях низкотемпературной адаптации. 2. Особенности метаболизма жирных кислот фосфолипидов меристем *Larix sibirica Lebeb.*, *Picea obovata L.* и *Pinus sylvestris L.* // Химия растительного сырья. 2009. №2. С. 71–76.
26. Слепцов И.В., Журавская А.Н. Динамика накопления флавоноидов в листьях *Amaranthus retroflexus*, *Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense* собранных в Центральной Якутии // Химия растительного сырья. 2016. №3. С. 67–72.
27. Лакин Г.Ф. Биометрия. М., 1980. 456 с.
28. Mazliak P. Lipid metabolism in plants // Annual Review of Plant Physiology. 1973. Vol. 24, N1. Pp. 287–310.
29. Кретович В.Л. Биохимия растений. М., 1980. 445 с.

30. Kalinova J., Dadakova E. Rutin and total quercetin content in amaranth (*Amaranthus* spp.) // Plant foods for human nutrition. 2009. Vol. 64, N1. Pp. 68–74.
31. Formica J.V., Regelson W. Review of the biology of quercetin and related bioflavonoids // Food and chemical toxicology. 1995. Vol. 33, N12. Pp. 1061–1080.
32. Минаева В.Г., Горбалева Г.Н. О влиянии флавоноидов на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок // Полезные растения природной флоры Сибири. Новосибирск, 1967. С. 231–237.

Поступило в редакцию 16 февраля 2017 г.

После переработки 24 марта 2017 г.

*Sleptsov I.V.**, *Khlebnyi E.S.*, *Zhuravskay A.N.* LIPIDS, FATTY ACIDS AND FLAVONOIDS IN THE LEAVES OF *AMARANTHUS RETROFLEXUS* GROWING UNDER THE CONDITIONS CENTRAL YAKUTIA

Institute for Biological Problems of Cryolithozones Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Lenina, 41, Yakutsk (Russia), e-mail: neroxasg@mail.ru

Investigated the change of lipids, fatty acids and flavonoids in the leaves of *Amaranthus retroflexus* depending on phenological phase plant. It was found that since the budding phase to the phase of fruiting, a decrease in the lipid content in the leaves of *Amaranthus retroflexus*, which may be due to the formation of buds, flowers and seeds. Revealed that the leaves of *Amaranthus retroflexus* contain 18 fatty acids (FA) of which 9 - saturated and 9 - unsaturated. The main unsaturated fatty acids in the test plants - linolenic acid (C18:3Δ6,9,12), and saturated - palmitic acid (C16:0). Recorded decrease in the amount of total, saturated and unsaturated fatty acids since vegetation phase to fruiting. The maximum content of the amount of total, saturated and unsaturated fatty acids was observed during the growing phase. It is shown that the percentage content of unsaturated fatty acids in the leaves was increased with decreasing temperature. It was found that the leaves of *Amaranthus retroflexus*, which grows in Central Yakutia, contains rutin. Revealed an increase the concentration of rutin with the growing phase before fructification. It is shown that in the leaves of *Amaranthus retroflexus* highest content of rutin accounted for the phase of flowering and fruiting.

Keywords: *Amaranthus retroflexus*, Central Yakutia, lipids, fatty acids, flavonoids, high performance liquid chromatography, gas chromatography, column chromatography, phenological phases.

* Corresponding author.

