

УДК 577.115.3

## СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СОСТАВА ЖИРНЫХ КИСЛОТ ПРИБРЕЖНО-ВОДНОГО *ТУРНА LATIFOLIA*, ПОГРУЖЕННОГО *CERATOPHYLLUM DEMERSUM* И ВОДНОЙ ФОРМЫ *VERONICA* *ANAGALLIS-AQUATICA* ВОДОЕМОВ БАЙКАЛЬСКОГО РЕГИОНА

© *К.А. Кириченко*<sup>1\*</sup>, *Т.П. Побежимова*<sup>1</sup>, *С.Г. Казановский*<sup>1</sup>, *Н.А. Соколова*<sup>1</sup>, *Е.С. Кондратьева*<sup>1,2</sup>,  
*О.И. Грабельных*<sup>1,2</sup>, *В.К. Войников*<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН,  
ул. Лермонтова, 132, Иркутск, 664033 (Россия), e-mail: kouzma@mail.com

<sup>2</sup> Иркутский государственный университет, ул. Карла Маркса, 1, Иркутск,  
664003 (Россия)

Проведен сравнительный анализ содержания жирных кислот в тканях высших водных растений водоемов Байкальского региона: *Typha latifolia* L., *Ceratophyllum demersum* L. и *Veronica anagallis-aquatica* L. Впервые по данному показателю сравнивалась водная форма *V. anagallis-aquatica* относительно прибрежно-водного *T. latifolia* и погруженного *C. demersum*. Методом газожидкостной хроматографии/масс-спектрометрии было идентифицировано 15 жирных кислот с длиной цепи от 14 до 22 углеродных атомов, при этом по набору жирных кислот исследованные виды различались. Жирные кислоты представлены насыщенными и ненасыщенными жирными кислотами, среди насыщенных преобладают пальмитиновая (C<sub>16:0</sub>) и стеариновая (C<sub>18:0</sub>), среди ненасыщенных – линолевая (C<sub>18:2 n-6</sub>) и α-линоленовая (C<sub>18:3 n-3</sub>) кислоты. Всего на кислоты C<sub>16</sub> и C<sub>18</sub> ряда у исследованных видов приходилось 98%. Различия в составе жирных кислот исследованных видов обсуждаются с позиции особенностей метаболизма жирных кислот в зависимости от местообитания растений и рассматриваются как один из механизмов их приспособления к поздней вегетации. Исследования жирнокислотного состава водных организмов вносят вклад в общую стратегию адаптации растений к меняющимся условиям среды и важны для эколого-биохимического мониторинга экологического состояния водоемов.

*Ключевые слова:* высшие водные растения, *Typha latifolia* L., *Ceratophyllum demersum* L., *Veronica anagallis-aquatica* L., Байкальский регион, жирнокислотный состав, адаптация к поздней вегетации.

### Введение

*Кириченко Кузьма Анатольевич* – кандидат биологических наук, научный сотрудник, e-mail: kouzma@mail.ru

*Побежимова Тамара Павловна* – доктор биологических наук, доцент, главный научный сотрудник, e-mail: pobezhimova@sifibr.irk.ru

*Казановский Сергей Григорьевич* – кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник, e-mail: skazanovsky@mail.ru

*Соколова Наталья Александровна* – ведущий технолог, e-mail: fhma\_lab@mail.ru

*Кондратьева Елизавета Сергеевна* – аспирант, e-mail: lizzarium@gmail.com

*Грабельных Ольга Ивановна* – доктор биологических наук, доцент, главный научный сотрудник, e-mail: grolga@sifibr.irk.ru

*Войников Виктор Кириллович* – доктор биологических наук, профессор, научный руководитель, e-mail: vvk@sifibr.irk.ru

Липидный и жирнокислотный состав клеточных мембран меняется, реагируя на изменения факторов окружающей среды, и это отражается на процессах жизнедеятельности организмов. Метаболизм липидов специализирован на поддержании цепи реакций последовательного синтеза моно-, ди- и триеновых кислот для сохранения текучести мембран и обеспечения стабильного функционирования мембранно-связанных процессов [1–4]. Специфика химического строения и состав жирных кислот могут служить маркером физиолого-биохимического состояния растений, отражая экологические свойства растений и их сообществ. В водных экосистемах континентальных водоемов высшие водные растения, наряду с водорослями, являются

\* Автор, с которым следует вести переписку.

первопродуктами, поставляя вещество и энергию в экосистему водоема, через них осуществляются процессы обмена биогенных элементов. Эти растения участвуют в процессе воспроизводства чистой и биологически полноценной воды, поглощая органические и неорганические поллютанты. В связи с этим они используются в экологическом мониторинге водоемов. О.П. Мелихова с соавт., отмечая, что высшие водные растения используются при биоиндикации и биотестировании состояния водоемов и для очистки вод от загрязнения, подчеркивают, что данная группа организмов является наименее изученной среди гидробионтов, используемых для анализа состояния вод водоемов [5]. При этом возможности использования большинства видов макрофитов в качестве индикаторных видов ограничены недостаточностью сведений по их экологии и физиологии [5]. В свою очередь, уровень и тип загрязнения водоемов отражаются на морфологическом и физиолого-биохимическом состоянии водных растений [6, 7].

Высшие растения в своей эволюции прошли стадию «выхода» из водной среды на сушу, что сопровождалось формированием новых морфо-анатомических изменений. Условия существования в водной среде и на суше значительно отличаются по ряду параметров: растворимости углекислого газа и кислорода, скорости их диффузии и доступности минеральных солей. Кроме того, спектральный состав света и температурный режим в воде отличаются от наземных условий [8, 9]. При этом согласно К.А. Кокину, ряд растений, пройдя эволюционный путь развития к наземным растениям, «вернулся» в водную среду, что потребовало изменений в морфо-анатомическом строении тканей и органов [9]. Вопрос специфики и направленности изменений физиолого-биохимических процессов у таких растений в значительной степени не изучен.

