

УДК 582.542.1; 574.24; 577.122.3

ИЗМЕНЕНИЯ СОДЕРЖАНИЯ СВОБОДНЫХ АМИНОКИСЛОТ В ЗЕРНОВКАХ ДИКОРАСТУЩИХ ЗЛАКОВ ВОСТОЧНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ ПРИ ПРОРАЩИВАНИИ В УСЛОВИЯХ ОСМОТИЧЕСКОГО СТРЕССА

© Е.А. Бондаревич

Читинская государственная медицинская академия, ул. Горького, 39А, Чита,
672090 (Россия), e-mail: bondarevich84@mail.ru

В ходе изучения содержания свободных аминокислот в сухих и прорастающих зерновках дикорастущих злаков выявлены некоторые биохимические особенности их динамики в зависимости от осмотического давления. У большинства видов, кроме *Agropyron cristatum*, в контроле в первые сутки от начала эксперимента происходило значительное увеличение концентрации аминокислот, в последующий период наблюдалось их убыль. Для *Agropyron cristatum* вначале наблюдалось уменьшение показателя и плавный рост после первых суток. При действии осмолита тенденции к мобилизации аминокислот изменились и у части видов (*Stipa krylovii*, *Melica virgata*, *Melica turczaninowiana*) максимальные количества отмечались в первые сутки от начала опыта, у остальных – ко вторым суткам. Суммарное количество свободных аминокислот в контроле и опыте значимо не отличалось. Также отмечалась быстрая мобилизация протеиногенных аминокислот при возрастании осмотического стресса для широко распространенных в регионе *Stipa krylovii* и *Agropyron cristatum* выявлена. Аналогичная тенденция отмечена и для ксерофита *Tripogon chinensis*. Для злаков с узкой экологической нишей, обладающих признаками ксеромезофильности, осмотический стресс подавлял быструю мобилизацию свободных аминокислот. Содержание отдельных групп аминокислот при воздействии осмотического стресса характеризовалось значимыми отличиями для видов рода *Melica* в количестве кислых аминокислот, для *Tripogon chinensis* увеличением содержания основных аминокислот, а для *Agropyron cristatum* уменьшением их концентрации.

Ключевые слова: свободные аминокислоты, *Poaceae*, осмотический стресс, ксерофиты, ксеромезофиты.

Введение

Семейство злаковых (*Poaceae*) является широко представленным в растительных сообществах многих природно-климатических зон. Это связано с их анатомо-морфологическими, физиологическими и биохимическими особенностями организации, позволяющими адаптироваться к разнообразным условиям среды обитания [1, 2]. Для степного и лесостепного поясов Восточного Забайкалья это семейство травянистых растений является доминирующим и включает в себя виды, часто выступающие в качестве эдификаторов фитоценозов. Большинство видов злаков проявляет те или иные признаки ксерофильности, которые сформировались в результате эволюции в аридных и холодных климатических условиях региона или сопредельных территорий.

Одним из маркеров скорости метаболизма и уровня сформированности адаптационных механизмов у растений является количественное и качественное изменение в составе тканей свободных аминокислот [3–5]. Эта группа соединений выполняет множество различных функций в живых организмах, в том числе принимает участие в синтезе белков и пептидов, метаболизме азота, серы и многих микроэлементов, в энергетическом обмене, регуляции гомеостаза [5, 6]. Кроме того, аминокислоты и белки являются осмотически активными соединениями, градиент концентрации которых обеспечивает водный обмен и мембранный потенциал клеток живых организмов, в частности мембранный потенциал и равновесие Доннана.

В связи с этим цель работы – определить влияние осмотического стресса в условиях постоянной

Бондаревич Евгений Александрович – доцент кафедры химии и биохимии, e-mail: bondarevich84@mail.ru

температуры на уровень содержания свободных аминокислот в сухих и прорастающих зерновках дикорастущих злаков.

Экспериментальная часть

Объектами исследований были семена дикорастущих злаков *Stipa krylovii* Roshev. – ковыль Крылова, *Tripogon chinensis* (Franch.) Hack. – трехбородник китайский, *Melica virgata* Turcz. ex Trin. – перловник прутьевидный, *Melica turczaninowiana* Ohwi – перловник Турчанинова, *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn. – житняк гребенчатый. Зерновки были собраны в фитоценозах Оловянинского (окрестности поселка Калангуй), Акшинского (окрестности села Курулга) и Красночикоийского (окрестности села Усть-Урлук) районов Забайкальского края в 2015 и 2016 гг. (рис. 1).

