

УДК 633.88: 582.751.42: 615: 547.3

КОМПОНЕНТНЫЙ СОСТАВ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ДИКОРАСТУЩИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *LINUM* (LINACEAE)

© 2024 г. А. А. Науменко-Светлова*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: ANaumenko@binran.ru

Поступила в редакцию 12.12.2023 г.

После доработки 17.12.2023 г.

Принята к публикации 20.12.2023 г.

В обзоре представлены данные литературных источников по компонентному составу и биологической активности надземных и подземных частей дикорастущих видов рода *Linum* L. (Linaceae DC. ex Perleb). В последние десятилетия ведутся исследования компонентного состава не только льняного масла, но и клеточных культур *in vitro*. Эти сведения особенно актуальны для получения лекарственного сырья дикорастущих представителей рода *Linum* с небольшим ареалом или незначительной густотой зарослей. В настоящий момент получены сведения о компонентном составе и биологической активности масла или экстрактов 54 дикорастущих видов рода *Linum*, относящихся к 2 под родам и 8 секциям.

В надземных и подземных частях изученных дикорастущих представителей рода *Linum* обнаружены: слизи (листья и семена), белки (семена), витамины (листья, семена), алкалоиды, флавоноиды, сапонины, кумарины, дубильные вещества, пигменты, цианогенетические глюкозиды и лигнаны. Из цветков *L. perenne* L., *L. ausriaticum* L., *L. hirsutum* L., *L. pubescens* Willd. ex Schult., *L. tenuifolium* L. и *L. catharticum* L. выделено эфирное масло. Данные хемосистематики не противоречат системе рода, составленной нами ранее на основании морфологических, анатомических и молекулярных признаков. Показано, что семена и жирное масло дикорастущих видов рода *Linum* обладают обволакивающим, ранозаживляющим, легким слабительным и обезболивающим свойствами. Экстракты дикорастущих видов рода *Linum*, а также отдельные их компоненты, проявляют разные виды биологической активности: антибактериальную, антимикробную, антифунгальную, дрожжестатическую, противовирусную, цитотоксическую, противоопухолевую, противовоспалительную, ранозаживляющую и антиоксидантную. В традиционной медицине Азии и Европы используют семена, масло и надземные части *L. perenne*, *L. baicalense* Juz., *L. altaicum* Ledeb. ex Juz., *L. olgae* Juz. и *L. heterosepalum* Regel. Виды, отличающиеся большим содержанием лигнанов арилдигидронафталинового типа (типичный представитель юстицидин В) проявляют противовирусную активность и эффективны против SARS-Cov-2. Представители желтоцветковых льнов из секции *Syllinum*, у которых преобладающим типом лигнанов является арилтетралиновый тип (например, 6-метоксиподофиллотоксин и его производные), проявляют антираковую активность. *L. corymbulosum* Reichenb. из секции *Linopsis*, содержащий (–)-хинокинин, может быть перспективной отечественной фармацевтической субстанцией растительного происхождения для последующего всестороннего изучения как дополнительное средство против вируса гепатита В человека.

Ключевые слова: *Linum*, дикорастущие представители, компонентный состав, биологическая активность

DOI: 10.31857/S0033994624010026, EDN: HHQHXX

Род *Linum* L. (лен) — один из самых крупных родов семейства льновые Linaceae DC. ex Perleb, в полном объеме насчитывает свыше 200 видов, распространенных в умеренных и субтропических областях обоих полушарий и относящихся к 2 под родам, 9 секциям и 8 подсекциям [1]. По типу жизненной формы представители разных секций рода относятся к поликарпическим стержнекорневым каудексовым многолетним, реже малолетним травянистым растениям, одно-