В Байкальском регионе сосредоточены значительные запасы пресной воды, в этом отношении регион является стратегическим. Как известно, чистая и биологически полноценная вода воспроизводится только в континентальных водоемах. Так, в озере Байкал содержится до 20% мировых запасов пресной воды. Сток воды из озера осуществляется только через реку Ангара. Для воды данного водоема характерно высокое содержание кислорода, ее низкая минерализация и низкая температура [10–12]. Ранее нами был проведен сравнительный анализ содержания жирных кислот (ЖК) общих липидов у трех видов высших водных растений р. Ангары, который выявил видоспецифичность ЖК состава, что, вероятно, связано с особенностями метаболизма жирных кислот, позволяющими отдельным видам лучше адаптироваться к меняющимся условиям среды [13]. Так, у широко распространенного заносного вида – Элодеи канадской (*Elodea canadensis* Michx.) по сравнению с Урутью колосистой (*Myriophyllum spicatum* L.) и Рдестом курчавым (*Potamogeton crispus* L.) такие особенности проявились в более высоком суммарном содержании насыщенных ЖК и жирных кислот с нечетным числом атомов.

Настоящая работа является продолжением ранее начатых нами работ по сравнительному анализу биохимических особенностей водных растений водоемов Байкальского региона. Цель исследования – изучить и сравнить относительный состав жирных кислот наиболее массовых видов высших водных растений, различающихся по жизненной форме (прибрежно-водная, погруженная, водная), из водоемов и водотоков Байкальского региона, находящихся в непосредственной близости от р. Ангары.

### **Экспериментальная часть**

В работе использовали высшие водные растения трех видов: *Typha latifolia* L. (сем. Typhaceae) – прибрежно-водная форма жизни; *Ceratophyllum demersum* L. (сем. Ceratophyllaceae) – погруженная форма жизни и *Veronica anagallis-aquatica* L. (сем. Plantaginaceae) – водная форма жизни. Все три исследованных вида относятся к цветковым – Magnoliophyta.

*Typha latifolia* L. (Рогоз широколистный) относится к семейству однодольных растений, рогозовые (TYPHACEAE), которое включает один род – рогоз (*Typha*), в котором насчитывается 15 видов, распространенных повсеместно. Представители этого семейства представляют собой многолетние, довольно крупные прибрежно-водные или болотные многолетние травы с линейными листьями и длинными, горизонтально ползучими корневищами. Гигрофиты с хорошо развитой аэренхимой. Корни двоякого рода: одни, тонкие и сильно разветвленные, находятся в воде, другие, более толстые, – в грунте. Цветки однополые в цилиндрических соцветиях, верхние – тычиночные, нижние – пестичные. Опыляются ветром. Плод орешковидный, снабженный волосковидными придатками для распространения ветром. *T. latifolia* – широко распространенный вид, произрастающий по берегам водоёмов и на болотах. Интенсивно размножается корневищами, что приводит к довольно быстрому зарастанию водоёмов [14].

*Ceratophyllum demersum* L. (Роголистник погруженный) многолетнее бескорневое растение, свободно плавающее в воде. Листья темно-зеленые, жесткие, мутовчатые. Растения однодомные, цветки однополые, с простым околоцветником, расположены в пазухах листьев по одному. Цветение и опыление происходит под водой. Плоды образуются редко. Обитает в медленно текущих водоемах, старицах, озерах, в заводях рек. Отмечен на глубине до 6 м, однако может встречаться и на большей глубине. Однородное семейство роголистниковые (CERTOPHYLLACEAE) – пресноводные растения с почти космополитным распространением. Для территории бывшего СССР отмечается 7 видов, один из которых встречается в Байкале [15, 16].

*Veronica anagallis-aquatica* L. (Вероника ключевая) относится к двудольным растениям, сем. подорожниковые (PLANTAGINACEAE) [17]. *Veronica* – крупнейший род этого семейства, включающий около 200 видов, распространенных по всему земному шару, но главным образом в Средиземноморской области [18, 19]. Ранее этот род относили к семейству норичниковые. *V. anagallis-aquatica* – широко распространенный многолетний, реже однолетний полиморфный вид с довольно широкой экологической амплитудой. Распространение вида охватывает большую часть земного шара за исключением приполярных районов, Австралии и Океании. Произрастает по берегам рек и водоемов, на галечниках, часто в самой воде, в горах чаще в нижнем и среднем поясах [19]. В работе была использована водная форма *V. anagallis-aquatica*. По нашим наблюдениям, несмотря на широкую экологическую амплитуду, данный вид обладает низкой конкурентной способностью, произрастает на более или менее свободных от других растений-конкурентов на сырых участках по берегам водоемов, при задернении корневищными злаками и осоками быстро вытесняется конкурентами. У самой кромки водоема растения, будучи полупогруженными, меняют форму. На части стебля, погруженной в воду, начинается обильное симподальное ветвление в узлах. Полностью погруженные в воду растения еще сильнее отличаются от наземной или земноводной формы, междоузлия сильно укорочены, листья становятся более тонкими и крупными, почти цельнокрайными, цветение и плодоношение у полностью погруженных в воду растений нами не отмечены. Высокая морфологическая пластичность вида, вероятно, является причиной описания разных экоформ вида в качестве самостоятельных таксонов. Так, во «Флоре СССР» в качестве самостоятельных видов приводятся *V. anagallidiformis* Boreau и *V. anagalloides* Guss. [20]. А. Г. Еленевский (1981), на наш взгляд, совершенно справедливо включает *V. anagallidiformis* в синонимы *V. anagallis-aquatica*, а *V. anagalloide*, следуя Ж. Руи (G.Rouy), переводит в ранг подвида – *V. anagallis-aquatica* subsp. *anagalloides* (Guss.) Rouy.

Растения собирались в водоемах, находящихся в непосредственной близости от реки Ангары, в верхнем её течении, стандартными методами гидробиологии в октябре 2018 г., средняя температура воды при вылове составляла 8 °С. Растения видов *T. latifolia* и *C. demersum* были собраны в озере на острове Конный (Иркутск, на реке Ангара). Растения вида *V. anagallis-aquatica* собирались в речке Демьяновка (впадает в реку Кая, Иркутск). После вылова растения промывали проточной водой для избавления от эпифитов и содержали 7 дней в аквариумах при постоянной аэрации и замене ½ объема воды каждые 2–4 дня. Для содержания растений использовали воду из соответствующих водоемов. Воду после отстаивания и фильтрации охлаждали до 8 °С. Температура содержания в лабораторных условиях составляла 8–10 °С, фотопериод – 16 ч. Источником света служили флуоресцентные фитолампы Sylvania F18W/GRO (Германия) с максимумами в красной и синей областях спектра (отношение интенсивности излучения красных лучей к интенсивности излучения синих – 1.42). Интенсивность освещения 1000 лк.

