

## ОСОБЕННОСТИ МЕЗОСТРУКТУРЫ, ПИГМЕНТНОГО И ЛИПИДНОГО СОСТАВА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМ. ONAGRACEAE

© 2018 Е.С. Богданова<sup>1</sup>, О.А. Розенцвет<sup>1</sup>,  
В.Н. Нестеров<sup>1</sup>, С.Н. Зубова<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти (Россия)

<sup>2</sup>Самарский национальный исследовательский университет имени академика С.П. Королева, кафедра биохимии, биотехнологии и биоинженерии, г. Самара (Россия)

Поступила 12.05.2017

Исследованы особенности мезоструктуры, пигментного и липидного состава представителей родов *Oenothera* и *Epilobium* сем. Onagraceae. Высокие значения фотосинтетических пигментов, гликолипидов и жирных кислот отмечали в листьях растений *E. adenocaulon* и *E. hirsutum*. Результаты кластерного анализа показали, что мезоструктура фотосинтетического аппарата определяется видовыми особенностями, а биохимические показатели имеют межвидовое сходство.

*Ключевые слова:* *Epilobium*, *Oenothera*, липиды, мезоструктура, пигменты.

**Bogdanova E.S., Rozentsvet O.A., Nesterov V.N., Zubova S.N.: The features of mesostructure, pigment and lipid composition of representatives of the family Onagraceae.** – The particular qualities of the mesostructure, pigment and lipid composition of representatives of the genus *Oenothera* and *Epilobium* of the Onagraceae family have been studied. High values of photosynthetic pigments, glycolipids and fatty acids were noted in the leaves of *E. adenocaulon* and *E. hirsutum* plants. The results of cluster analysis showed that specific features determine the mesostructure of the photosynthetic apparatus, and biochemical indicators have an interspecific similarity.

*Key words:* *Epilobium*, *Oenothera*, lipids, mesostructure, pigments.

### 1. ВВЕДЕНИЕ

<sup>1</sup>Семейство Onagraceae (кипрейные или ослинниковые) включает около 25 родов и до 700 видов растений. Как правило, это многолетние травы, реже кустарники и небольшие деревья. Многие виды этого семейства относятся к адвентивной флоре (Асминг, 2007).

Изучению адвентивной флоры в последнее время уделяется большое внимание. Считают, что чужеродные растения чутко реагируют на трансформацию экосистем и приобретают селективные преимущества по сравнению со

многими аборигенными видами. Это позволяет им в пределах нового ареала резко повысить свою численность и успешно захватить новые территории. Внедрение адвентивных видов в растительные сообщества снижает биоразнообразие, в результате обедняется их видовой состав и упрощается структура (Ямалов и др., 2013). Управление этими негативными процессами в сообществах является на сегодняшний день актуальной проблемой науки о растительности. Для этого необходимы знания, как об экологии адвентивного вида, так и о его структурно-функциональных особенностях (Broz et al., 2007). Следует отметить, что работ подобного рода, посвященных адвентивным растениям, крайне мало (Shikov et al., 2006).

Цель настоящей работы состояла в исследовании особенностей мезоструктуры, пигментного и липидного состава растений сем. Onagraceae. В задачу исследования входило также

---

<sup>1</sup> Богданова Елена Сергеевна, кандидат биологических наук, cornales@mail.ru; Розенцвет Ольга Анатольевна, доктор биологических наук, olgarozen55@mail.ru; Нестеров Виктор Николаевич, кандидат биологических наук, nesvik1@mail.ru; Зубова Светлана Николаевна, аспирант, svelana.zubova2010@yandex.ru

выявление возможной взаимосвязи между мезоструктурными параметрами фотосинтетического аппарата и биохимическими характеристиками растений в зависимости от их эколого-ценотической приуроченности и генетического статуса вида.

## 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве объектов исследования были выбраны растения *Oenothera biennis* L. (ослиник двулетний или энотера двулетняя), *Oenothera villosa* Thunb. (энотера мохнатая), *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. (иван-чай узколистный), *Epilobium adenocaulon* Hausskn. (кипрей железистостебельный), *Epilobium hirsutum* L. (кипрей волосистый). Растения отбирали на территории Сызранской и Ульяновской обл., в первой половине дня в середине июля 2016 г. Для анализов пигментов и липидов использовали листья 15–20 растений. Из усредненной массы составляли три биологические пробы по 0,5–2 г сырой массы. Далее растительный материал фиксировали в жидком азоте при температуре -80°C.