Исследованные виды злаков по физиолого-анатомическим и экологическим принципам можно условно разделить на ксерофиты – *S. krylovii*, *T. chinensis*, *A. cristatum* и ксеромезофиты – *M. virgata*, *M. turczaninowiana* [7, 8]. При этом их экологические ниши в фитоценозах могут частично или полностью перекрываться и виды могут произрастать совместно. Так, наиболее распространенными являются виды *S. krylovii* и *A. cristatum*, которые часто отмечаются в одних и тех же сообществах. Значительно реже отмечаются фитоценозы с участием вида *M. turczaninowiana*, который произрастает в кустарниковых растительных сообществах, разреженных лесах и в экотонных сообществах (на границе ерников и абрикосников) [2]. Виды *T. chinensis* и *M. virgata* относятся к охраняемым [9–11], их популяции отмечаются на территории региона редко и участвуют в формировании уникальных растительных ассоциаций [2, 12].

Для исследования использовались навески зерновок злаков (сухие и пророщенные) массой 50 ± 0.2 мг. Проращивание проводили в темноте при 20 °С (термостат «ТС-1/20 СПУ»). Контрольные группы зерновок проращивались на фильтровальной бумаге, смоченной дистиллированной водой, а опытные – в присутствии осмотика, что приводило к формированию физиологической засухи и нарушению транспорта воды в прорастающие структуры семян. Осмотический стресс создавали водным раствором маннита с молярной концентрацией 0.208 моль/л, которая соответствует осмотическому давлению в 5 атм.

Экстракцию свободных аминокислот проводили 0.89%-ным раствором хлорида натрия. Водно-солевою вытяжку растворяли в ацетонитриле (соотношение 1 : 1). Количественное содержание свободных аминокислот определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии [13] (колонокка Luna C18(2) 150×4.6 мм, 5 мкм, около 8700 ТТ (Phenomenex, США), хроматограф LC-20 Prominence со спектрофотометрическим детектором – диодная матрица SPD-M20A (Shimadzu, Япония). Для управления хроматографом и анализа хроматограмм использовалась компьютерная программа «LabSolutions», версия 1.24 SP1 (Shimadzu, Япония). В ходе исследования проанализировано 38 образцов, в которых определяли содержание 20 аминокислот (18 протеиногенных (кроме пролина и цистеина) и 2 непротеиногенные – таурин и орнитин).

Полученные данные были подвергнуты математико-статистической обработке с помощью статистического пакета Microsoft Excel 2010 и PAST 3.0 [14].

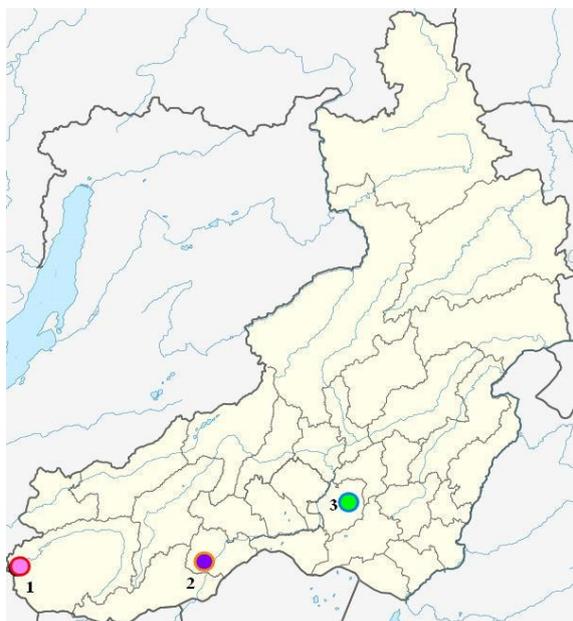


Рис. 1. Карта-схема мест сбора семян исследуемых злаков. Под цифрами отмечены места сбора и виды злаков: 1 – окр. с. Усть-Урлук (*M. virgata*); 2 – окр. с. Курулга (*T. chinensis*, *M. turczaninowiana*); 3 – окр. пос. Калангуй (*S. krylovii*, *A. cristatum*)

Обсуждение результатов

В ходе исследования содержания свободных аминокислот в сухих и прорастающих зерновках злаков зарегистрировано значительное отличие в их суммарном содержании в зависимости от действия стрессового фактора.