летним травам, или полукустарничкам (табл. 1). Листья сидячие, очередные, реже супротивные (*L. catharticum* L. и некоторые виды секции *Linopsis* (Reichenb.) Engelm.) или нижние мутовчатые (некоторые североамериканские виды секции *Linopsis*). По форме они бывают линейными, ланцетными, линейно-ланцетными, обратнояйцевидными, продолговатыми, узкоэллиптическими или лопатчатыми, цельнокрайными или мелкопильчатыми, голыми или опушенными,

Таблица 1. Исследованные дикорастущие представители рода *Linum*
Table 1. The studied wild *Linum* species

Секция Section	N	Вид Species	Географическое распространение Geographical distribution	Литературные источники Literature
Section <i>Adenolinum</i> (Reichenb.) Juz.	1	¹ <i>L. perenne</i> L.	Вост. Европа; Атл. Европа: Великобритания (Кембридж); Центр. Европа; Южн. Европа: Словения; Зап. и Вост. Сиб.; Сред. Азия; Зап. Азия: Афганистан; Центр. Азия: Монголия, Зап. Кашгария (сел. Донг-арык), Джунгария; Вост. Азия: Сев.-Вост. Китай (Дунбэй); Южн. Азия: Пакистан; Юго-Вост. Азия: Южн. Китай (Юньнань) Eastern Europe; Atlantic Europe: UK (Cambridge); Central Europe; Southern Europe: Slovenia; Western and Eastern Siberia; Middle Asia; Western Asia: Afghanistan; Central Asia: Mongolia, West. Kashgaria (Dong-aryk village), Dzungaria; Eastern Asia: North-Eastern China (Dongbei); Southern Asia: Pakistan; South- Eastern Asia: South China (Yunnan)	41
	2	¹ <i>L. austriacum</i> L.	Вост. Европа; Атл. Европа: Великобритания (Кембридж); Центр. Европа; Южн. Европа Eastern Europe; Atlantic Europe: Great Britain (Cambridge); Central Europe; Southern Europe	41
		¹ <i>L. austriacum</i> L. subsp. <i>glaucescens</i> (Boiss.) P.H. Davis (= <i>L. glaucum</i> Boiss. et Noë)	Кавказ; Зап. Азия: Турция, Ирак, Иран Caucasus; Western Asia: Türkiye, Iraq, Iran	41
	3	¹ <i>L. squamulosum</i> Rudolphi (= <i>L. austriacum</i> subsp. <i>euxinum</i> = <i>L. euxinum</i> Juz.)	Вост. Европа: Крым; Кавказ: Сев.-Зап. Закавказье Eastern Europe: Crimea; Caucasus: North-Western Transcaucasia	41
	4	¹ <i>L. altaicum</i> Ledeb. ex Juz.	Зап. Сибирь: Алт.; Сред. Азия; Центр. Азия: Монголия, Зап. Кашгария (в 25 км на юг от пос. Иркештам, дол. р. Сулу-Сакал), Сев.-Зап. Китай Western Siberia: Altay; Middle Asia; Central Asia: Mongolia, Western Kashgaria (25 km south of the village of Irkeshtam, along the Sulu-Sakal river), North-Western China	41
	5	¹ <i>L. leonii</i> F. W. Schultz	Центр. Европа: Франция, Германия Central Europe: France, Germany	41
	6	¹ <i>L. lewisii</i> Pursh	Сев. Америка North America	41
	7	¹ <i>L. anglicum</i> Mill.	Атл. Европа: Великобритания Atlantic Europe: Great Britain	41
	8	¹ <i>L. macrorhizum</i> Juz. (= <i>L. mesostylum</i> Juz.)	Зап. (Афганистан) и Сред. Азия Western Asia (Afghanistan), Middle Asia	41
	9	¹ <i>L. meletonis</i> Hand.-Mazz.	Зап. Азия: Турция, Сев. Ирак Western Asia (Türkiye, Iraq)	41
	10	¹ <i>L. baicalense</i> Juz.	Вост. Сибирь; Центр. Азия: Монголия Eastern Siberia; Central Asia: Mongolia	41
11	¹ <i>L. komarovii</i> Juz.	Вост. Сибирь; Дальний Восток: Охотский р-он Eastern Siberia; Far East (Ochotsty district)	41	