Содержание фотосинтетических пигментов определяли на спектрофотометре «ПромЭко-Лаб ПЭ 3000 УФ» (Россия) в ацетоновой вытяжке. При длинах волн 662 и 644 нм определяли содержание хлорофилла (Хл *a*, *b*), 470 нм – содержание каротиноидов (Кар) (Maslova et al., 1986).

Липиды экстрагировали смесью хлороформа и метанола (1:2) с одновременным механическим разрушением тканей. Разделение липидов осуществляли методом тонкослойной хроматографии (Кейтс, 1985). Количество фосфолипидов (ФЛ) определяли по содержанию неорганического фосфора, гликолипидов (ГЛ) и нейтральных липидов (НЛ) – денситометрически «Денскан-04» (Ленхром, Россия). Хроматограммы анализировали в режиме параболической аппроксимации по градуировочным зависимостям, используя моногалактозилдиацилглицерин (МГДГ) и трипальмитат в качестве стандартов (Гребенкина и др., 2012; Розенцвет и др., 2013).

Для определения мезоструктуры фотосинтетического аппарата растений, из средней части листьев вырезали высечки и фиксировали в 90% спирте, хранили при температуре -20°C. Мезоструктуру фотосинтетического аппарата определяли согласно методики (Мокронос, Борзенкова, 1978). Подсчет количества клеток в единице площади листа проводили в камере Горяева, подсчет количества хлоропластов в клетках мезофилла проводили на давленных

препаратах согласно методу (Борзенкова, Храмова, 2006).

Метанолиз жирных кислот (ЖК) осуществляли кипячением в 5 % -ном растворе HCl в метаноле. Полученные эфиры анализировали на хроматографе «Хроматэк Кристалл 5000.1» (Россия) в изотермическом режиме с использованием капиллярной колонки длиной 105 м и диаметром 0.25 мм «RESTEK» (США). Температура колонки – 180°C, испарителя и детектора – 260°C, скорость тока газа-носителя (гелий) – 2 мл/мин.

Статистическую обработку результатов анализов проводили с использованием программ Statistica 6.0 for Windows, Microsoft Excel 2007.

## 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящей работе исследованные растения представлены двумя родами – *Oenothera* и *Epilobium*. Растения рода *Oenothera* – *O. biennis* – произрастают по сухим разбитым пескам, вырубкам, обочинам песчаных дорог, боровым полянам. Распространению вида *O. villosa* способствовало разведение в садах. Сегодня этот вид можно встретить вдоль автомобильных дорог, на песчаных отмелях в долинах крупных рек, иногда также пойменные луга и заросли кустарников. Изредка произрастает на опушках сухих сосновых лесов. Внедряется во вторичные местообитания, но практически не проникает в нетронутые лесные или луговые сообщества. Являясь пионерным растением техногенных экотопов, вид закрепляет почву и, вероятно, уменьшает интенсивность эрозионного процесса (Черная Книга..., 2016). Оба вида данного рода являются двулетними травянистыми ксерофитами, с одинаковым ареалом распространения (североамериканский) и генетическим статусом. Эти адвентивные виды относятся к сорным растениям.

Род *Epilobium* в нашей работе представлен травянистыми многолетниками. Растения *S. angustifolium* произрастают преимущественно на вырубках, прогалинах в хвойных и смешанных лесах, вблизи канав, на осушенных торфяниках, вдоль железнодорожных насыпей. Растения *E. adenocaulon* распространены в сообществах открытого типа, на илистых грунтах по берегам водоемов, на болотах, на полянах вдоль троп и лесных дорог, где уничтожен травяной покров. Встречаются также на различных вторичных, антропогенных местообитаниях: у дорог, канав, на железнодорожных откосах, чаще всего можно встретить в сообществах открытого типа, на илистых грунтах по берегам водоемов и в лесах (Скворцов, 1995; Скворцов,

1996). Растения *E. hirsutum* произрастают по берегам болот, рек.

