

УДК 581.522:635.94

ХЕМОСИСТЕМАТИКА: ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ И ОСОБЕННОСТИ

О.А. Сорокопудова, В.И. Дейнека, В.Н. Сорокопудов
г. Белгород

Хемосистематика. Хемосистемагика (хемотаксономия, биохимическая систематика) рассматривает распространение в растительном мире тех или иных химических соединений в таксономическом и филогенетическом аспектах [1]. Эрдман [2] определил хемосистематику как исследование распространения химических соединений или групп биосинтетически родственных соединений в ряде родственных или предположительно родственных растений. По Семихову [3] к хемосистематике можно отнести использование сведений о химическом составе и свойствах продуктов трансляции и обмена веществ в исследованиях по систематике и эволюции.

С развитием химии природных соединений было показано, что фитохимический состав может быть использован для характеристики, описания и классификации растений. Анализ корреляции между традиционным морфологическим и химическим методом разделения растений по семействам и родам был инициирован довольно давно – в 1699 г. [4]. Однако особый интерес к этому направлению возник в более поздние времена. И связано это с разработкой быстрых и надежных методов аналитического контроля и создания соответствующих приборов.

Ни одна из частных наук, на которые опирается систематика, не дала такого прироста таксономически значимой информации, как биохимия, химия и молекулярная биология растений. Там, где невозможна классификация по морфологическим различиям, химический состав может оказаться решающим. К настоящему времени химический состав использован для пересмотра классификации значительного числа растений. Например, ряд таксономически сложных семейств был успешно классифицирован на основе вторичных метаболитов. Семейство *Bonnetiaceae*, которое содержит два рода *Bonnetia* and *Archytaeae*, как оказалось, лучше связано с *Guttiferae*, чем с *Theaeceae*, о чем свидетельствует исследование таксонов [5]. По присутствию глюкизинолатов [5] семейство *Bretschneideraceae* должно быть отнесено к порядку *Capparales*, а не *Sapindales*. По распределению индольных и карбазольных алкалоидов, а также 8-пренилкумаринов и монотерпенов, доминирующих в эссенциальных маслах, была подтверждена справедливость разделения рода *Murraya* (*Rutaceae*) на два подрода.

Следовательно, смысл хемосистематики состоит не в том, чтобы заменить одни подходы другими, а в том, чтобы при интерпретации результатов, получаемых различными методами, использовать данные из различных отраслей знаний, т.е. хемосистематика – составная часть интегрированного подхода в современной науке.

В настоящее время три широкие категории химических компонентов обычно используются для целей систематизации. Это – первичные и вторичные метаболиты, не включаемые в основные клеточные метаболиты, а также семантиды – несущие информацию молекулы, – такие как ДНК (первичные), РНК (вторичные) и белки (третичные). Впрочем, часто используется другая классификация, в которой первичные и вторичные метаболиты рассматриваются как микромолекулы, а семантоиды вместе с полисахаридами – как макромолекулы.

Таким образом, в хемосистематике, получившей в последнее время признание во всем мире, используются как микро-, так и макромолекулы, хотя в узком понимании хемосистематики ограничиваются микромолекулами, как первичными, так и вторичными метаболитами.

Однако и при использовании химических признаков возникают типичные таксономические проблемы. Значительные трудности могут вызвать явления конвергенции и дивергенции. Относительно небольшие изменения, вызванные мутациями, могут давать большие различия в продукции вторичных метаболитов, особенно если они происходят на ранней стадии биосинтеза. Возникает «химическая дивергенция» [2]. Все более обстоятельная инвентаризация растительного царства приводит к тому, что вновь находят одни и те же вещества в группах растений, очень удаленных с точки зрения систематики [6]. Уже ясно, например, что явления конвергенции и, в особенности, параллельного развития имеют место и в области химического состава растений [7]. Вездесущий параллелизм, который спутывает все наши попытки сделать естественную классификацию покрытосеменных, простирается как на химические, так и на морфологические признаки. Это не означает, что химические признаки должны быть отброшены, а означает только то, что к ним надо отнестись с той же подозрительностью, что и к морфологическим [1].