После содержания растений в лабораторных (стабильных) условиях из усреднённой пробы биомассы, состоящей из нескольких побегов массой 1 г, экстрагировали липиды по методу [21]. Метилловые эфиры жирных кислот (МЭЖК) получали по методу, предложенному в работе [22]. Подробно методика экстрагирования липидов и получения МЭЖК описана в нашей более ранней работе [13]. Кратко, липиды экстрагировали смесью хлороформ – метанол (2 : 1), хлороформ из липидного экстракта удаляли под вакуумом с помощью роторного испарителя ИР-1ЛТ, Labtex (Россия). Метилловые эфиры жирных кислот получали перэтерификацией в 0.5% растворе H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> в метаноле. Дополнительную очистку МЭЖК проводили методом ТСХ на алюминиевых пластинках с силикагелем Sorbfil ПТСХ-АФ-В (Россия) в камере с бензолом. Анализ МЭЖК проводили методом газожидкостной хроматографии с использованием хромато-масс-спектрометра 5973N/6890N MSD/DS Agilent Technologies (США). Идентификацию МЭЖК проводили с помощью расчета эквивалентной длины алифатической цепи (ECL). Кроме того, использовали библиотеку масс-спектров NIST 08. Относительное содержание жирных кислот определяли в весовых процентах от общего их содержания в исследуемом образце. Для оценки ненасыщенности жирных кислот рассчитывали индекс двойной связи

(ИДС) как сумму произведений весовых процентов каждой ненасыщенной кислоты на число двойных связей в ее молекуле, деленную на 100, согласно методу, предложенному Lyons с соавторами [23].

Данные представлены в таблице как средние арифметические значения и их стандартные отклонения из 3 независимых измерений (в случае *V. anagallis-aquatica*  $n = 4$ ). Статистическую значимость различий в группах попарно оценивали с помощью критерия Вилкоксона-Манна-Уитни [24].

### Результаты и обсуждение

Проведенный анализ состава высших карбоновых кислот показал, что исследованные виды высших водных растений имеют качественные отличия по составу жирных кислот (табл.). Всего было идентифицировано 15 индивидуальных молекул с длиной углеродных цепей от 14 до 22 атомов, из них 13 было выявлено у *T. latifolia* и по 14 соединений у *C. demérsun* и *V. anagallis-aquatica*. Большинство ЖК водных растений имели линейные алифатические цепи, и лишь одна кислота, обнаруженная у *V. anagallis-aquatica*, имела разветвленную структуру – антеизо-гептадекановая (*anteiso*-C<sub>17:0</sub>). До 98% от всех обнаруженных ЖК приходилось на кислоты C<sub>16</sub> и C<sub>18</sub> ряда. Известно, что именно эти карбоновые кислоты являются основными структурными компонентами мембранных липидов у большинства эукариот [25–27].

Как известно, неразветвленные жирные кислоты с четным числом атомов углерода наиболее распространены в природе, в то время как ЖК с нечетным числом углеродных атомов встречаются значительно реже, часто даже в количествах, близких следовым. Установлено, что синтез ЖК с нечетным числом атомов идет через пропионил-КоА [26–28]. Суммарное содержание жирных кислот с нечетным числом атомов снижалось в ряду *T. latifolia*, *C. demérsun*, *V. anagallis-aquatica* от 0.48; 0.44 и до 0.30%. Данные кислоты были представлены пентадециловой (C<sub>15:0</sub>), маргариновой (C<sub>17:0</sub>) и разветвленной антеизо-гептадекановой кислотой (*anteiso*-C<sub>17:0</sub>), которая была обнаружена только у *V. anagallis-aquatica* в количестве 0.13%. Содержание пентадециловой кислоты (C<sub>15:0</sub>) составляло у *T. latifolia* 0.52%, у *V. anagallis-aquatica* – 0.15%, что достоверно не отличалось от 0.14% у *C. demérsun*. Маргариновая кислота (C<sub>17:0</sub>) присутствовала в статистически значимо меньших количествах у *V. anagallis-aquatica* (0.15%) по сравнению с 0.26% у *T. latifolia* и 0.30% у *C. demérsun*. Наличие у водной формы *V. anagallis-aquatica* разветвленной кислоты *anteiso*-C<sub>17:0</sub>, вероятно, является результатом взаимодействия с каким-либо прокариотическим организмом, поскольку разветвленные ЖК, как правило, не характерны для высших растений, однако широко распространены у бактерий и прокариотических водорослей [3, 29, 30]. Количество жирных кислот с нечетным числом атомов углерода, синтез которых начинается с пропионил-КоА, у большинства систематических групп высших растений, как правило, незначительное или близкое следовым [26, 28]. Биологическая роль данных соединений у высших водных растений до конца не ясна.

Содержание насыщенных жирных кислот у исследованных растений в сумме составило для *T. latifolia* 54%, для *C. demérsun* – 57%, для *V. anagallis-aquatica* – 49%. Стоит отметить, что в ранее проведенных нами исследованиях состава ЖК у высших водных растений (*Myriophyllum spicatum* L., *Eloдея canadensis* Michx., *Potamogeton crispus* L.) значительно преобладали ненасыщенные ЖК [13]. В работах других исследователей также отмечается значительное преобладание ненасыщенных ЖК в составе липидов водных высших растений [31, 32]. Накопление насыщенных ЖК у исследованных видов, вероятно, связано с тем, что сбор растений проводился в период, когда *T. latifolia* и *C. demérsun* находились на стадии завершения активной вегетации перед входом в состояние покоя, характеризующееся снижением количества фотосинтезирующих мембран, одним из основных компонентов липидов которых является  $\alpha$ -линоленовая кислота [25]. Так, растения *C. demérsun* уже начали переходить в состояние турпонов, растения же *V. anagallis-aquatica*, наоборот, выглядели активно вегетирующими и имели ярко-зеленую насыщенную окраску.