Растения рода *Epilobium* различаются по отношению экологической группе, ареалу происхождения и генетическому статусу. Так, по режиму увлажнения *C. angustifolium* является мезофитом, *E. adenocaulon* – гигромезофитом, а *E. hirsutum* – гигрофитом. Растения представляют три разных ареала распространения: голарктический бореально-неморальный, североамериканский, Европейско-западноазиатский плюрозональный, соответственно. По генетическому статусу *C. angustifolium* и *E. hirsutum* являются аборигенными видами, а *E. adenocaulon* – адвентивным. Все исследованные виды существенно различались по содержанию влаги в надземной части растений. Оводненность листьев растений варьировала в интервале 65,6–80,2% от сырой массы. У ксеромезофитов, гигромезофитов и гигрофитов, произрастающих в более влажных условиях, содержание влаги было примерно равным (72,8–77,1%). Меньше

влаги содержали листья мезофитного растения *C. angustifolium* (65,6%).

Данные мезоструктурного анализа показали, что растений *O. biennis* имели самое большое число клеток в расчете на единицу площади листа (табл. 1). Объем и площадь поверхности клеток палисадной ткани у растения рода *Oenothera* были более чем 2 раза выше, чем у растений рода *Epilobium*. При этом число хлоропластов и их объем в растениях разных родов также различались, но в меньшей степени – не более 30% (27,2–32,5 и 20,0–24,1 тыс. мкм<sup>3</sup>). Наиболее существенные различия между растениями отмечены по числу хлоропластов на единицу площади листа. Так у растений *O. biennis* данный показатель был в 8–10 раз больше по сравнению с другими видами. Это способствовало большему клеточному объему хлоропласта (КОХ), а также большим значениям индекса мембран клеток и индекса мембран хлоропластов.

Таблица 1

Параметры мезоструктуры листьев растений родов *Epilobium* и *Oenothera*

Параметры	<i>O. biennis</i>	<i>O. villosa</i>	<i>C. angustifolium</i>	<i>E. hirsutum</i>	<i>E. adenocaulon</i>
Число клеток в единице площади (S) листа тыс. см <sup>2</sup>	980,8±8,9	121,6±7,8	160,0±2,6	166,6±4,8	345,5±4,5
Объем клетки П) тыс. мкм <sup>3</sup>	14,3±0,3	13,7±1,7	8,9±0,9	4,1±2,0	6,2±1,2
Площадь поверхности клетки П тыс. мкм <sup>2</sup>	3,6±0,6	3,5±0,3	2,8±0,2	1,5±0,5	1,9±0,9
Число ХЛ в клетке тыс. см <sup>2</sup>	31,4±1,4	35,8±1,8	26,1±1,6	23,5±1,5	26,1±1,6
Объем ХЛ тыс. мкм <sup>3</sup>	27,2±3,0	32,5±2,0	24,1±2,1	23,2±3,2	20,0±4,2
Площадь поверхности ХЛ тыс. мкм <sup>2</sup>	45,2±4,5	50,0±2,0	41,2±6,0	39,7±3,5	48,0±3,6
Число ХЛ в единице S листа млн см <sup>2</sup>	30,8±3,0	4,4±3,1	4,2±0,2	3,9±0,9	9,0±1,2
КОХ П, мкм <sup>3</sup>	455,4±20,0	382,7±4,8	341,0±5,0	174,5±1,7	237,5±3,7
Индекс мембран клеток П см <sup>2</sup> /см <sup>2</sup>	35,3±3,0	4,3±1,3	4,5±0,5	2,5±0,5	6,6±1,2
Индекс мембран ХЛ П см <sup>2</sup> /см <sup>2</sup>	13,9±2,0	2,2±1,0	1,7±0,7	1,6±0,6	4,3±2,9

Примечание: П – палисадная ткань; ХЛ – хлоропласты; N – число хлоропластов; S – площадь листа; КОХ – клеточный объем хлоропласта.