Наибольшие значения общего количества исследованных свободных кислот до прорастания имели зерновки *A. cristatum* (1435,38 мкг/г) и *S. krylovii* (1112,20 мкг/г), значительно меньшее их количество отмечалось для остальных видов с минимумом у *M. virgata* (329,59 мкг/г) (рис. 2).

Общее количество аминокислот в первые 24 ч от начала прорастания для большинства видов злаков характеризовалось резким и значительным увеличением, как в контрольных, так и в опытных пробах. Так, в зерновках *S. krylovii* этот показатель в контроле увеличился примерно в 7 раз, а в условиях действия осмотика – в 10 раз. У *T. chinensis* в первые сутки прорастания зерновок тенденция к увеличению суммарного количества аминокислот в контроле и при 5 атм была сходной (рис. 2). Регистрировался рост уровня свободных аминокислот в 3,3 и 3,5 раза по сравнению с сухими семенами соответственно. Для видов *M. virgata* и *M. turczaninowiana* в группах контроля также наблюдалось увеличение общего количества аминокислот в проростках по сравнению с сухими семенами в 36,5 и 25,2 раза соответственно. Кривая роста изменения показателя для данных видов оказалась практически идентичной (рис. 2). Несмотря на увеличение содержания аминокислот относительно сухих зерновок в условиях осмотического стресса их количество по сравнению с группой контроля было в 1,5 и 2,7 раза ниже соответственно.

Иная динамика наблюдалась в семенах *A. cristatum* в контроле (рис. 2). Суммарное количество аминокислот сократилось в 2,3 раза, тогда как в опытной пробе, наоборот, возросло в 5,5 раза по сравнению с сухими зерновками. Этот аспект может быть объяснен активацией ферментов тех процессов, которые обеспечивают выход зерновки из состояния покоя и интенсификацию прорастания.

В последующие часы – 48 ч от начала прорастания, в контрольных группах *S. krylovii*, *T. chinensis*, *M. virgata* и *M. turczaninowiana* происходило заметное уменьшение суммарного количества свободных аминокислот (рис. 2). Для трех видов (*S. krylovii*, *M. virgata* и *M. turczaninowiana*) тенденция к снижению продолжалась к 72 ч. В проростках *T. chinensis* к моменту окончания эксперимента общее количество аминокислот вновь значительно возросло и достигло максимального значения по сравнению с другими периодами (7159,99 мкг/г). Данный вид является эуксерофитом и его семена не имеют покоя, прорастая в первые несколько суток, при достижении оптимальных по увлажненности субстрата условий.