Микромолекулы в хемосистематике. Харборн [9, 10] подразделял низкомолекулярные соединения на три класса в соответствии с их биогенетическим происхождением: 1) небелковые аминокислоты, цианогенные соединения, алкалоиды – дериваты аминокислот; 2) терпеноиды, включая компоненты эфирных масел, смоляные кислоты, сапонины, иридоиды, сердечные гликозиды, фитостерины, каротиноиды; 3) фенольные соединения.

Явление изменчивости – неотъемлемое свойство всех живых организмов – определяет основные требования к сбору образцов и интерпретации данных о любых аспектах биологического разнообразия и, в частности, разнообразия химического состава растений. При проведении скрининга растений на содержание продуктов вторичного метаболизма наблюдаемая изменчивость химического состава растений может быть обусловлена следующими причинами: возрастные различия между изученными органами и организмами; условия окружающей среды, преобладающие в районе, в котором были отобраны образцы; генетические различия между изучаемыми особями и популяциями; несогласованность методик сбора образцов и методов их экстракции и анализа.

Многочисленные исследования показывают, что вторичные метаболиты различных групп находятся внутри растения в динамическом состоянии. Содержание их меняется от органа к органу в ходе онтогенеза и поэтому, с одной стороны, при проведении скрининга желателен сбор как можно больше образцов разных частей растений на разных фазах развития, а с другой – при интерпретации полученных данных необходимо сравнивать данные о содержании изучаемого соединения в сходных частях растений, отобранных на одной и той же фазе развития. Таким образом, данные о динамике содержания вторичных метаболитов представляют непосредственный интерес при проведении хемотаксономических исследований.

Термин «алкалоиды» объединяет большую группу вторичных метаболитов растений, которые имеют основную природу, содержат один или более атомов азота обычно в сочетании или в составе гетероциклов [14-18]. Отсутствие строгих границ, отделяющих эти соединения от всех остальных азотсодержащих органических соединений, обуславливает их большое структурное многообразие. К настоящему времени известно более 6000 различных алкалоидов и число их непрерывно увеличивается. При изучении распространения алкалоидов среди растений необходимо учитывать, что многие алкалоиды не связаны между собой биогенетически. Поэтому корректным будет сравнительный анализ способности растений к накоплению только биогенетически связанных алкалоидов. Поиск связи распространения алкалоидов с филогенетической классификацией растений осложняется еще и тем, что пути биосинтеза сходных по

структуре алкалоидов могут быть различны. В целом, алкалоиды имеют характер распространения, сходный с другими классами вторичных метаболитов растений. Биогенетически связанные алкалоиды (имеющие структурное сходство) встречаются в группах филогенетически близких растений. Как правило, филогенетические связи между продуцентами алкалоидов обнаруживаются на уровне рода. Однако существующие данные позволяют предположить обнаружение таких связей и на уровне таксонов более высокого ранга: подсемейств и триб. Для отдельных групп алкалоидов показана связь распространения с филогенетической классификацией цветковых растений на уровне порядков [18].

Алкалоиды успешно применяются в хемосистематических исследованиях в качестве маркеров [11-13]. Так как алкалоидсодержащие таксоны располагаются в любой системе растений неравномерно, спорадически, следует учитывать не распределение алкалоидов вообще, а лишь соединений одной биогенетической группы.

Терпеноиды – обширный и широко распространенный в растениях класс химических соединений, в основе биосинтеза которых лежит конденсация изопреновых элементов. В хемотаксономическом аспекте терпеноиды успешно изучали в различных регионах мира. На примере растений рода *Mentha* [18] показано влияние внешних условий на накопление терпеноидов. Периодический анализ суммарного содержания монотерпенов в сходных частях растений, находящихся в сходных фазах развития, но произрастающих в разных условиях (таких как разное соотношение продолжительности теплого дня и холодной ночи), показал значительные различия в количественном содержании этих соединений. Авторы пришли к выводу, что монотерпены и сесквитерпены активно участвуют в метаболизме растения и не являются (как это однажды было предложено) инертными конечными продуктами биосинтеза.

На примере растений рода *Mentha* было показано также, что биосинтез терпеноидов находится под контролем относительно простой генетической системы [18]: доминантная аллель гена *Lm* блокирует модификацию лимонена в дальнейшие продукты биосинтеза, такие как: ментон, ментол и метилацетат – соединения, обычно накапливаемые растениями рода *Mentha*, у которых данный ген находится в рецессивном состоянии. Кроме того, в *M. citrata* был обнаружен ген *I*, доминантная аллель которого блокирует биосинтез терпеноидов на еще более ранних стадиях, чем ген *Lm*, что приводит к накоплению предшественника лимонена – линалина и его ацетатов. Таким образом, один ген может препятствовать накоплению целого спектра соединений одного класса.