Известно, что размеры клеток мезофилла, включая палисадную и губчатую ткани, имеют важное значение для интенсивности физиологических процессов листа, поскольку они определяют поверхностно-объемное отношение мезофилла, плотность упаковки тканей, величину межклеточных воздушных пространств и другие параметры важные для диффузии газов и

распределения света внутри листа (Иванова, 2012). В частности, у древесных растений наблюдаются мелкие размеры клеток, обуславливающих более плотную упаковку мезофилла, меньший объем воздухоносных межклетников (Ryankov, et al., 1999). Для травянистых растений той же экологической группы (мезофиты), что и древесные растения, характерны большие

размеры клеток мезофилла, что позволяет им повысить скорость роста листа растяжением клеток. Травянистые растений сем. *Onagracea* характеризуются индивидуальными особенностями мезоструктуры, что, по-видимому, связано со специализацией видов по экологичесенотическому и генетическому статусу.

Анализ пигментного фонда показал, что содержание зеленых и желтых пигментов варьировало в широких пределах (2,9–13,1 для хлорофиллов и 0,8–2,6 для каротиноидов мг/г в расчете на сухую массу) (рис. 1). В листьях растений рода *Oenothera* суммарное содержа-

ние пигментов было меньше по сравнению с растениями рода *Epilobium* в 2 и более раз, несмотря на то, что их клетки были более объемными, содержали больше хлоропластов. Содержание пигментов менялось в ряду ксеромезофиты < мезофиты < гигромезофиты < гигрофиты, что дает основание предположить зависимость содержания пигментов от экологического статуса растений, связанного с режимом увлажнения. Однако различий между аборигенными и адвентивными растениями по данному показателю не выявлено.

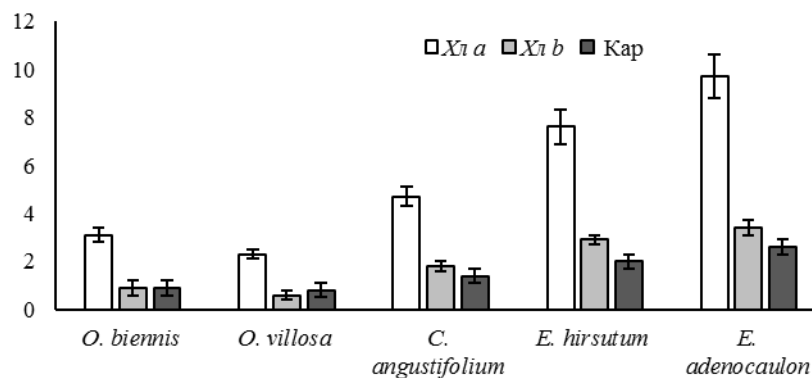


Рис. 1. Содержание хлорофиллов и каротиноидов в листьях растений родов *Epilobium* и *Oenothera* (мг/г сухой массы)

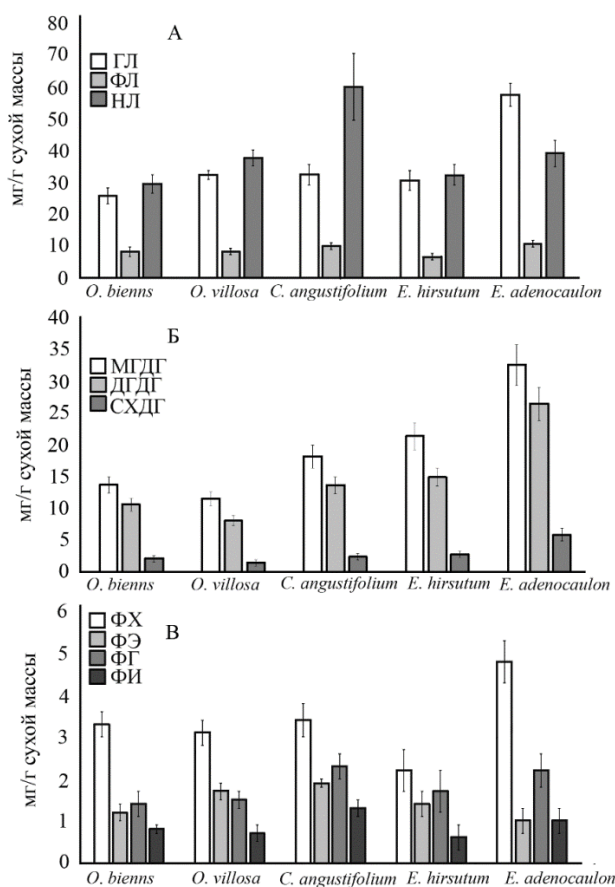


Рис. 2. Содержание суммарных и индивидуальных липидов в листьях растений родов *Epilobium* и *Oenothera*