В составе насыщенных ЖК присутствовали миристиновая (C<sub>14:0</sub>), пентадециловая (C<sub>15:0</sub>), пальмитиновая (C<sub>16:0</sub>), стеариновая (C<sub>18:0</sub>), арахидиновая (C<sub>20:0</sub>) и бегеновая (C<sub>22:0</sub>) кислоты. Содержание миристиновой кислоты (C<sub>14:0</sub>) у *V. anagallis-aquatica* было 0,86%, что значимо выше, чем у *T. latifolia* – 0.51% и у *C. demérsun* – 0.50%. Миристиновая кислота является субстратом биосинтеза пальмитиновой кислоты – ключевой кислоты в метаболизме ацилсодержащих липидов. Для большинства организмов вообще и растений, в частности, характерно значительное содержание пяти жирных кислот: пальмитиновой (C<sub>16:0</sub>), стеариновой (C<sub>18:0</sub>), олеиновой (C<sub>18:1</sub>  $\omega$ 9), линолевой (C<sub>18:2</sub>  $\omega$ 6) и  $\alpha$ -линоленовой (C<sub>18:3</sub>  $\omega$ 3). Они составляют основу мембранных липидов большинства клеток значительной части эукариот [2–4, 29, 30, 33]. Если рассматривать метаболизм жирных кислот и липидов как «динамическую сеть» на основании имеющихся в научной литературе сведений, то данную цепочку последовательного перехода C<sub>16:0</sub>  $\rightarrow$  C<sub>18:0</sub>  $\rightarrow$  C<sub>18:1</sub>  $\omega$ 9  $\rightarrow$  C<sub>18:2</sub>  $\omega$ 6  $\rightarrow$  C<sub>18:3</sub>  $\omega$ 3, по нашему

мнению, можно считать основной цепью реакции в общей метаболической сети жирных кислот и липидов у растений. Так, у исследованных видов более 98% от всех жирных кислот приходилось на пальмитиновую, стеариновую, олеиновую, линолевую и  $\alpha$ -линоленовую. Учитывая свойства данных кислот, обусловленные их строением, – длиной цепи, положением и количеством двойных связей, которые обеспечивают текучесть мембран, можно предположить, что растение, регулируя скорость метаболизма той или иной жирной кислоты, быстро адаптируется к изменяющимся условиям среды.

Одной из основных насыщенных кислот у изученных видов являлась пальмитиновая, у *V. anagallis-aquatica* ее содержание составило 28.4%, что статистически значимо меньше, чем у *T. latifolia* (31.7%) и *C. demersum* (31.4%). Данная кислота доминирует в общем составе жирных кислот у многих видов эукариот, поскольку она является одной из главных кислот в метаболизме жирных кислот [2–4, 29, 30, 33]. Также в значительном количестве у исследованных видов содержалась другая ключевая насыщенная кислота – стеариновая. Больше всего ее содержалось в тканях *C. demersum* – 23.24%, что было значимо больше, по сравнению с 20.3% у *T. latifolia* и 18.25% у *V. anagallis-aquatica*. Анализируя состав данных жирных кислот, пальмитиновую и стеариновую кислоты можно рассматривать как субстрат и продукт первой реакции «метаболической цепочки  $C_{16:0} \rightarrow C_{18:3 \omega 3}$ », в ходе которой система элонгации жирных кислот удлиняет 16-углеродную цепь пальмитоил-КоА на два атома углерода, образуя стеариол-КоА [25, 33]. Кроме того, судя по набору насыщенных жирных кислот, исследованные растения в период их сбора (октябрь), вероятно, находились в стадии перехода к физиологическому покою, что наименее выражено для *V. anagallis-aquatica*. По-видимому, в условиях перехода растений в состояние физиологического покоя потребность в активном строительстве фотосинтетических мембран и синтезе компонентов, из которых они состоят, снижается.

Содержание другой насыщенной кислоты – арахидиновой ( $C_{20:0}$ ) было значимо больше у *C. demersum* (0.65%), по сравнению с двумя другими видами, у которых ее было 0.45%. Кислотой с самой длинной алифатической цепочкой явилась бегеновая ( $C_{22:0}$ ), наибольшее ее содержание отмечалось у *V. anagallis-aquatica* (0.9%), что значимо выше, чем 0.69% у *C. demersum* и 0.57% у *T. latifolia* (табл.).

Что касается наличия ненасыщенных ЖК в составе липидов, то у исследованных видов растений они представлены кислотами  $C_{16}$  и  $C_{18}$  ряда, при этом преобладали кислоты с 18 атомами углерода. Среди кислот с 16 углеродными атомами было обнаружено три изомера пальмитолеиновой кислоты ( $C_{16:1}$ ):  $C_{16:1 \omega 7}$ ,  $C_{16:1 \omega 9}$  и  $C_{16:1 \omega 5}$ , при этом основной изомер  $C_{16:1 \omega 7}$  в тканях *T. latifolia* отсутствовал (табл.).

Относительный состав (% весовой) жирных кислот в тканях прибрежно-водного *Typha latifolia*, погруженного *Ceratophyllum demersum* и водной формы *Veronica anagallis-aquatica*

Формула Тривиальное / систематическое название	<i>Typha latifolia</i>	<i>Ceratophyllum demersum</i>	<i>Veronica anagallis-aquatica</i>	Статистически значимые отличия
$C_{14:0}$ Миристиновая / тетрадекановая	0.51±0.11	0.50±0.12	0.86±0.03	0 $\beta$ $\gamma$
$C_{15:0}$ Пентадециловая / пентадекановая	0.52±0.04	0.14±0.02	0.15±0.01	$\alpha$ 0 $\gamma$
$C_{16:0}$ Пальмитиновая / гексадекановая	31.7±1.43	31.40±1.18	28.40±1.11	0 $\beta$ $\gamma$
$C_{16:1 \omega 7}$ Пальмитолеиновая / <i>цис</i> -9-гексадеценная	–	0.83±0.20	0.35±0.03	– $\beta$ 0
$C_{16:1 \omega 9}$ <i>цис</i> -7-гексадеценная	0.47±0.16	0.22±0.04	0.35±0.05	$\alpha$ $\beta$ 0
$C_{16:1 \omega 5}$ <i>цис</i> -11-гексадеценная	0.26±0.04	0.87±0.01	0.27±0.03	$\alpha$ $\beta$ $\gamma$
$C_{17:0-anteiso}$ антеизо-гептадекановая	–	–	0.13±0.01	– – –
$C_{17:0}$ Маргарининовая / гептадекановая	0.26±0.03	0.30±0.03	0.15±0.01	0 $\beta$ $\gamma$
$C_{18:0}$ Стеариновая / октадекановая	20.3±0.73	23.24±0.72	18.25±1.62	$\alpha$ $\beta$ 0
$C_{18:1 \omega 9}$ Олеиновая / <i>цис</i> -9-октадеценная	3.40±0.06	2.42±0.50	0.92±0.10	$\alpha$ $\beta$ $\gamma$
$C_{18:1 \omega 7}$ <i>цис</i> -вакценовая / <i>цис</i> -11-октадекановая	0.26±0.04	0.28±0.01	–	0 – –
$C_{18:2 \omega 6}$ Линолевая / <i>цис,цис</i> -9,12-октадекадиеновая	19.8±0.56	16.84±0.34	12.58±0.90	$\alpha$ $\beta$ $\gamma$
$C_{18:3 \omega 3}$ $\alpha$ -Линоленовая / <i>цис,цис,цис</i> -9,12,15-октадекатриеновая	21.82±1.19	21.62±0.51	36.46±1.67	0 $\beta$ $\gamma$
$C_{20:0}$ Арахидиновая / эйкозановая	0.45±0.08	0.65±0.04	0.45±0.03	$\alpha$ $\beta$ 0
$C_{22:0}$ Бегеновая / докозановая	0.57±0.04	0.69±0.04	0.90±0.09	$\alpha$ $\beta$ $\gamma$
ИДС	1.09	1.02	1.36	