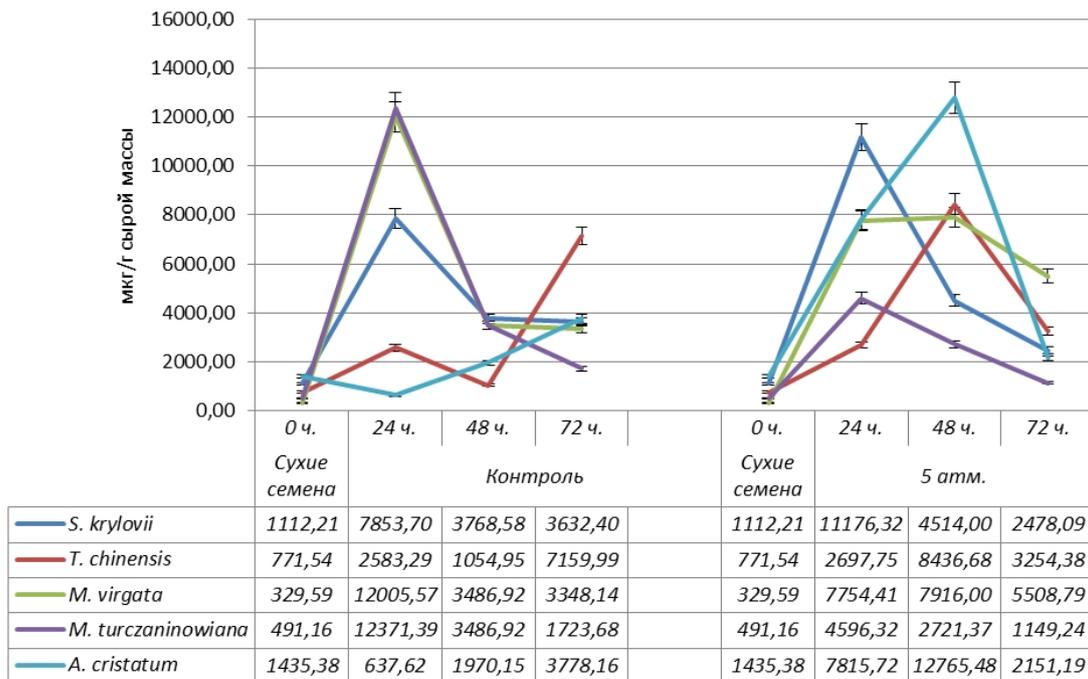


Рис. 2. Динамика абсолютного содержания свободных аминокислот (мкг/г сырой массы) в сухих и прорастающих зерновках дикорастущих злаков

В условиях осмотического стресса динамика показателя была не столь однозначной. Пиковые значения суммарного количества свободных аминокислот у видов ксероморфной природы (*S. krylovii*, *T. chinensis*, *A. cristatum* и *M. virgata*) имели значительно большие величины, чем у мезоксерофитного *M. turczaninowiana* (рис. 2). Также отмечалось длительное повышение или удержание этого показателя у типичных степных видов, по сравнению с лесостепным *M. turczaninowiana*. Исключение этой зависимости можно зафиксировать у *S. krylovii*, однако семена этого злака практически все прорастали (всхожесть составляла 80–90%) ко 2-м суткам эксперимента, тогда как у *M. turczaninowiana* всхожесть была меньшей (30–35%).

Соотношения суммарного абсолютного количества свободных аминокислот в сухих зерновках и при активации процессов прорастания характеризовались следующими тенденциями. У *S. krylovii* в контроле и в растворе с осмотическим давлением 5 атм оказались сходными динамика аминокислотного пула. В первые сутки отмечалось значительное увеличение фонда аминокислот, однако к 72 ч отмечено их значительное сокращение.

Для *T. chinensis* в контроле происходило постепенное увеличение количества аминокислот, тогда как в условиях стресса процесс характеризовался значительным приростом их содержания, что свидетельствовало об активации ростовых процессов и далее интенсивного использования субстратов, начиная с 48 ч от начала опыта.

Для *M. virgata* отмечалось значительное увеличение суммарного количества аминокислот в первые сутки и в контроле, и в опыте. Ко вторым суткам динамика в контроле стабилизировалась, а в условиях опыта стабилизация охватывала период 24 и 48 ч, после отмечено значительное уменьшение их пула.

Для *M. turczaninowiana* и в контроле, и в опыте отмечалось значительная убыль содержания аминокислот. Для *A. cristatum* в контроле происходило постепенное незначительное увеличение аминокислотного фонда, тогда как в растворе осмотика значительный рост в период до вторых суток и значительное уменьшение их количества к третьим суткам.

Все виды ксерофитной группы (*S. krylovii*, *T. chinensis*, *A. cristatum* и *M. virgata*) характеризовались высокой всхожестью семян, которая ко 2-м суткам от начала эксперимента имела значения от 70 до 95%. У мезоксерофитного вида *M. turczaninowiana* в контроле этот показатель также имел высокие значения (70%), тогда как осмотик подавлял всхожесть (30–35%). Кроме того, зерновки всех видов не имели покоя, и прорастание начиналась сразу после помещения их в водную среду.

Существенную долю от общего изученного фонда свободных аминокислот составили протеиногенные аминокислоты (рис. 3). Данная группа веществ в основном поступает из состава запасных белков эндосперма, в котором во время запуска биохимии прорастания активируются разнообразные протеиназы и пептидазы. Роль данных белков существенна, и они позволяют злакам заселять аридные регионы [1–2, 15]. Еще одним источником поступления части аминокислот могут быть процессы восстановительного аминирования α -кетокислот цикла трикарбоновых кислот, дезаминирования амидов аминокислот и процессы трансаминирования [5, 16].