Соединения липидной природы и их надмолекулярным клеточным образованиям – биологическим мембранам – отводят важнейшую роль в функционировании основных клеточных биохимических механизмов. Данные механизмы определяют и регулируют физическое состояние клетки, ее взаимодействие, как с соседними клетками, так и внешней средой (Rozentsvet et al., 2016).

Среди суммарных липидов доля полярных липидов, отвечающих структуру мембран – гликолипидов (ГЛ) и фосфолипидов (ФЛ), составляет 25,4–62,1% и 7,6–12,7% от суммы липидов, соответственно. Наибольшее количество полярных липидов отмечено в растениях *E. adenocaulon* (Рис. 2 А). Кроме указанных липидов, в состав мембран входят компоненты, относящиеся к стероидной группе. Общее содержание стероидов варьировало от 1,3 до 3,1 мг/г сухой массы, что составляло от суммы мембранных липидов не более 5%.

Внутренние мембраны хлоропластов растений содержат моногалактозилдиацилглицерин (МГДГ), дигалактозилдиацилглицерин (ДГДГ) и сульфохиновозилдиацилглицерин (СХДГ).

Кроме указанных липидов, в состав мембран хлоропластов, входит единственный ФЛ фосфатидилглицерин (ФГ). Для всех исследованных видов обнаружено классическое соотношение компонентов ГЛ. Так в листьях растений относительное содержание МГДГ составляло около 50–60 %, ДГДГ – 30–40%, а СХДГ 5–12% от суммы ГЛ (Dörmann, Benning 2002; Sakurai et al., 2007) (Рис. 2 Б). Вклад ФГ в пул ГЛ составлял не более 5% от суммы ГЛ. Сравнивая данные между родами можно видеть, что листья растений рода *Epilobium*, а именно *E. hirsutum* и *E. adenocaulon*, содержали в 1,5–2,0 раза больше ГЛ, чем растения рода *Oenothera*. Можно также отметить четкую корреляцию между содержанием липидов в мембранах хлоропластов и содержанием фотосинтетических пигментов ( $r=0,9$  при  $P < 0,04$ ). Содержание и тех и других компонентов увеличивается в ряду ксеромезофиты – мезофиты – гигромезофиты – гигрофиты. В качественном составе липидов, представленных фосфатидилхолином (ФХ), фосфатидилэтаноламином (ФЭ), фосфатидилглицерином (ФГ), фосфатидилинозитом (ФИ) и

отвечающих за структуру непластидных мембран, также не выявлено каких-либо особенностей в исследованных видах. В количественном отношении показано большее содержание ФХ у растений *E. adenocaulon* (Рис. 2 В).

Физические свойства мембран в большой степени определяются уровнем ненасыщенности ЖК. Среди ЖК исследованных растений было идентифицировано 14 компонентов (табл. 2). Как и предполагалось, на долю кислот с длиной углеводородной цепи 16 и 18 атомов углерода приходилось 90–98% от суммы ЖК. В составе насыщенных ЖК преобладает пальмитиновая кислота С 16:0. В листьях исследованных растений ее содержание составляло от 15,7 до 20,6% от суммы ЖК. Среди ненасыщенных ЖК доминирует линоленовая кислота (С 18:3n3), за ней следуют линолевая и олеиновая кислоты (С 18:2n6 и С 18:1n9). Содержание С 18:3n3 у растений *E. hirsutum* и *E. adenocaulon* было выше ~на 30%, по сравнению с другими видами. Индекс ненасыщенности (ИН) ЖК варьировал в интервале значений 1,8–2,3 и был больше у растений *E. hirsutum* и *E. adenocaulon*.