Таблица 1. Продолжение

Section <i>Adenolinum</i> (Reichenb.) Juz.	12	¹ <i>L. extraaxillare</i> Kit.	Вост. Европа: Украина (редко); Центр. Европа: Австрия (Калькальпен), Венгрия (г. Татры, Золим), Словакия (Зап. (г. Особита, г. Каспровы Верх) и Вост. (Бельянские Татры, долина Зуберец) Татры), Румыния (г. Бучеч, г. Фагарас, г. Мармарош, Бистрица, Брашов); Южн. Европа: Словения Eastern Europe: Ukraine (rare); Central Europe: Austria (Kalkalpen), Hungary (Tatry, Zolim), Slovakia (West (Osobita, Kasprovy Wierch) and East (Belanskie Tatras, Zuberec Valley) Tatras), Romania (Bucec, Fagaras, Marmaros, Bistrita, Brasov); Southern Europe: Slovenia	41
	13	¹ <i>L. alpinum</i> Jacq.	Центр. и Южн. Европа Central and Southern Europe	41, 85
	14	¹ <i>L. pallescens</i> Bunge	Зап. Сиб. (реки Чуя и Иртыш), Вост. Сиб.: Республика Тыва; Сред. Азия; Центр. Азия: Монголия, Кашгария, Джунгария, Сев.-Зап. Китай Western Siberia (Chuya and Irtysh rivers), Eastern Siberia: Republic of Tuva; Central Asia: Mongolia, Kashgaria, Dzungaria, North-West China	41
	15	¹ <i>L. amurense</i> Bunge	Вост. Сиб., Дальн. Вост., Центр. Азия: Монголия, Китай (Дунбэй) Eastern Siberia, Far East, Central Asia: Mongolia, China (Dongbei)	41
Section <i>Stellerolinum</i> Juz. ex Probat.	16	² <i>L. stelleroides</i> Planch.	Вост. Сибирь, Дальн. Восток, Вост. Азия (Китай, Япония) Eastern Siberia, Far East, Eastern Asia (China, Japan)	1
Section <i>Linum</i>	17	³ <i>L. bienne</i> Mill.	Кавказ, Центр., Вост. и Южн. Европа, Сев. Африка (Марокко) Caucasus, Central, Eastern and Southern Europe, Northern Africa (Morocco)	1
	18	¹ <i>L. narbonense</i> L.	Центр. Европа (Сев. Италия), Зап. Турция, Сев. Африка (Марокко) Central Europe (Northern Italy), Western Türkiye, Northern Africa (Morocco)	85
	19	¹ <i>L. nervosum</i> Waldst. et Kit.	Кавказ, Вост., Центр. и Южн. Европа, Зап. Азия Caucasus, Eastern, Central. and Southern Europe, Western Asia	1
	20	⁴ <i>L. olympicum</i> Boiss.	Южн. Европа (Греция, Турция) Southern Europe (Greece, Türkiye)	85
	21	¹ <i>L. bungei</i> Boiss.	Зап. Азия (Иран) Western Asia (Iran)	85
	22	² <i>L. marginale</i> A. Cunn. ex Planch.	Сев. Америка, Австралия North America, Australia	85
	23	² <i>L. monogynum</i> Hort. ex Reichenb. (= <i>L. hologinum</i> Reichenb.)	Южн. Европа (Албания, Болгария, Греция, Румыния, бывшая Югославия) Southern Europe (Albania, Bulgaria, Greece, Romania, former Yugoslavia)	85