В общем составе свободных аминокислот всех видов превалировали кислые аминокислоты и их амиды, как в группе контроля, так и в состоянии осмотического стресса. Сравнение средних значений их массовых долей в зависимости от уровня влагообеспеченности имело следующие тенденции (рис. 3). Для зерновок *T. chinensis*, *M. virgata* и *A. cristatum* при повышении осмотического давления отмечено уменьшение содержания кислых аминокислот и их амидов, а для *S. krylovii* и *M. turczaninowiana*, напротив, увеличение. При этом значительные изменения в их относительном содержании (более 10%) регистрировались у ксеромезофитных видов *M. virgata* и *M. turczaninowiana* (-11.8% и +13.5% соответственно). Доля основных аминокислот в присутствии осмотика у *T. chinensis* и *M. virgata* возросла на 6.5 и 10% соответственно. У других видов регистрировались более низкие значения доли данных аминокислот. При этом у *S. krylovii* наблюдалась лишь тенденция к уменьшению, а для *A. cristatum* – резкое изменение в 4.3 раза.

Доля гидрофильных нейтральных аминокислот в зависимости от действия стрессового фактора у *S. krylovii*, *T. chinensis* и *M. virgata* практически не изменялась, однако для *M. turczaninowiana* регистрировалось их 1.5 кратное уменьшение, а для *A. cristatum* – увеличение в 2.7 раза.

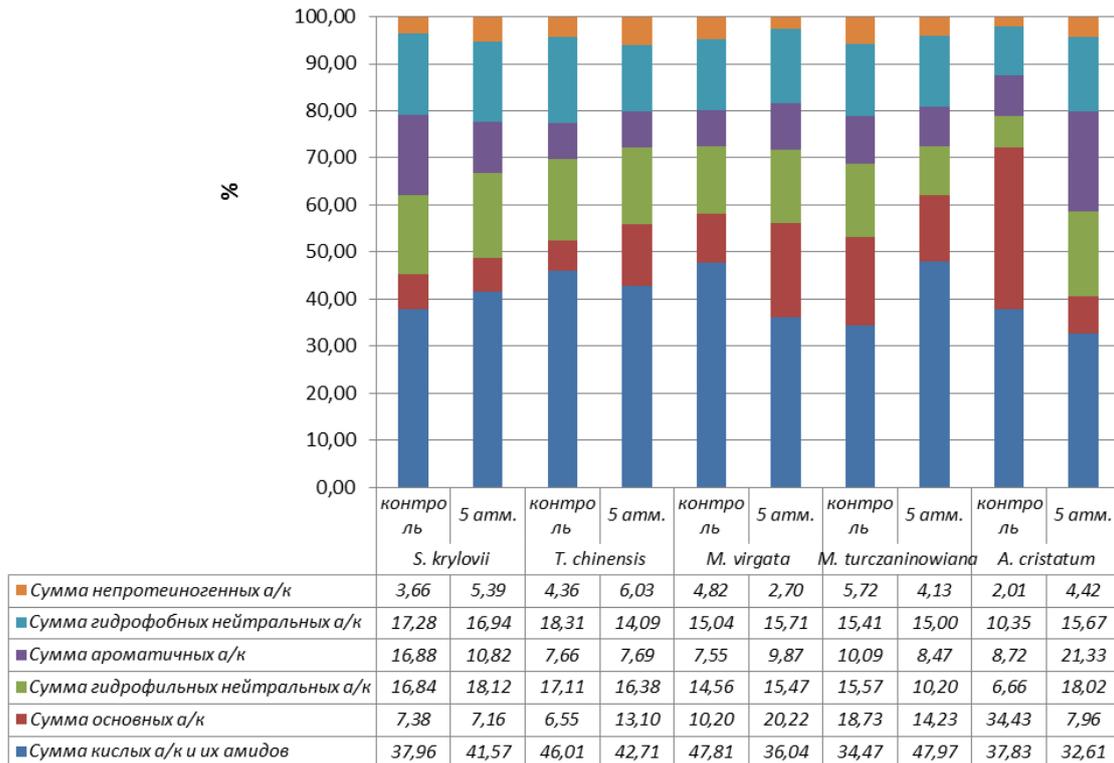


Рис. 3. Среднее относительное содержание свободных аминокислот в семенах злаков в условиях контроля и осмотического стресса

Доля ароматических аминокислот в контрольных группах составила 7–16%, в условиях худшей влагообеспеченности – 7–21%. При этом изменения показателя у *T. chinensis*, *M. virgata* и *M. turczaninowiana* было незначительным (менее 2%), в то время как в зерновках *A. cristatum* величины были значительно выше (примерно в 2.5 раза), а у *S. krylovii* – ниже в 1.5 раза. Существенных различий в содержании гидрофобных нейтральных аминокислот и непротеиногенных аминокислот не отмечено (рис. 3). Для ксерофитных видов злаков (*S. krylovii*, *T. chinensis*, *A. cristatum*) отмечалось увеличение средней относительной концентрации непротеиногенных аминокислот при действии стрессового фактора по влагообеспеченности, а для ксеромезофитных видов рода *Melica* – снижение.