*Примечание.* В таблице приведены весовые проценты в виде среднеарифметических значений и их стандартных отклонений,  $n=3$ , для *V. anagallis-aquatica*  $n=4$ . Статистически значимые отличия при попарном сравнении обозначены:  $\alpha$  – для пары *T. latifolia* и *C. demersum*;  $\beta$  – для пары *V. anagallis-aquatica* и *C. demersum*;  $\gamma$  – для пары *T. latifolia* и *V. anagallis-aquatica*, 0 – различий не выявлено; при  $P \leq 0.05$ .

Высшие растения по содержанию ненасыщенных жирных кислот можно условно разделить на две биохимические группы –  $C_{16}$  и  $C_{18}$  растения. Ненасыщенные жирные кислоты, содержащие 18 атомов углерода, в природе встречаются чаще, они доминируют в составе липидов многих организмов [2–4, 25–27, 29, 30, 33]. Исследованные нами виды относятся к  $C_{18}$  растениям, в основу мембранных липидов их клеточных мембран входят преимущественно  $C_{18}$  жирные кислоты.

Среди кислот  $C_{18}$  ряда одной из важнейших жирных кислот, входящей в метаболическую цепочку последовательного синтеза  $\alpha$ -линоленовой кислоты, является олеиновая кислота ( $C_{18:1 \omega 9}$ ). Ее содержание составило у *T. latifolia* 3.40%; у *C. demersum* – 2.42% и у *V. anagallis-aquatica* – 0.92%, данные значения статистически отличались у исследованных видов. У двух видов растений в незначительных количествах был обнаружен изомер данной кислоты – *цис*-вакценовая кислота ( $C_{18:1 \omega 7}$ ): у *T. latifolia* 0.26% и у *C. demersum* 0.28%. Эта кислота в небольших количествах присутствует у высших растений многих систематических групп [25–27, 29, 30, 33]. Функциональная роль этой кислоты неизвестна. Она, вероятно, входит в состав клеточных мембран. Однако поскольку ее двойная связь сдвинута от ацильного конца молекулы жирной кислоты, то, возможно, она более защищена от окисления реактивными молекулами.

Содержание другой кислоты из метаболической цепи последовательного синтеза  $\alpha$ -линоленовой кислоты – линолевой ( $C_{18:2 \omega 6}$ ) достоверно уменьшалось в ряду *T. latifolia* (19.8%), *C. demersum* (16.84%), *V. anagallis-aquatica* (12.58%). Данная кислота, как известно, является непосредственным субстратом для синтеза  $\alpha$ -линоленовой кислоты и одной из самых распространенных в тканях растений.

Основной жирной кислотой, как показал анализ, у исследованных видов растений является  $\alpha$ -линоленовая кислота ( $C_{18:3 \omega 3}$ ). Ее содержание составляло 21.86; 21.62; 36.46% у *T. latifolia*, *C. demersum*, *V. anagallis-aquatica* соответственно, и достоверно отличалось у *V. anagallis-aquatica* от *T. latifolia* и *C. demersum*.  $\alpha$ -Линоленовая кислота широко распространена в растениях, значительное количество этой кислоты характерно для липидов мембран хлоропластов [25–27, 29, 30, 33].

Известно, что ненасыщенные жирные кислоты придают клеточным мембранам текучесть, необходимую для поддержания их структурного и функционального состояния. Текучесть клеточных мембран зависит от соотношения насыщенных жирных кислот с ненасыщенными и степени ненасыщенности последних. Поэтому следующим оцениваемым параметром явился индекс двойной связи (ИДС). По величине его значения виды располагались в следующем порядке: *T. latifolia* (1.09), *C. demersum* (1.02), *V. anagallis-aquatica* (1.36). Основной вклад в величину ИДС у *V. anagallis-aquatica* вносят более высокое содержание  $\alpha$ -линоленовой кислоты и низкое содержание пальмитиновой и стеариновой кислот. Поскольку у данного вида наблюдается смещение в сторону более активного накопления  $\alpha$ -линоленовой кислоты в динамической цепи последовательного её синтеза по сравнению с двумя другими исследованными растениями, то, по нашему мнению, это может свидетельствовать в пользу того, что *V. anagallis-aquatica* в водной форме продолжает активно формировать фотосинтетические мембраны для осуществления процесса фотосинтеза в водной среде, тем самым продлевая вегетационный период. Экологической особенностью данного вида растения является наличие двух форм водной и наземной, чаще *V. anagallis-aquatica* встречается в водной среде, в ручьях, речках, цветущие и плодоносящие растения обнаруживаются крайне редко по берегам водоёмов в самые тёплые летние месяцы. При снижении температуры воздуха растения завершают репродуктивный цикл и вытесняются прибрежными злаками и осоками. Сохраняются только полуводные и водные формы *V. anagallis-aquatica*, погруженные в водную среду, где продолжают расти вплоть до покрытия водоёмов льдом [19, 20].