Таблица 1. Продолжение

Section <i>Linum</i>	24	² <i>L. decumbens</i> Desf.	Центр. Европа (Сев. Италия), Зап. Турция, Сев. Африка Central Europe (Northern Italy), Western Türkiye, Northern Africa	85
	25	² <i>L. grandiflorum</i> Desf.	Сев. Африка Northern Africa	1
Section <i>Syllinum</i> Griseb.	26	¹ <i>L. flavum</i> L.	Вост., Центр. (Германия) и Южн. Европа Eastern, Central (Germany) and Southern Europe	1
	27	¹ <i>L. thracicum</i> Degen	Южн. Европа Southern Europe	85
	28	⁴ <i>L. ucranicum</i> (Griseb. ex Planch.) Czern.	Вост. Европа Eastern Europe	1
		⁴ <i>L. uralense</i> Juz. (= <i>L. ucranicum</i> subsp. <i>uralense</i> (Juz.) T.V. Egorova)	Вост. Европа Eastern Europe	1
	29	⁴ <i>L. tauricum</i> Willd.	Кавказ; Вост. Европа (Крым), Южн. Европа (Румыния, Болгария) Caucasus, Eastern Europe (Crimea), Southern Europe (Romania, Bulgaria)	1
	30	⁴ <i>L. mucronatum</i> Bertol. subsp. <i>mucronatum</i>	Зап. Азия: вост. Турция, Сирия, Ливан, сев. Ирак, зап. Иран Western Asia: Eastern Türkiye, Syria, Lebanon, Northern Iraq, Western Iran	1, 85
		⁴ <i>Linum</i> <i>mucronatum</i> subsp. <i>orientale</i> (Boiss. et Heldr.) P.H. Davis	Юго-Зап. Азия: юг Турции, зап. Сирия, Ирак, зап. Иран, Ливан и Палестина South-Western Asia: Southern Türkiye, Western Syria, Iraq, Western Iran, Lebanon and Palestine	1, 85
		⁴ <i>L. mucronatum</i> Bertol. subsp. <i>armenum</i> (Bordz.) P.H. Davis	Кавказ; Юго-Зап. Азия (центр. и вост. Сирия, сев. Ирак, сев.-зап. Иран Caucasus; South-Western Asia (Central and Eastern Syria, Northern Iraq, Northwestern Iran)	1
	31	⁴ <i>L. czernjajevii</i> Klok.	Вост. Европа (Крым) Eastern Europe (Crimea)	1
	32	⁴ <i>L. elegans</i> Spruner ex Boiss.	Южн. Европа Southern Europe	36, 85
	33	⁴ <i>L. capitatum</i> Kit. ex Schult.	Южн. Европа Southern Europe	36, 85
	34	¹ <i>L. campanulatum</i> L.	Южн. Европа Southern Europe	85
	35	¹ <i>L. linearifolium</i> (Jávorka) Juz.	Вост. Европа, Центр. Европа (юго-вост.) Eastern Europe, Central Europe (southeast)	1
	36	⁴ <i>L. album</i> L.	Зап. Азия: Иран Western Asia (Iran)	85
	37	⁴ <i>L. arboreum</i> L.	Южн. Европа Southern Europe	36, 85