Относительно методов анализа растительного материала следует отметить важность унифицирования методик экстракции и анализа, что необходимо для предупреждения искусственного привнесения разнообразия в наблюдаемую картину. Так, например, при исследовании клинальной изменчивости *Juniperus virginiana* было обнаружено значительное различие в количественном содержании терпеноидов между образцами, отобранными в течение первого и второго года исследования. Поскольку анализ терпеноидов выполнялся в одной и той же лаборатории на одном и том же хроматографе и при использовании одной колонки, исследователи первоначально пришли к выводу, что такое различие в содержании было обусловлено разницей в климатических условиях между двумя годами. Однако тщательное изучение всех возможных причин наблюдаемого явления показало, что различия были обусловлены небольшим изменением скорости движения газа через колонку на втором году исследования [18].

Фенольные соединения – вещества «вторичного обмена» (классификация, распространение, биогенез, функции в растениях). Фенольные соединения представляют собой одну из важнейших и разнообразных групп природных веществ, широко распространенных в растительном мире. Будучи обязательными компонентами растений, фенольные соединения относятся к веществам «вторичного обмена», или «вторичным метаболитам», и к настоящему времени их насчитывают многие тысячи.

Первичные продукты фотосинтеза и простейшие вещества первичных процессов метаболизма образуют изначальный материал для специфических, генетически контролируемых, ферментативно катализируемых реакций, которые приводят к сложным соединениям вторичного метаболизма в растениях [19].

Однако деление веществ на первичные и вторичные достаточно условно, четкую линию между первичным и вторичным метаболизмом и, следовательно, между первичными и вторичными веществами во многих случаях провести очень трудно или даже невозможно [20, 21]. Критерии, позволяющие отнести то или иное вещество или группу веществ сходного строения к веществам первичного или вторичного метаболизма, постоянно пересматриваются, особенно в связи с той ролью, которую эти соединения играют в жизни растений. Термин «вторичные» не означает малозначимые, незначительные. По мнению М. Лукнера [22], ко вторичным веществам следует отнести те, которые образуются на метаболических путях, «свойственных лишь немногим видам или даже только одной химической расе». Позднее М. Лукнер вернулся к этому вопросу и среди характерных особенностей вторичных веществ отметил следующие: разнообразие химического строения, ограниченность распространения, связь вторичных веществ с дифференциацией клеток и тканей. Он сделал очень важное заключение, что вторичные вещества не играют роли для жизни синтезирующей их клетки, но важны для продуцирующего их организма как целого.

Среди фенольных соединений можно обнаружить как типично вторичные вещества, являющиеся, видимо, конечными продуктами метаболизма (лигнины, конденсированные дубильные вещества и пр.), так и такие, которые, несомненно, должны быть причислены к веществам первичного метаболизма хотя бы уже по своей значимости и обязательности распространения (*n*-оксибензойная, гентизиновая, оксикоричные кислоты) [22].

Флавоноиды в хемосистематике. В хемотаксономических исследованиях флавоноиды без преувеличения можно назвать излюбленным объектом [1, 8]. В научной литературе описаны многочисленные примеры таких исследований. Харборн [9] рассматривал флавоноиды как наиболее полезный для систематики класс вторичных метаболитов.

Преимущественное использование флавоноидов как таксономических маркеров по сравнению с другими веществами низкого молекулярного веса, такими как терпеноиды, алкалоиды и пр., объясняется рядом причин: универсальным распространением в сосудистых растениях; значительным структурным разнообразием; химической устойчивостью; возможностью достаточно легкой и быстрой идентификации. Флавоноиды встречаются в цветковых (*Angiospermae*), голосеменных (*Gymnospermae*) и семенных (*Pteridospermae*) растениях, являясь универсальными, не ограниченными узким набором растений таксономическими маркерами. Немаловажно также и то, что флавоноиды относятся, вероятно, к наиболее стабильным метаболитам растений, что позволяет проводить исследования без использования специальных условий. В сочетании с многообразием растительного мира фенольные соединения представляют собой чрезвычайно сложную картину взаимосвязи «химическое вещество – растительный объект», требующую системного подхода.