Выводы

У типичных ксерофитных видов (*S. krylovii*, *T. chinensis*) суммарное увеличение свободных аминокислот в контроле и при осмотическом стрессе характеризовалось приростом в первые сутки и последующим уменьшением общего содержания, а также высокими значениями количества проросших семян. Для *A. cristatum* в контроле интенсифицировалось их расходование и снижение содержания, тогда как в стрессе отмечался значительный подъем их концентрации, при этом всхожесть семян практически не отличалась. У *M. virgata* и в контроле, и в условиях раствора осмотика значительно увеличивалось содержание свободных аминокислот, и в условиях стресса уменьшение их количества происходило заметно медленнее. Всхожесть также оставалась высокой. У наиболее мезофильного вида *M. turczaninowiana* максимум увеличения приходился на первые сутки контроля, и далее наблюдалась убыль количества свободных аминокислот. При стрессе прирост был заметно меньшим, и наблюдалось постоянное снижение количества. Всхожесть семян *M. turczaninowiana* в условиях стресса заметно убывала. Таким образом, концентрация свободных аминокислот в значительной мере зависела от действия осмотика, что может быть объяснено интенсификацией осмотически активных метаболитов, протекторов окислительного стресса, например аскорбата, глутатиона, пролина [17–19] и других соединений, субстратов метаболических путей, обеспечивающих прорастание семян и сохранение их жизнеспособности.

По содержанию отдельных групп аминокислот у всех видов преобладали кислые аминокислоты и их амиды, являющиеся субстратами для образования других аминокислот, нуклеотидов, а также после реак-

ций дезаминирования, углеводов и компонентов липидов [5, 16]. При этом в условиях стресса у части видов (*T. chinensis*, *A. cristatum* и *M. virgata*) эта группа уменьшала свое содержание, у *S. krylovii* их содержание практически не менялось, тогда как у *M. turczaninowiana* наблюдался прирост. Противоположная тенденция отмечалась для видов по содержанию основных аминокислот, и для *M. turczaninowiana* и особенно для *A. cristatum* отмечалось уменьшение их количества. Доля других групп аминокислот была меньшей, однако и для них отмечались тенденции как к росту, так и убыли содержания. Сравнение с данными других авторов [20] по содержанию аминокислот в зерновках дикорастущих злаков имело общие тенденции.

Таким образом, биохимические механизмы адаптации у злаков Восточного Забайкалья к стрессовым факторам требуют дальнейших исследований и не имеют однозначных объяснений лишь по содержанию свободных аминокислот.