Таблица 1. Продолжение

	38	⁴ <i>L. dolomiticum</i> Borbás	Центр. Европа: Венгрия Central Europe: Hungary	85
Section <i>Tubilinum</i> Svetlova	39	² <i>L. nodiflorum</i> L.	Кавказ, Вост. (Крым), Центр. и Южн. Европа, Зап. Азия (Иран) Caucasus, Eastern Europe (Crimea), Central and Southern Europe, Western Asia (Iran)	1
Section <i>Dasylinum</i> (Planch.) Juz.	40	¹ <i>L. hirsutum</i> L.	Вост., Центр. (Германия) и Южн. Европа Eastern, Central (Germany) and Southern Europe	1
		¹ <i>L. lanuginosum</i> Juz. (= <i>L. hirsutum</i> subsp. <i>lanuginosum</i> (Juz.) T. V. Egorova)	Кавказ: окр. Анапы, Новороссийска и Геленджика. Вост. Европа. Крым Caucasus: surroundings of Anapa, Novorossiysk and Gelendzhik; Eastern Europe. Crimea	1
	41	¹ <i>L. pubescens</i> Banks et Sol.	Зап. Азия Western Asia	85
	42	¹ <i>L. hypericifolium</i> Salisb.	Кавказ, Зап. Азия Caucasus, Western Asia	1
	43	¹ <i>L. viscosum</i> L.	Южн. Европа Southern Europe	36, 85
Section <i>Macrantholimum</i> Juz.	44	¹ <i>L. heterosepalum</i> Regel	Сред. и Центр. Азия: Кашгария: Сев. (в 7 км юго-восточнее пос. Аксу), Джунгария Middle and Central Asia: Kashgaria: North (7 km southeast of the village of Aksu), Dzungaria	1
	45	¹ <i>L. olgae</i> Juz.	Сред. Азия Middle Asia	1
Section <i>Linopsis</i> (Reichenb.) Engelm.	46	⁴ <i>L. suffruticosum</i> L.	Южн. Европа Southern Europe	85
	47	¹ <i>L. tenuifolium</i> L.	Кавказ, Атл., Вост., Центр. и Южн. Европа, Зап. Азия Caucasus, Eastern, Atlantic, Central and Southern Europe, Western Asia	1
	48	² <i>L. corymbulosum</i> Reichenb.	Кавказ, Вост. и Южн. Европа, Сред., Центр., Вост. и Зап. Азия, Сев. Африка: Алжир Caucasus, Eastern and Southern Europe, Western, Middle, Central and Eastern Asia, Northern Africa	1
	49	² <i>L. strictum</i> L.	Центр. и Южн. Европа, Зап. Азия Central and Southern Europe, Western Asia	1
	50	² <i>L. trigynum</i> L.	Кавказ, Вост., Центр. и Южн. Европа, Зап. Азия Caucasus, Eastern, Central and Southern Europe, Western Asia	1
	51	² <i>L. numidicum</i> Murb.	Сев. Африка: Алжир, Марокко, Тунис Northern Africa: Algeria, Morocco, Tunisia	85
	52	² <i>L. aristatum</i> Engelm.	Сев. Америка North America	85
53	² <i>L. hudsonioides</i> Planch.	Сев. Америка North America	85	

Таблица 1. Окончание

Subgenus <i>Cathartolimum</i> (Reichenb.) Svetlova	54	² <i>L. catharticum</i> L.	Зап. Сибирь, Кавказ, Атл., Вост., Центр. и Южн. Европа, Сред. и Зап. Азия, Сев. Америка, Сев. Африка Western Siberia, Caucasus, Atlantic, Eastern, Central and Southern Europe, Central and Western Asia, North America, Northern Africa	1
--	----	---------------------------------------	---	---

Примечание. Здесь и в табл. 2. 1 – многолетники, 2 – однолетники, 3 – малолетники (двулетники), 4 – полукустарнички.
Notes. Here and in Table 2: 1 – perennial species, 2 – annual species, 3 – biennial species, 4 – subshrubs.