Таблица 2

Жирнокислотный состав листьев растений родов *Epilobium* и *Oenothera*

Кислоты	<i>O. biennis</i>	<i>O. villosa</i>	<i>C. angustifolium</i>	<i>E. hirsutum</i>	<i>E. adenocaulon</i>
С 14:0	1,8±0,8	1,4±0,2	2,9±0,4	1,1±0,2	1,1±0,1
С 16:0	18,9±0,9	18,3±0,1	20,6±0,3	15,9±0,5	15,7±0,1
С16:1	2,3±0,3	2,9±0,6	1,7±0,4	2,9±0,5	2,6±0,4
С18:0	2,1±0,1	2,4±0,2	2,5±0,2	2,6±0,3	2,0±0,2
С 18:1n9	2,4±0,3	1,7±0,4	3,1±0,1	1,1±0,1	1,2±0,1
С 18:2n6	19,0±0,2	16,6±0,3	12,9±0,5	7,9±0,5	6,7±0,5
С 18:3n3	51,8±0,4	54,7±0,4	51,6±0,3	65,7±0,4	69,7±0,4
С 20:0	0,9±0,3	0,8±0,4	2,5±0,2	1,5±0,2	1,0±0,1
Другие кислоты	0,4±0,2	0,6±0,2	1,9±0,6	0,3±0,1	0,5±0,1
Индекс ненасыщенности	1,9	2,0	1,8	2,2	2,3

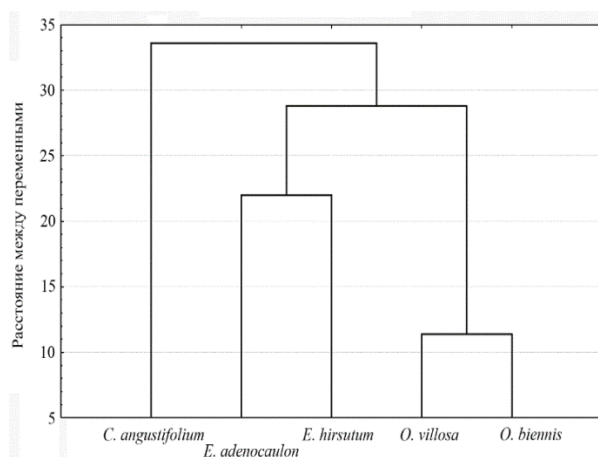


Рис. 3. Степень родства биохимических признаков растений родов *Epilobium* и *Oenothera* по данным кластерного анализа

Следует отметить, что *E. adenocaulon* может превосходить по численности многие другие виды, заселяющие пионерные местообитания – *Tussilago farfara*, *Chamaenerion angustifolium* и *Epilobium montanum* (Myerscough, Whitehead, 1966) благодаря способности прорасти при низких (10°C) температурах, низком уровне освещения, а также в засушливых условиях. Не исключено, что эти свойства обеспечиваются большей эффективностью фотосинтеза за счет большего содержания фотосинтетических пигментов, локализованных в мембранах хлоропластов, а также более гибкими мембранами, обеспечивающими большую мобильность функциональных комплексов фотосинтетического аппарата за счет большей ненасыщенности ЖК.

Кроме измерения структурных и биохимических параметров, была предпринята попытка установить взаимосвязь между исследованными биохимическими параметрами и генетическим статусом видов (рис. 3). Это позволяет оценить экологический потенциал растений, способность адаптироваться в разнообразных условиях.

Для кластерного анализа были использованы все измеренные биохимические показатели, такие как содержание зеленых и желтых пигментов, а также содержание отдельных компонентов мембранных и запасных липидов. По данным рис. 3 можно видеть, что наибольшей геометрической близостью характеризовались растения рода *Oenothera*, в листьях которых было отмечено наименьшее содержание пигментов и липидов. Близость результатов между

данными видами связана с одинаковой эколого-ценотической приуроченностью, к тому же оба вида относятся к адвентивным растениям. В следующем кластере объединены растения видов *E. hirsutum* и *E. adenocaulon*, несмотря на то, что они имеют разный генетический статус. На дендрограмме положение вида *C. angustifolium* находится между кластерами растений *Oenothera* и *Epilobium*.