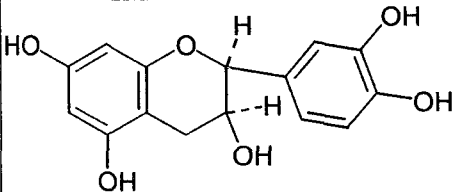
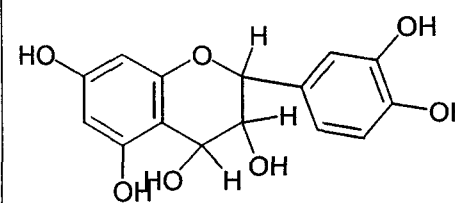
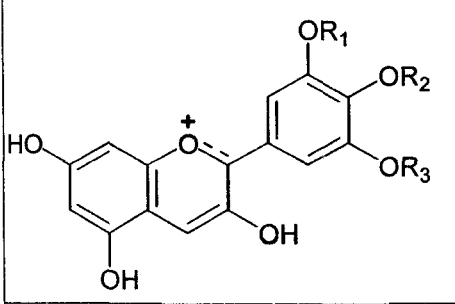
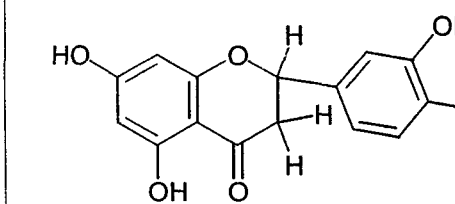
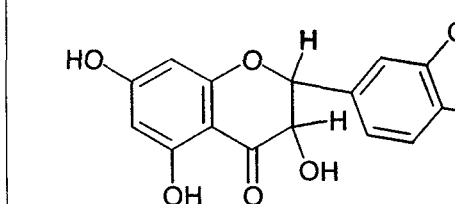
Один из крупных специалистов в области изучения фенольных соединений Е. Вате-Смит [23, 24] считал, что именно фенольные соединения и, особенно, флавоноиды являются ценными таксономическими маркерами. Если вслед за их образованием они включаются в некоторые нормальные физиологические процессы, последние, должно быть, происходят в относительно низкой степени.

Флавоноиды отличаются значительной структурной вариацией, они разделяются на большое число подклассов по строению основного скелета (табл. 1.1). Различия внутри подклассов состоят в степени (и положении) гидроксирования (и метоксилирования) основной структуры. Кроме того, способность указанных основ по гидро-

кисильным группам образовывать гликозиды с различными мономерными, димерными, тримерными и т.д. углеводами позволяет расширить возможный перечень микромолекулярных таксонов до значительного количества. А если учесть возможность ацилирования этих веществ различными кислотами, включая фенольные, которые с углеводными радикалами также являются микромолекулярными таксонами, и возможность синтеза С-гликозидов, то понятно, что спектр веществ может служить своего рода «отпечатками пальцев» для родов и семейств растений.

Таблица 1.1

Классификация некоторых флавоноидов

	КАТЕХИНЫ (флаван-3-олы)
	ЛЕЙКОАНТОЦИАНИДИНЫ или проантоцианидины (флаван-3,4-диола)
	АНТОЦИАНИДИНЫ (АНТОЦИАНЫ)
	ФЛАВАНОНЫ
	ФЛАВАНОН-3-ОЛЫ
Продукты дегидратации флаванон-3-олов	ФЛАВОНЫ
Отличаются от флавонолов наличием OH-группы в положении 3.	ФЛАВОНОЛЫ
Бензольное кольцо присоединено не в положение 2, а в положение 3.	ИЗОФЛАВОНОИДЫ

Первое серьезное исследование с использованием флавоноидов как таксономических маркеров в высших растениях было проведено в Швеции Н. Erdtman [2] по видам рода *Pinus*. Стокгольмская группа фитохимиков, использовав таксохимические маркеры,

показала значительное расхождение подродов *Haploxyton* и *Diploxyton*. Однако настоящий переворот во «флавоноидной хемотаксономии» произвел E. Bate-Smith в 1950-1960 годах, давший обзор распространения фенольных соединений в 1500 видах растений, представляющих почти половину семейств цветковых растений [2, 23 – 25]. Почти в то же время некоторые ученые за рубежом, используя новые методы исследования гликозилированных флавоноидов, показали их ценность как систематических маркеров на уровне семейств и родов [26 – 28]. Классические работы R. Alston по роду *Baptisia*, ставшему модельным объектом (нечто вроде «растительной дрозофилы») [29 – 31], были продолжены в ряде других работ.