References

1. Minaeva V.G., Zaprometov M.N. *Flavonoidy v ontogeneze rastenii i ikh prakticheskoe ispol'zovanie*. [Flavonoids in plant ontogeny and their practical use]. Novosibirsk, 1978. 252 p. (in Russ.).
2. Kershengol'ts B.M. *Nauka i obrazovanie*, 1996, no. 3, pp. 130–138. (in Russ.).
3. Zhuravskaia A.N. *Adaptatsiia k ekstremal'nym usloviyam sredy i radiochuvstvitel'nost' rastenii Iakutii*. [Adaptation to extreme environmental conditions and radiosensitivity of plants of Yakutia]. Novosibirsk, 2011, 104 p. (in Russ.).
4. Savvinov D.D. *Gidrotermicheskiy rezhim pochv v zone mnogoletnei merzloty*. [Hydrothermal regime of soils in the zone of permafrost]. Novosibirsk, 1976, 254 p. (in Russ.).
5. Ivanov B.I., L'vova P.M., Anisimova K.A., Ivanov A.S. *Khlebnye zlaki v Iakutii*. [Cereals in Yakutia]. Yakutsk, 1985, 164 p. (in Russ.).
6. Novitskaia G.V., Suvorova T.A., Trunova T.I. *Fiziologiya rastenii*, 2000, vol. 47, no. 6, pp. 829–835. (in Russ.).
7. Los D.A., Murata N. *Biochem. et Biophys. Acta.*, 1998, vol. 1394, pp. 3–15.
8. Il'inskaia L.I., Ozeretskovskaia O.L. *Prikladnaia biokhimiia i mikrobiologiya*, 1998, vol. 34, no. 5, pp. 467–479. (in Russ.).
9. Los' D.A. *Uspekhi biologicheskoi khimii*, 2001, vol. 41, pp. 163–198. (in Russ.).
10. Nokhsorov V.V., Dudareva L.V., Chepalov V.A., Sofronova V.E., Verkhoturov V.V., Perk A.A., Petrov K.A. *Vestnik Buriatskoi gosudarstvennoi sel'skokhoziaistvennoi akademii im. V.R. Filippova*, 2015, vol. 38, no. 1, pp. 127–134. (in Russ.).
11. Petrov K.A., Perk A.A., Chepalov V.A., Okhlopko Zh.M. *Vestnik Severo-Vostochnogo federal'nogo universiteta im. M.K. Ammosova*, 2011, vol. 8, no. 2, pp. 26–29. (in Russ.).
12. Petrov K.A., Sofronova V.E., Bubiakina V.V., Perk A.A., Tatarinova T.D., Ponomarev A.G., Chepalov V.A., Okhlopko Zh.M., Vasil'eva I.V., Maksimov T.Kh. *Fiziologiya rastenii*, 2011, vol. 58, no. 6, pp. 866–874. (in Russ.).
13. Tarakhovskii Iu.S., Kim Iu.A., Abdrasilov B.S., Muzafarov E.N. *Flavonoidy: biokhimiia, biofizika, meditsina*. [Flavonoids: biochemistry, biophysics, medicine]. Pushchino, 2013, 310 p. (in Russ.).
14. Harborne J.B., Williams C.A. *Phytochemistry*, 2000, vol. 55, no. 6, pp. 481–504.
15. Dai G.H., Nicole M., Andary C., Martinez C., Bresson E., Boher B., Daniel J.F., Geiger J.P. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 1996, vol. 49, no. 5, pp. 285–306.
16. Mierziak J., Kostyn K., Kulma A. *Molecules*, 2014, vol. 19, no. 10, pp. 16240–16265.
17. Kershengol'ts B.M. *Terpimost': idei i traditsii : mater. mezhdunar. nauchnoi konf.* [Tolerance: ideas and traditions: materials of the international scientific conference]. Yakutsk, 1995, pp. 179–184. (in Russ.).
18. Egorov A.D. *Vitamin S i karotin v rastitel'nosti Iakutii*. [Vitamin C and carotene in the vegetation of Yakutia]. Moscow, 1954, 248 p. (in Russ.).
19. Makarov A.A. *Biologicheski aktivnye veshchestva v rasteniiakh Iakutii*. [Biologically active substances in plants of Yakutia]. Yakutsk, 1989, 156 p. (in Russ.).
20. Folch J., Lees M., Stanley G.H. *J. Biol. Chem.*, 1957, vol. 226, no. 1, pp. 497–509.
21. Vetchinnikova L.V., Serebriakova O.S., Il'inova M.K. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN*, 2012, no. 2, pp. 56–62. (in Russ.).
22. José L. Guil-Guerrero Ignacio Rodríguez-García. *European Food Research and Technology*, 1999, vol. 209, no. 5, pp. 313–316.
23. Khor H.T. *Journal of Chromatography A*, 1979, vol. 179, no. 1, pp. 225–226.
24. Miquel M., Browse J. *Journal of Biological Chemistry*, 1992, vol. 267, no. 3, pp. 1502–1509.
25. Alaudinova E.V., Mironov P.V. *Khimiia rastitel'nogo syr'ia*, 2009, no. 2, pp. 71–76. (in Russ.).
26. Sleptsov I.V., Zhuravskaia A.N. *Khimiia rastitel'nogo syr'ia*, 2016, no. 3, pp. 67–72. (in Russ.).
27. Lakin G.F. *Biometriia*. [Biometrics]. Moscow, 1980, 456 p. (in Russ.).
28. Mazliak P. *Annual Review of Plant Physiology*, 1973, vol. 24, no. 1, pp. 287–310.
29. Kretovich V.L. *Biokhimiia rastenii*. [Biochemistry of plants]. Moscow, 1980, 445 p. (in Russ.).
30. Kalinova J., Dadakova E. *Plant foods for human nutrition*, 2009, vol. 64, no. 1, pp. 68–74.
31. Formica J.V., Regelson W. *Food and chemical toxicology*, 1995, vol. 33, no. 12, pp. 1061–1080.
32. Minaeva V.G., Gorbaleva G.N. *Poleznye rasteniia prirodnoi flory Sibiri*. [Useful plants of the natural flora of Siberia]. Novosibirsk, 1967, pp. 231–237. (in Russ.).

Received February 16, 2017

Revised March 24, 2017