## Выводы

Сравнительный анализ состава жирных кислот трех видов макрофитов водоёмов Байкальского региона выявил ряд статистически значимых отличий в составе жирных кислот тканей исследованных растений. Данные различия можно объяснить особенностями метаболизма у исследованных видов. Выбранные растения относятся к разным экологическим группам: прибрежно-водное растение (*T. latifolia*), полностью погруженное в воду (*C. demersum*) и водная форма наземного растения (*V. anagallis-aquatica*). Все три исследованных вида демонстрировали способность к поздней вегетации. Однако растения околоводного *T. latifolia* и погруженного в воду *C. demersum* характеризовались меньшим содержанием ненасыщенных жирных кислот

и низким показателем ИДС, что, вероятно, связано со снижением фотосинтетической активности и подготовкой растений к периоду покоя. Водная форма *V. anagallis-aquatica*, вероятно, является приспособлением наземной формы к поздней вегетации, сохранению вегетативных органов и накоплению пластических веществ. В составе жирных кислот водной формы *V. anagallis-aquatica* количество  $\alpha$ -линоленовой кислоты было статистически значимо больше, чем у двух других исследованных видов макрофитов. По показателю индекса ИДС *V. anagallis-aquatica* также значимо отличается от *T. latifolia* и *C. demersum*, у этого растения значение ИДС выше. Кроме того, обнаружено, что *V. anagallis-aquatica* содержит насыщенную кислоту ( $C_{17:0}$  anteiso) с нечетным числом атомов и разветвленной алькильной цепью, содержащей нечетное число атомов углерода, у двух других исследованных видов данная кислота не обнаружена.

Различия в составе жирных кислот объясняются особенностями метаболизма жирных кислот у каждого из исследованных видов макрофитов. Межвидовые различия в данном случае, проявляясь на морфологии растений, приводили к специфическим изменениям состава жирных кислот липидов.

Таким образом, жирнокислотный состав является специфической характеристикой индивидуальных организмов. Он отражает экологические особенности отдельных видов. Исследования жирнокислотного состава различных организмов, обитающих в экологически чистых районах, важны для эколого-биохимического мониторинга экологического состояния континентальных водоёмов.

*Работа выполнена с использованием оборудования ЦКП «Бионалитика» Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН (Иркутск).*

### Список литературы

1. Зитте П., Вайлер Э.В., Кадерайт Й.В., Брезински А., Кёрнер К. Ботаника: учебник для вузов: в 4 т. М., 2008. Т. 2. 496 с.
2. Нельсон Д., Кокс М. Основы биохимии Ленинджера: в 3 т. М., 2012. Т.1. 694 с.
3. Нельсон Д., Кокс М. Основы биохимии Ленинджера: в 3 т. М., 2014. Т. 2. 636 с.
4. Luckey M. Membrane structural biology. With biochemical and biophysical foundations. New York, 2014. 411 p. DOI: 10.1086/661169
5. Мелихова О.П., Сарapultцева Е.И., Евсеева Т.И., Глазер В.М., Гераськин С.А., Доронин Ю.К., Киташова А.А., Киташов А.В., Козлов Ю.П., Кондратьева И.А., Коссова Г.В., Котелевцев С.В., Маторин Д.Н., Остроумов С.А., Погосян С.И., Смурув А.В., Соловых Г.Н., Степанов А.Л., Тушмалова Н.А., Цаценко Л.В. Биологический контроль окружающей среды: биоиндикация и биотестирование: учебное пособие для студентов высших учебных заведений: 2-е изд. М., 2008. 288 с.
6. Садчиков А.П., Кудряшов М.А. Гидробиология: Прибрежно-водная растительность. М., 2005. 240 с.
7. Бреховских В.Ф., Казмирук В.Д., Вишневецкая Г.Н. Биота в процессах массопереноса в водных объектах. М., 2008. 315 с.
8. Матвеев В.И., Соловьёва В.В., Саксонов С.В. Экология водных растений: учебное пособие. Самара, 2005. 282 с.
9. Кокин К.А. Экология высших водных растений. М., 2012. 128 с.
10. Раткович Д.Я. Актуальные проблемы водообеспечения. М., 2003. 352 с.
11. Ижболдина Л.А. Атлас и определитель водорослей бентоса и перифитона озера Байкал (мейо- и макрофиты) с краткими очерками по их экологии. Новосибирск, 2007. 248 с.
12. Тахтеев В.В., Судакова Е.А., Матвеев А.Н., Егорова И.Н., Азовский М.Г., Аров И.В., Дубешко Л.Н., Евстигнеева Т.Д., Итигилова М.Ц., Кравцова Л.С., Лиштва А.В., Лопатовская О.Г., Окунёва Г.Л., Позазкова Г.И., Рожкова Н.А., Самусёнок В.П., Ситникова Т.Я., Шабурова Н.И., Шевелева Н.Г., Вокин А.И. Биота водоемов Байкальской рифтовой зоны. Иркутск, 2009. 231 с.
13. Кириченко К.А., Побежимова Т.П., Соколова Н.А., Столбикова А.В., Дударева Л.В., Войников В.К. Жирнокислотный состав общих липидов высших водных растений из реки Ангары // Химия растительного сырья. 2011. №2. С. 97–102.
14. Федченко Б.А. Сем. Рогозовые – Typhaceae J. St. Hil. // Флора СССР. Л., 1934. Т. 1. С. 209–216.
15. Кузенева О.И. Сем. Роголистниковые – Ceratophyllaceae A. Gray // Флора СССР. Л., 1937. Т. 7. С. 14–20.
16. Азовский М.Г., Чепинога В.В. Флора высших водных растений озера Байкал. Иркутск, 2007. 157 с.
17. The Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III // Botanical Journal of the Linnean Society. 2009. Vol. 161. Pp. 105–121. DOI: 10.1111/J.1095-8339.2009.00996.X.
18. Еленевский А.Г. Систематика и география вероник СССР и прилежащих стран. М., 1978. 259 с.
19. Еленевский А.Г. Род Вероника – *Veronica* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1981. Т. 5. С. 241–256.
20. Борисова А.Г. Род Вероника – *Veronica* // Флора СССР. М., Л., 1955. Т. 22. С. 329–500.
21. Bligh E.G., Dyer W.J. A rapid method of total lipid extraction and purification // Canad. J. Biochem. Physiol. 1959. Vol. 37. Pp. 911–919. DOI: 10.1139/O59-099.