Список литературы

1. Семихов В.Ф. Адаптивный потенциал злаков в интродукции растений. Пушино, 2006. 49 с.
2. Бондаревич Е.А., Борискин И.А., Якимова Е.П. Эколого-биологические особенности злаков Восточного Забайкалья. Чита, 2013. 184 с.
3. Алаудинова Е.В., Миронов П.В. Свободные аминокислоты вегетативных органов *Picea obovata* L. и *Pinus sylvestris* L. // Химия растительного сырья. 2017. №3. С. 85–91.
4. Ибрагимова С.С., Горелова В.В., Кочетов А.В., Шумный В.К. Роль различных метаболитов в формировании стрессоустойчивости растений // Вестник Новосибирского государственного университета, сер. «Биология. Клиническая Медицина». 2010. Т. 8. №3. С. 98–103.
5. Хелдт Г.-В. Биохимия растений. М., 2014. С. 234–246.
6. Нельсон Д. Основы биохимии Ленинджера. Т. 2: Биоэнергетика и метаболизм. М., 2014. С. 505–532.
7. Семенова Г.П. Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология и охрана. Новосибирск, 2007. С. 30–31.
8. Банникова И.А., Баясгалан Д., Береснева И.А., Буевич З.Г. Степи Восточного Хангая. М., 1986. С. 176.
9. Пробатова Н.С. Трехбородник китайский – *Tripogon chinensis* (Franch.) Hack. // Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М., 2008. С. 456–457.
10. Бондаревич Е.А. Трехбородник китайский – *Tripogon chinensis* (Franch.) Hack. // Красная книга Забайкальского края. Новосибирск, 2017. С. 29–30.
11. Бондаревич Е.А. Перловник прутьевидный – *Melica virgata* Turcz. ex Trin. // Красная книга Забайкальского края. Растения. // Красная книга Забайкальского края. Новосибирск, 2017. С. 27–28.
12. Бондаревич Е.А., Попова О.А. Особенности фитоценозов с участием *Melica virgata* Turcz. ex Trin. (Poaceae) Восточного Забайкалья в сравнении с сопредельными территориями // *Turczaninowia*. 2014. Т. 17. №4. С. 97–109.
13. Teerlink T. Plasma amino acids determined by liquid chromatography within 17 minutes // *Clinical Chemistry*. 1994. Vol. 40. Pp. 245–249.
14. Hammer Ø., Harpe D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4. N1. 9 p.
15. Цвелев Н.Е. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.
16. Биохимия: учеб. для вузов / под ред. Е.С. Северина. М.: ГОЭТАР-Медиа, 2003. 779 с.
17. Карташов А.В., Радюкина Н.Л., Иванов Ю.В., Пашковский П.П., Шевякова Н.И., Кузнецов В.В. Роль систем антиоксидантной защиты при адаптации дикорастущих видов растений к солевому стрессу // *Физиология растений*. 2008. Т. 55. №4. С. 516–522.
18. Чжоу К., Юй Б.Дж. Накопление неорганических и органических осмолитов и их роль в осмотической регуляции у проростков *Vetiveria zizanioides* при действии NaCl // *Физиология растений*. 2009. Т. 56. №5. С. 751–758.
19. Маевская С.Н., Николаева М.К. Реакция антиоксидантной и осмопротекторной систем проростков пшеницы на засуху и регидратацию // *Физиология растений*. 2013. Т. 60. №3. С. 351–359.
20. Илли И.Э., Якимова Е.П. Мобилизация запасных веществ при прорастании зерновок ксерофитных злаков Восточного Забайкалья // Ученые записки Забайкальского государственного университета. Серия: Естественные науки. 2009. №1. С. 68–73.

Поступило в редакцию 19 января 2018 г.

После переработки 6 марта 2018 г.

Для цитирования: Бондаревич Е.А. Изменения содержания свободных аминокислот в зерновках дикорастущих злаков Восточного Забайкалья при прорастании в условиях осмотического стресса // Химия растительного сырья. 2018. №3. С. 83–89. DOI: 10.14258/jerpm.2018033705.

Bondarevich E.A. CHANGES OF CONTENT OF FREE AMINO ACIDS IN GRAINS OF FOREST GROWING EASTERS OF EASTER TRANSBAIKALIA IN PULLING IN OSMOTIC STRESS

Chita State Medical Academy, ul. Gorkogo, 39A, Chita, 672090 (Russia), e-mail: bondarevich84@mail.ru

In the course of studying the content of free amino acids in dry and germinating grains of wild cereals, some biochemical features of their dynamics were revealed depending on the osmotic pressure. In most species, except *Agropyron cristatum*, a significant increase in the concentration of amino acids occurred in the control on the first day after the start of the experiment; in the subsequent period, their decrease was observed. For *Agropyron cristatum*, a decrease in the index and a smooth increase after the first day were observed. Under the influence of osmolyte, the tendency to mobilize amino acids has changed and in some species (*Stipa krylovii*, *Melica virgata*, *Melica turczaninowiana*) the maximum amounts were observed on the first day from the beginning of the experiment, in the others to the second day. The total amount of free amino acids in the control and in the test was not significantly different. There was also a rapid mobilization of proteinogenic amino acids with increasing osmotic stress for the widespread *Stipa krylovii* and *Agropyron cristatum* in the region. A similar trend was noted for the xerophyte *Tripogon chinensis*. For grasses with a narrow ecological niche, which are characterized by xeromesophilia, osmotic stress suppressed the rapid mobilization of free amino acids. The content of individual groups of amino acids under the influence of osmotic stress was characterized by significant differences for species of the *Melica* genus in the number of acidic amino acids, for *Tripogon chinensis* an increase in the content of basic amino acids, and for *Agropyron cristatum* by a decrease in their concentration.

Keywords: free amino acids, *Poaceae*, osmotic stress, xerophytes, xeromesophytes.