Но всемирно признанным лидером исследований этого профиля стал J. Harborne, который опубликовал более 100 статей, разделов в коллективных монографиях, книг по флавоноидной хемотаксономии, из которых можно ясно представить перспективность этого направления ботанических исследований. Уже одна из первых публикаций [32] по таксономии семейства *Hesneriaceae* сразу привлекла внимание. Далее последовали многочисленные работы по исследованию флавоноидов на уровне семейств (*Umbelliferae*, *Ericaceae*, *Gramineae*, *Palmae*, *Polemoniaceae*, *Juncaceae*, *Primulaceae* и др.) и обзоры, в которых показана связь распространения флавоноидов с эволюцией покрытосеменных и роль флавоноидов в растениях [27, 33 – 35].

Исследование флавоноидного состава растений в хемотаксономических целях продолжает оставаться в центре внимания и в настоящее время. Можно выделить несколько работ, например, обзор по семейству гречишных [1], по пяти родам *Calyceraceae* [36], исследование флавоноидного состава растений семейства *Bignoniaceae* и их таксономического значения [37].

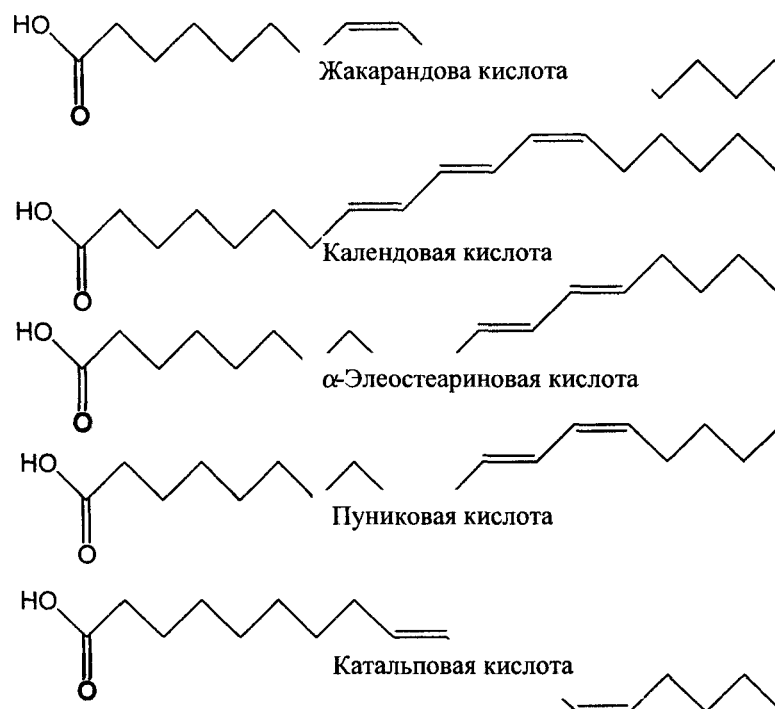
Изучение влияния условий произрастания на накопление растениями флавоноидов (как и других веществ) доказывает, что факторы внешней среды могут обуславливать значительные изменения в количественном содержании вторичных метаболитов. Так, изменения в составе флавоноидов в контролируемых условиях внешней среды были изучены на примере водного растения *Spirodela oligoriza* [19]. Растения выращивали в 52 вариантах сочетания внешних условий, таких как: интенсивность освещения, температура, состав и содержание питательных веществ и т.д., в 4-кратной повторности. Во всех изученных случаях наблюдали количественные изменения в содержании флавоноидов, однако качественный состав 15 флавоноидов, обнаруженных в данном растении, оставался неизменным. В связи с тем, что на накопление флавоноидов оказывают влияние факторы внешней среды, можно ожидать проявление эколого-географической изменчивости у видов, обладающих широким ареалом. Так, при изучении географической изменчивости состава флавоноидов *Polygonum aviculare*, насчитывающего более 30 компонентов, было показано, что восточно-азиатская популяция четко отличается от популяций, занимающих другие части ареала этого вида [38]. На основании анализа результатов большого числа подобных исследований [19] выявлено, что, без сомнения, экогеографический фактор оказывает заметное влияние на распространение вторичных метаболитов.