22. Christie W.W. Preparation of ester derivatives of fatty acids for chromatographic analysis // *Advances in lipid methodology*. Dundee, 1993. Pp. 69–111.
23. Lyons J.M., Wheaton T.A., Pratt H.K. Relationship between the physical nature of mitochondrial membranes and chilling sensitivity in plant // *Plant Physiology*. 1964. Vol. 39. Pp. 262–268.
24. Гланц С. Медико-биологическая статистика. М., 1998. 459 с.
25. Хелдт Г.-В. Биохимия растений. М., 2011. 471 с.
26. Gunstone F.D. *Fatty Acid and Lipid Chemistry*. London, 1996. 252 p. DOI: 10.1007/978-1-4615-4131-8.
27. Napolitano G.E. Fatty acids astrophic and chemical markers in freshwater ecosystems // *Lipids in freshwater ecosystems*. New York, 1998. Pp. 21–25. DOI: 10.1007/978-1-4612-0547-0.
28. Jenkins B., West J.A., Koulman A. A Review of odd-chain fatty acid metabolism and the role of pentadecanoic acid (C15:0) and heptadecanoic acid (C17:0) in health and disease // *Molecules*. 2015. Vol. 20. Pp. 2425–2444. DOI: 10.3390/MOLECULES20022425.
29. Heath R.J., Jackowski S., Rock C.O. Fatty acid and phospholipid metabolism in prokaryotes // *Biochemistry of Lipids, Lipoproteins and Membranes (4th Edn.)*. Amsterdam, 2002. Pp. 55–92.
30. Schmid M.K., Ohlrogge J.B. Lipid metabolism in plants // *Biochemistry of Lipids, Lipoproteins and Membranes (4th Edn.)*. Amsterdam, 2002. Pp. 93–126.
31. Rozentsvet O.A., Dembitsky N.M., Zhuicova V.S. Lipids from macrophytes of the Middle Volga // *Phytochemistry*. 1995. Vol. 38. N5. Pp. 1209–1213. DOI: 10.1016/0031-9422(94)00728-C.
32. Розенцвет О.А., Козлов В.Г., Дембицкий В.М. Сравнительное изучение липидов четырёх доминирующих видов растений и водорослей реки Шульган // *Биохимия*. 1999. Т. 64, вып. 11. С. 1527–1535.
33. Гудвин Т., Мерсер Э. Введение в биохимию растений: в 2 т. М., 1986. Т. 1. 393 с.

Поступила в редакцию 11 февраля 2019 г.

Принята к публикации 26 мая 2019 г.

**Для цитирования:** Кириченко К.А., Побежимова Т.П., Казановский С.Г., Соколова Н.А., Кондратьева Е.С., Грабельных О.И., Войников В.К. Сравнительный анализ состава жирных кислот прибрежно-водного *Typha latifolia*, погруженного *Ceratophyllum demersum* и водной формы *Veronica anagallis-aquatica* водоемов Байкальского региона // *Химия растительного сырья*. 2019. №4. С. 119–128. DOI: 10.14258/jcrpm.2019045155.



Kirichenko K.A.<sup>1\*</sup>, Pobezhimova T.P.<sup>1</sup>, Kazanovsky S.G.<sup>1</sup>, Sokolova N.A.<sup>1</sup>, Kondrateva E.S.<sup>1,2</sup>, Grabelnykh O.I.<sup>1,2</sup>, Voinikov V.K.<sup>1</sup> COMPARATIVE ANALYSIS OF FATTY ACIDS COMPOSITION OF COASTAL-WATER *TYPHA LATIFOLIA*, SUBMERGED *CERATOPHYLLUM DEMERSUM* AND WATER FORM *VERONICA ANAGALLIS-AQUATICA* FROM WATER BODIES OF BAIKALIAN REGION

<sup>1</sup> Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS, ul. Lermontova, 132, Irkutsk, 664033 (Russia), e-mail: kouzma@mail.com

<sup>2</sup> Irkutsk State University, ul. Karla Marksa, 1, Irkutsk, 664003 (Russia)

The fatty acid comparative essay of high aquatic plants: *Typha latifolia* L., *Ceratophyllum demersum* L. and *Veronica anagallis-aquatica* L. from water bodies of Baikalian region was carried out. For the first time this biochemical parameter of water form *V. anagallis-aquatica* was compared with that of coastal-water *T. latifolia* and submerged *C. demersum*. The fifteen individual molecules of fatty acids with a chain length from 12 to 22 carbon atoms have been identified by the method of gas liquid chromatography – mass spectrometry. The fatty acid composition of investigated species was different. Among the fatty acids saturated and unsaturated molecules was found, the most distributed fatty acids was saturated palmitic (C<sub>16:0</sub>), steric (C<sub>18:0</sub>) and unsaturated linoleic (C<sub>18:2 ω6</sub>), α-linolenic (C<sub>18:3 ω3</sub>). In total, the C<sub>16</sub> and C<sub>18</sub> acids in studied species accounted for 98%. Differences in the composition of fatty acids of the studied species are discussed from the standpoint of the characteristics of fatty acid metabolism depending on the habitat of plants and are considered as one of the mechanisms of their adaptation to late vegetation. Studies of the fatty acid composition of aquatic organisms contribute to the overall strategy of plant adaptation to changing environmental conditions and are important for the ecological and biochemical monitoring of the ecological status of water bodies.

**Keywords:** high aquatic plants, *Typha latifolia* L., *Ceratophyllum demersum* L., *Veronica anagallis-aquatica* L., Baikalian region, fatty acid composition, adaptation to the late growing season.