References

1. Semikhov V.F. *Adaptivnyi potentsial zlakov v introduktsii rastenii*. [Adaptive potential of cereals in plant introduction]. Pushchino, 2006, 49 p. (in Russ.).
2. Bondarevich E.A., Boriskin I.A., Iakimova E.P. *Ekologo-biologicheskie osobennosti zlakov Vostochnogo Za-baikal'ia*. [Ecological and biological features of the cereals of the Eastern Transbaikalia]. Chita, 2013, 184 p. (in Russ.).
3. Alaudinova E.V., Mironov P.V. *Khimiia rastitel'nogo syr'ia*, 2017, no. 3, pp. 85–91. (in Russ.).
4. Ibragimova S.S., Gorelova V.V., Kochetov A.V., Shumnyi V.K. *Vestnik Novosibirskogo gosudarstvennogo universiteta, ser. «Biologiia. Klinicheskaia Meditsina»*, 2010, vol. 8, no. 3, pp. 98–103. (in Russ.).
5. Kheldt G.-V. *Biokhimiia rastenii*. [Biochemistry of plants]. Moscow, 2014, pp. 234–246. (in Russ.).
6. Nel'son D. *Osnovy biokhimii Lenindzhera. T. 2: Bioenergetika i metabolizm*. [Fundamentals of biochemistry of Lenin. Vol. 2: Bioenergetics and Metabolism]. Moscow, 2014, pp. 505–532. (in Russ.).
7. Semenova G.P. *Redkie i ischezaiushchie vidy flory Sibiri: biologiia i okhrana*. [Rare and endangered species of the flora of Siberia: biology and protection]. Novosibirsk, 2007, pp. 30–31. (in Russ.).
8. Bannikova I.A., Baiasgalan D., Beresneva I.A., Buevich Z.G. *Stepi Vostochnogo Khangaia*. [Steppes of the Eastern Khanga]. Moscow, 1986, p. 176. (in Russ.).
9. Probatova N.S. *Krasnaia kniga Rossiiskoi Federatsii (rasteniia i griby)*. [The Red Data Book of the Russian Federation (plants and mushrooms)]. Moscow, 2008, pp. 456–457. (in Russ.).
10. Bondarevich E.A. *Krasnaia kniga Zabaikal'skogo kraia*. [The Red Book of the Trans-Baikal Territory]. Novosibirsk, 2017, pp. 29–30. (in Russ.).
11. Bondarevich E.A. *Krasnaia kniga Zabaikal'skogo kraia*. [The Red Book of the Trans-Baikal Territory]. Novosibirsk, 2017, pp. 27–28. (in Russ.).
12. Bondarevich E.A., Popova O.A. *TURCZANINOWIA*, 2014, vol. 17, no. 4, pp. 97–109. (in Russ.).
13. Teerlink T. *Clinical Chemistry*, 1994, vol. 40, pp. 245–249.
14. Hammer Ø., Harpe D.A.T., Ryan P.D. *Palaeontologia Electronica*, 2001, vol. 4, no. 1, 9 p.
15. Tselev N.E. *Zlaki SSSR*. [Cereals of the USSR]. Leningrad, 1976, 788 p. (in Russ.).
16. *Biokhimiia: ucheb. dlia vuzov* [Biochemistry: a textbook for universities], ed. E.S. Severin. Moscow, 2003, 779 p. (in Russ.).
17. Kartashov A.V., Radiukina N.L., Ivanov Iu.V., Pashkovskii P.P., Sheviakova N.I., Kuznetsov V.V. *Fiziologiia rastenii*, 2008, vol. 55, no. 4, pp. 516–522. (in Russ.).
18. Chzhou K., Iui B.Dzh. *Fiziologiia rastenii*, 2009, vol. 56, no. 5, pp. 751–758. (in Russ.).
19. Maevskaia S.N., Nikolaeva M.K. *Fiziologiia rastenii*, 2013, vol. 60, no. 3, pp. 351–359. (in Russ.).
20. Illi I.E., Iakimova E.P. *Uchenye zapiski Zabaikal'skogo gosudarstvennogo universiteta. Seriia: Estestvennye nauki*, 2009, no. 1, pp. 68–73. (in Russ.).

Received January 19, 2018

Revised March 6, 2018

For citing: Bondarevich E.A. *Khimiya Rastitel'nogo Syr'ya*, 2018, no. 3, pp. 83–89. (in Russ.). DOI: 10.14258/jcprm.2018033705.