Генотипическая изменчивость, обусловленная различиями в генотипе между отдельными особями или разными популяциями одного вида, также характерна для состава и содержания вторичных метаболитов, как и для любых других признаков, используемых в систематике растений. Так, при изучении наследственной изменчивости накопления антоцианов у девяти линий вида *Mathiola incana*, отличающихся качественным составом этих соединений, было показано, что внутри линий обнаруживаются значительные различия в количественном содержании антоцианов [28].

Таким образом, при сборе растительного материала, с одной стороны, необходимо учитывать многообразные проявления изменчивости, характерные для растений, а с другой – обращать особое внимание на унификацию используемых методов анализа и экстракции растительного материала. Кроме знания внутривидовой изменчивости

большое значение при объяснении закономерностей распространения вторичных метаболитов имеют данные об их качественном и количественном составе, знание путей биосинтеза этих соединений и биологической активности.

α -элеостеариновая кислота превращается в конъюгированную линолевую кислоту [39]. В отличие от октадекадиеновых октадекатриеновые кислоты с конъюгированными двойными (КТК) связями в растениях синтезируются. В масле семян растений обнаружены триацилглицеролы, в образовании которых участвуют 5 КТК (рис.):



Сопряженные октадекатриеновые кислоты растительных масел

К сожалению, исследований биологической активности конъюгированных октадекатриеновых кислот проведено существенно меньше по сравнению с КЛК. Известно, что очищенная α -элеостеариновая кислота, как и масло момордики (*Momordica charantia*), богатое производными этой кислоты, также проявляет антиканцерогенную активность [40 – 45].

Несколько выполненных работ показали антиканцерогенную активность пуниковой кислоты [40, 44]. А в работе [45] при исследовании на крысах показано, что введение в подкормки 1 % масла семян граната и 9 % подсолнечного масла в сравнении с добавками 10 % подсолнечного масла не сказывалось на массе белых жировых тканей и на уровне липидов в крови. Однако накопление триглицеридов в печени существенно снижалось под действием пуниковой кислоты. Авторы приходят к выводу о том, что пуниковая кислота снижает активность дельта-9 десатуразы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Высочина, Г. И. Фенольные соединения в систематике и филогении семейства гречишных / Г. И. Высочина. – Новосибирск : Наука. – 2004. – 240 с.
2. Erdmann, H. Some aspects of chemosystematics / H. Erdmann // Chemical plant taxonomy / ed. T. Swain. – L. ; N.-Y., 1963. – P. 89-125.
3. Семихов, В. Ф. Об использовании биохимических показателей в систематике и филогении растений / В. Ф. Семихов // Хемосистематика и эволюционная биохимия высших растений : тез. докл. I всесоюз. совещ. – М., 1979. – С. 69-73.