## References

- Zitte P., Vayler E.V., Kaderayt Y.V., Brezinski A., Korner K. *Botanika. Uchebnik dlya vuzov : v 4 t.* [Botanika. Textbook for high schools: in 4 vols.]. Moscow, 2008, vol. 2, 496 p. (in Russ.).
- Nel'son D., Koks M. *Osnovy biokhīmii Lenindzhera: v 3 tomakh.* [The basics of biochemistry of Leninger: in 3 volumes]. Moscow, 2012, vol. 1. 694 p. (in Russ.).
- Nel'son D., Koks M. *Osnovy biokhīmii Lenindzhera: v 3 tomakh.* [The basics of biochemistry of Leninger: in 3 volumes]. Moscow, 2014, vol. 2. 636 p. (in Russ.).
- Luckey M. *Membrane structural biology. With biochemical and biophysical foundations*, New York, 2014, 411 p., DOI: 10.1086/661169
- Melikhova O.P., Sarapultseva Ye.I., Yevseyeva T.I., Glazer V.M., Geras'kin S.A., Doronin Yu.K., Kitashova A.A., Kitashov A.V., Kozlov Yu.P., Kondrat'yeva I.A., Kossova G.V., Kotelevtsev S.V., Matorin D.N., Ostroumov S.A., Pogosyan S.I., Smurov A.V., Solovykh G.N., Stepanov A.L., Tushmalova N.A., Tsatsenko L.V. *Biologicheskii kontrol' okruzhayushchey sredy: bioindikatsiya i biotestirovaniye: uchebnoye posobiye dlya studentov vysshikh uchebnykh zavedeniy: 2 izdaniye.* [Biological environmental control: bioindication and biotesting: a textbook for students of higher educational institutions: 2nd edition]. Moscow, 2008, 288 p. (in Russ.).
- Sadchikov A.P., Kudryashov M.A. *Gidrobotanika: Pribrezhno-vodnaya rastitel'nost'.* [Hydrobotany: Coastal-aquatic vegetation.]. Moscow, 2005, 240 p. (in Russ.).
- Brekhovskikh V.F., Kazmiruk V.D., Vishnevskaya G.N. *Biota v protsessakh massoperenosa v vodnykh ob'yektakh.* [Biota in the processes of mass transfer in water bodies]. Moscow, 2008, 315 p. (in Russ.).
- Matveyev V.I., Solov'yova V.V., Saksonov S.V. *Ekologiya vodnykh rasteniy: Uchebnoye posobiye.* [Ecology of Aquatic Plants: A Training Manual]. Samara, 2005, 282 p. (in Russ.).
- Kokin K.A. *Ekologiya vysshikh vodnykh rasteniy.* [Ecology of higher aquatic plants.]. Moscow, 2012, 128 p. (in Russ.).
- Ratkovich D.Ya. *Aktual'nyye problemy vodoobespecheniya.* [Actual problems of water supply]. Moscow, 2003, 352 p. (in Russ.).
- Izhboldina L.A. *Atlas i opredelitel' vodorosley bentosa i perifitona ozera Baykal (meyo- i makrofity) s kratkimi ocherkami po ikh ekologii.* [Atlas and determinant of algae benthos and periphyton of Lake Baikal (meio- and macrophytes) with short essays on their ecology]. Novosibirsk, 2007, 248 p. (in Russ.).
- Takhteyev V.V., Sudakova Ye.A., Matveyev A.N., Yegorova I.N., Azovskiy M.G., Arov I.V., Dubeshko L.N., Yevstigneyeva T.D., Itgilova M.Ts., Kravtsova L.S., Lishtva A.V., Lopatovskaya O.G., Okunova G.L., Pozazkova G.I., Rozhkova N.A., Samusonok V.P., Sitnikova T.Ya., Shaburova N.I., Sheveleva N.G., Vokin A.I. *Biota vodoyomov Baykal'skoy riftovoy zony.* [Biota of reservoirs of the Baikal rift zone]. Irkutsk, 2009, 231 p. (in Russ.).
- Kirichenko K.A., Pobezhimova T.P., Sokolova N.A., Stolbikova A.V., Dudareva L.V., Voinikov V.K. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2011, no. 2, pp. 97–102. (in Russ.).
- Fedchenko B.A. *Flora SSSR.* [Flora of the USSR]. Leningrad, 1934, vol. 1, pp. 209–216. (in Russ.).
- Kuzeneva O.I. *Flora SSSR.* [Flora of the USSR]. Leningrad, 1937, vol. 7, pp. 14–20. (in Russ.).
- Azovskiy M.G., Chepinoga V.V. *Flora vysshikh vodnykh rasteniy ozera Baykal.* [Flora of higher aquatic plants of Lake Baikal]. Irkutsk, 2007, 157 p. (in Russ.).
- The Angiosperm Phylogeny Group. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2009, vol. 161, pp. 105–121, DOI: 10.1111/J.1095-8339.2009.00996.X.

\* Corresponding author.

18. Yelenevskiy A.G. *Sistematika i geografiya veronik SSSR i prilezhashchikh stran*. [Systematics and geography of Veronics of the USSR and neighboring countries]. Moscow, 1978. 259 с. (in Russ.).
19. Yelenevskiy A.G. *Flora yevropeyskoy chasti SSSR*. [Flora of the European part of the USSR]. Leningrad, 1981, vol. 5, pp. 241–256. (in Russ.).
20. Borisova A.G. *Flora SSSR*. [Flora of the USSR]. Leningrad, Moscow, 1955, vol. 22, pp. 329–500. (in Russ.).
21. Bligh E.G., Dyer W.J. *Canad. J. Biochem. Physiol.*, 1959, vol. 37, pp. 911–919, DOI: 10.1139/O59-099.
22. Christie W.W. *Advances in lipid methodology*, Dundee, 1993, pp. 69–111.
23. Lyons J.M., Wheaton T.A., Pratt H.K. *Plant Physiology*, 1964, vol. 39, pp. 262–268.
24. Glants S. *Mediko-biologicheskaya statistika*. [Biomedical statistics]. Moscow, 1998, 459 p. (in Russ.).
25. Kheldt G.-V. *Biokhimiya rasteniy*. [Plant biochemistry]. Moscow, 2011, 471 p. (in Russ.).
26. Gunstone F.D. *Fatty Acid and Lipid Chemistry*, London, 1996, 252 p., DOI: 10.1007/978-1-4615-4131-8.
27. Napolitano G.E. *Lipids in freshwater ecosystems*, New York, 1998, pp. 21–25, DOI: 10.1007/978-1-4612-0547-0.
28. Jenkins B., West J.A., Koulman A. *Molecules*, 2015, vol. 20, pp. 2425–2444, DOI: 10.3390/MOLECULES20022425.
29. Heath R.J., Jackowski S., Rock C.O. *Biochemistry of Lipids, Lipoproteins and Membranes (4th Edn.)*, Amsterdam, 2002, pp. 55–92.
30. Schmid M.K., Ohlrogge J.B. *Biochemistry of Lipids, Lipoproteins and Membranes (4th Edn.)*, Amsterdam, 2002, pp. 93–126.
31. Rozentsvet O.A., Dembitsky N.M., Zhuicova V.S. *Phytochemistry*, 1995, vol. 38, no. 5, pp. 1209–1213, DOI: 10.1016/0031-9422(94)00728-C.
32. Rozentsvet O.A., Kozlov V.G., Dembitskiy V.M. *Biokhimiya*, 1999, vol. 64, no. 11, pp. 1527–1535. (in Russ.).
33. Gudvin T., Merser E. *Vvedeniye v biokhimiyu rasteniy: v 2 tomakh*. [Introduction to plant biochemistry: in 2 volumes]. Moscow, 1986, vol. 1, 393 p. (in Russ.).

Received February 11, 2019

Accepted May 26, 2019

**For citing:** Kirichenko K.A., Pobezhimova T.P., Kazanovsky S.G., Sokolova N.A., Kondrateva E.S., Grabelnykh O.I., Voinikov V.K. *Khimiya Rastitel'nogo Syr'ya*, 2019, no. 4, pp. 119–128. (in Russ.). DOI: 10.14258/jcpr.2019045155.