Полученные данные позволяют заключить, что параметры мезоструктуры определяются видовыми особенностями, в то время как биохимические показатели имеют определенное межвидовое сходство. На основании измеренных показателей растений сем. Onagraceae, каких-либо особенностей, характеризующих растения как представителей адвентивной или аборигенной флоры, не выявлено.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Асминг С.В.** Морфолого-биологические особенности и экология видов рода *Epilobium* L. // Вестн. ОГУ. 2007. № 10. С. 128-134.
- Борзенкова Р.А., Храмцова Е.В.** Определение мезоструктурных характеристик фотосинтетического аппарата растений. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та. 2006. 25 с.
- Гребенкина Т.М., Нестеров В.Н., Розенцвет О.А., Богданова Е.С.** Изменение состава липидов и пигментов *Plantago media* (Plantaginaceae) в течение светлого времени суток // Растит. ресурсы. 2012. Вып. 4. С. 565-578.
- Кейтс М.** Техника липидологии. М.: Мир, 1975. 323 с.
- Мокроносков А.Т., Борзенкова Р.А.** Методика количественной оценки и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции ВНИИ растениеводства. Л., 1978. Т. 61, вып. 3. С. 119.
- Розенцвет О.А., Головкин Т.К., Богданова Е.С. и др.** Модификация пула полярных липидов листьев при адаптации растений *Plantago media* L. к световому режиму в природных условиях // Изв. РАН. Сер. Биол. 2013. № 2. С. 1-9.
- Скворцов А.К.** К систематике и номенклатуре адвентивных видов рода *Epilobium* (Onagraceae) во флоре России // Бюл. МОИП, 1995. Т. 100, вып. 1. С. 74-78.
- Скворцов А.К.** Сем. Onagraceae Juss. – Ослинниковые, Кипрейные // Флора Восточной Европы. Т. 9. СПб.: Мир и семья-95, 1996. С. 299-316.
- Черная Книга флоры Сибири.** Новосибирск: изд-во «Гео», 2016. С. 284-291.
- Ямалов С.М., Баянов А.В., Голованов Я.М.** Адвентивный компонент степных и луговых сообществ Южного Урала // Вестн. ОГУ. 2013. № 5. С. 153-157.
- Broz A.K., Broeckling C.D., He J. et al.** A first step in understanding an invasive weed through its genes: an EST analysis of invasive *Centaurea maculosa* // BMC Plant Biology. 2007. V. 7. P. 25.
- Dörmann P., Benning C.** Galactolipids rule in seed plants // Trends Plant Science. 2002. V. 7. P. 112-8.
- Maslova T.G., Popova I.A., Popova O.F.** Critical appraisal of the spectrophotometric method of quantifying carotenoids // Russian Journal of Plant Physiology. 1986. V. 33. P. 615-619.
- Myerscough P.J., Whitehead F.H.** Comparative biology of *Tussilago farfara* L., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Epilobium montanum* L. and *Epilobium adenocaulon* Hausskn // New Phytologist. 1966. V. 65. P. 192-210.
- Pyankov V.I., Kondratchuk A.V., Shipley B.** Leaf structure and specific leaf mass: the alpine desert plants of the Eastern Pamirs, Tadjikistan // New Phytologist. 1999. V. 143. P. 131-142.
- Rozentsvet O., Grebenkina T., Nesterov V., Bogdanova E.** Seasonal dynamic of morphophysiological properties and the lipid composition of *Plantago media* (Plantaginaceae) in the Middle Volga region // Plant Physiology and Biochemistry. 2016. V. 104. P. 92-98.
- Sakurai I., Mizusawa N., Wada H., Sato N.** Digalactosyldiacylglycerol is required for stabilization of the oxygen-evolving complex in photosystem II // Plant Physiology. 2007. V. 145. P. 1361-1370.
- Shikov A.N., Pozharitskaya O.L., Makarov V.G., Wagner H., Verpoorte R., Heinrich M.** Medicinal plants of the Russian pharmacopoeia; their history and applications // Journal Ethnopharmacology. 2014. V. 154. P. 48-536.