4. Fairbrothers, D. E. Chemosystematics with emphasis on systematic serology / D. E. Fairbrothers // *Modern Methods in Plant Taxonomy* / ed. V. H. Heywood. – L., 1968. – P. 141-174.
5. Waterman, P. G. Chemosystematics - Current Status / P. G. Waterman // *Phytochemistry*. – 1998. – Vol. 49. – P. 1175 – 1178.
6. Paris, R. Possibilités et limites de la chimiotaxinomie / R. Paris, P. Delaveau // *Mémoires*. – 1965. – S. 143-149.
7. Davis, P. H. Principles of angiosperm taxonomy / P. H. Davis, V. H. Heywood. – Princeton : Van Nostrand, 1963. – 556 p.
8. Smith, P. M. The chemotaxonomy of plants / P. M. Smith. – London : Edward Arnold, 1976. – 313 p.
9. Harborne, J. B. Comparative Biochemistry of the Flavonoids / J. B. Harborne. – L. : Academic Press Inc. Ltd, 1967. – 436 p.
10. Harborn, J. B. New experimental approaches to plant chemosystematics / J. B. Harborn // *Chemosyst : Princ. and Pract.* / ed. F. A. Bisby, J. G. Vaughan, C. A. Wright. – N.-Y., 1980. – Vol. 16. – P. 39-70.
11. Сосков, Ю. Л. Материалы к хематаксономии рода *Calligonum* L / Ю. Л. Сосков, О. Т. Додабаев, Х. У. Убаев // *Растительные ресурсы*. – 1971. – Т. 7, № 2. – С. 170-175.
12. Челомбитько, В. А. Алкалоиды видов *Paraver* из секции *Angemonidum* Spach. и их хемотаксономическое значение / В. А. Челомбитько, А. Д. Михеев // *Растительные ресурсы*. – 1987. – Т. 23, вып. 1. – С. 3-13.
13. Челомбитько, В. А. Материалы к хематаксономии секции *Macrantha* Elkan. рода *Paraver* L. 1. Алкалоиды *Paraver bracteatum* Lindl / В. А. Челомбитько, А. Д. Михеев // *Растительные ресурсы*. – 1988. – Т. 24, вып. 3. – С. 400-410.
14. Лазурьевский, Г. В. Алкалоиды и растения / Г. В. Лазурьевский, И. В. Терентьева. – Кишинев : Штиинца, 1975. – 150 с.
15. Орехов, А. П. Химия алкалоидов растений СССР / А. П. Орехов. – М. : Наука, 1965. – 392 с.
16. Соколов, В. С. Алкалоидоносные растения СССР / В. С. Соколов. – М. ; Л. : Изд-во АН СССР. – 1952. – 380 с.
17. Юнусов, С. Ю. Алкалоиды : справочник / С. Ю. Юнусов. – Ташкент : ФАН, 1981. – 418 с.
18. Harborne, J. B. Plant chemosystematics / J. B. Harborne, B. L. Turner. – L. : Academic press, 1984. – 562 p.
19. Geissman, T. A. Organic chemistry of secondary plant metabolism / T. A. Geissman, D. H G. Crout. – San Francisco : Freeman, Cooper, 1969. – 592 p.
20. Haslam, E. Secondary metabolism – fact and fiction / E. Haslam // *Natur. Prod. Rept.* – 1986. – Vol. 3, № 3. – P. 217-249.
21. Запрометов, М. Н. Фенольные соединения: распространение, метаболизм и функции в растениях / М. Н. Запрометов ; Рос. акад. наук, Ин-т физиологии растений им. К. А. Тимирязева. – М. : Наука, 1993. – 272 с.
22. Лукнер, М. Вторичный метаболизм у микроорганизмов, растений и животных / М. Лукнер. – М. : Мир, 1979. – 550 с. : ил.
23. Bate-Smith, E. C. Symposium on biochemistry and taxonomy : plant phenolics as taxonomic guides / E. C Bate-Smith // *Proc. Lin. Soc. Bot.* – 1958. – Vol. 169, № 3. – P. 198-211.
24. Bate-Smith, E. C. The phenolic constituents of plant and their taxonomic significance I. Dicotyledons / E. C. Bate-Smith // *J. Lin. Soc. Bot.* – 1962. – Vol. 58, № 371. – P. 95-173.
25. Bate-Smith, E. C. The phenolic constituents of plant and their taxonomic significance. II. Monocotyledons / E. C Bate-Smith // *J. Lin. Soc. Bot.* – 1968. – Vol. 60, № 383. – P. 325.
26. Reznik, H. Untersuchungen über die physiologische Bedeutung der chymochromen Farbstoffe / H. Reznik // *Sitzungsberichte der Heidelberg Akademie der Wissenschaften. Math.-natur. Klasse.* – Heidelberg, 1956. – Ab. 2. – S. 125.

27. Haborn, J. B. Comparative Biochemistry of the Flavonoids / J. B. Haborn. – L. ; N. Y. : Academic Press, 1967. – 383 p.
28. Alstone, R. E. Perspectives in chemotaxonomy / R. E. Alstone, T. J. Marby, B. L. Turner // Science. – 1963. – Vol. 142. – P. 545-552.
29. Alstone, R. E. A specific and predictable biochemical anomaly in interspecific hybrids of *Baptista viridis* × *B. leucantha* / R. E. Alstone, J. Simmonds // Nature. – 1962. – Vol. 195. – P. 825.
30. Alstone, R. E. Comparison of the importance of basic metabolites, secondary compounds and macromolecules in systematic studies / R. E. Alstone // Lloydia. – 1965. – Vol. 28, № 4. – P. 300-312.
31. Hybrid compounds in natural interspecific hybrids / R. E. Alstone, H. Rosler, T. J. Marby, K. Naifeh // Proc. Nat. Acad. Sci. U.S. – 1965. – Nov. – P. 45-49.
32. Harborne, J. B. Comparative biochemistry of flavonoids. II 3-desoxyanthocyanins and their systematic distribution in ferns and gesnerads / J. B. Harborne // Phytochem. – 1966. – Vol. 5, № 4. – P.123-145.
33. Harborne, J. B. Occurrence of flavonol 5-methyl ethers in higher plant and their systematic significance / J. B. Harborne // Phytochem. – 1969. – Vol. 8. – P. 419-423.
34. Harborne, J. B. Evolution and function of flavonoids in plant / J. B. Harborne // Rec. Adv. Pytochem. – N.-Y., 1972. – Vol. 4. – P. 107-441.
35. Harborne, J. B. The Biochemical Systematics of Flavonoids. / J. B. Harborne // The Flavonoids / ed. J. B. Harborne, T. J. Marby, H. Marby. – L., 1975. – P. 1056-1095.
36. Flavonoid chemistry of Calyceraceae / B. A. Bohm, A. Reid, M. Devore, T. F. Stussy // Canadian Journal of Botany – 1995. – Vol. 73. – P. 1962-1965.
37. Blatt, C. T. T. Flavonoids of Bignoniaceae from the "cerrado" and their possible taxonomic significance / C. T. T. Blatt, M. D. dos Santos, A. Salatino // Plant Systematics and Evolution. – 1998. – Vol. 210. – P. 289-292.
38. Высочина, Г. И. Биохимические подходы к познанию биоразнообразия растительного мира / Г. И. Высочина // Сибирский экологический журнал. – 1999. – Т. 3. – С. 207-211.
39. α -Eleostearic Acid (9Z11E13E-18:3) Is Quickly Converted to Conjugated Linoleic Acid (9Z11E-18:2) in Rats / T. Tsuzuki, Y. Tokuyama, M. Igarashi, K. Nakagawa, Y. Ohsaki, M. Komai, T. Miyazawa // J. Nutr. – 2004. – Vol. 134. – P. 2634-2639.
40. Cyto toxic effect of conjugated trienoic fatty acids on mouse tumor and human monocytic leukemia cells / R. Suzuki, R. Noguchi, T. Ota, M. Abe, K. Miyashita, T. Kawada // Lipids. – 2001. – Vol. 36. –P. 477-482.
41. Dietary conjugated linolenic acids inhibits azoxymethane-induced colonic aberrant crypt foci in rats / H. Kohno, R. Suzuki, R. Nogushi, M. Hosokawa, K. Miyashita, T. Tanaka // Jpn. J. Cancer Res. – 2002. –Vol. 93. – P. 133-142.
42. Dietary seed oil rich in conjugated linolenic acid from bitter melon inhibits azoxymethane-induced rat colon carcinogenesis through elevation of colonic PPAR γ expression and alteration of lipid composition / H. Kohno, Y. Yasui, R. Suzuki, M. Hosokawa, K. Miyashita, T. Tanaka // Int. J. Cancer. – 2004. – Vol. 110. –P. 896-901.
43. Tumor growth suppression by α -eleostearic acid, a linolenic acid isomer with conjugated triene system, via lipid peroxidation / T. Tsuzuki, Y. Tokuyama, M. Igarashi, T. Miyazawa // Carcinogenesis. – 2004. – Vol. 25. – P. 1417-1425.
44. Pomegranate seed oil rich in conjugated linolenic acid suppresses chemically induced colon carcinogenesis in rats / H. Kohno, R. Suzuki, Y. Yasui, M. Hosokawa, K. Miyashita, T. Tanaka // Cancer. Sci. – 2004. – Vol. 95. – P. 481-486.
45. Dietary effect of pomegranate seed oil rich in 9cis, 11trans, 13cis conjugated linolenic acid on lipid metabolism in obese, hyperlipidemic OLETF Rats / K. Arao, Y.-M. Wang, J. Hirata, J.-Y. Cha, K. Nagao, T. Yanagita // Lipids Health Disease. – 2004. – Vol. 3. – P. 24.