с 1 или 3–5 параллельными, в разной степени выраженными жилками, иногда с 2 коричневатыми стипулярными железками при основании (только у представителей секций *Syllinum* Griseb. и *Tubilinum* Svetlova). Цветки у представителей рода пятичленные, обоеполые, актиноморфные, гетеростильные (с длинными тычинками и короткими столбиками у одних растений и с короткими тычинками и длинными столбиками у других), либо гомостильные (с тычинками и столбиками одинаковой или почти одинаковой длины), энтомофильные, самоопыляющиеся, собраны в цимозные соцветия. Чашелистики свободные, цельные, черепитчатые, по краям со стебельчатыми железками, реснитчатые или белоперепончатые, без железок и ресничек. Лепестки свободные, с ноготком (иногда соединенные в короткую трубку), длиннее чашелистиков, разнообразной окраски (голубые, синие, желтые, реже розовые, фиолетовые, красные или белые). Тычинок 5, чередующихся с лепестками; нити тычинок в основании дельтовидно расширенные, как правило, свободные или сросшиеся в самом основании, редко (*L. nodiflorum* L.) тычиночные нити срастаются по всей длине, охватывают коробочку и возвышаются над ней в виде трубки; иногда присутствуют зубцевидные стаминодии. Плод – *септицидная* коробочка, (1.8)2–7(8) мм дл., (1.8)2–7(8) мм шир., шаровидной, сплюснуто-шаровидной, шаровидно-яйцевидной или яйцевидной формы, раскрывающаяся 10 односемянными сегментами, редко нераскрывающаяся или почти нераскрывающаяся (*L. usitatissimum* L.). Коробочки на поперечном срезе округлые, реже 10- или 5-гранные; разделены перегородками на 5 гнезд, в каждом из которых лежит по 2 семени, в свою очередь отделенных друг от друга ложными перегородками. Семена (1.1)2–5(6) мм в дл., (0.7)1–3(4) мм шир., обратнойяйцевидной или эллипсоидальной фор-

мы, в поперечном сечении у большинства видов они эллиптические, редко округлотрехгранные (*L. nodiflorum* из секции *Tubilinum*). Окраска семян преимущественно темно-коричневая, иногда – светло-коричневая (виды секций *Syllinum* и *Tubilinum*). У культурного вида *L. usitatissimum* семена могут быть желтыми, оливковыми, зелеными, с красноватым или черноватым оттенками [1].

Как показали наши исследования [1–3], на территории России и сопредельных государств, а также стран Средней и Центральной Азии, встречаются представители всех известных секций, выделенных в роде *Linum*. Часть этих видов является эндемичными для конкретных регионов, а ареалы других – охватывают большие территории, выходящие за пределы России и сопредельных государств (табл. 1). Исследованные виды произрастают в умеренных и субтропических областях обоих полушарий и встречаются в разных экологических условиях: на равнинах и в горах (до высоты 3000–3900 м над ур. м.), часто на каменистых и щебнистых склонах, меловых и известняковых обнажениях, в степных сообществах, на остепненных лугах, на субальпийских и альпийских лугах, на лесных полянах и опушках, залежах, окраинах полей, иногда на засоленных болотах.

Среди видов рода *Linum* наиболее исследованным, в том числе в отношении компонентного состава и биологической активности, является *L. usitatissimum* – лен обыкновенный – однолетнее травянистое растение, широко распространенное и имеющее много форм и разновидностей, отличающихся общими размерами растений (до 70 см и выше), характеристиками семян и волокна. Из современных внутривидовых классификаций льна обыкновенного наиболее удачной признается канад-

ская классификация, в которой *L. usitatissimum* подразделяется на четыре группы разновидностей: *L. usitatissimum* convar. *crepitans* (Boenningh.) Kulpa et Danert.; *L. usitatissimum* convar. *elongatum* Vav. et Ell.; *L. usitatissimum* convar. *mediterraneum* (Vav. et Ell.) Kulpa et Danert.; *L. usitatissimum* convar. *usitatissimum* [4]. *L. usitatissimum* входит в десятку лучших масличных культур в мире, выращивается в России, Китае, Аргентине, Канаде, США, Индии и Эфиопии [5]. Масло *L. usitatissimum* находит широкое применение в промышленности (для приготовления олифы, лаков, красок, линолеума, клеенки и т.д.) и в медицине. Многие виды льна являются декоративными растениями [5, 6].

Так как большинство представителей рода *Linum* распространено в сухих местообитаниях, то они, как и многие другие цветковые, характеризуются наличием слизесодержащих клеток в семенной кожуре и эпидерме листьев [7]. Слизь в семенах отвечает за их прорастание и защиту. В состав слизи большинства цветковых растений, в частности, и видов рода *Linum*, входят водорастворимые полисахариды рамногалактуронан и кислые арабиногалактаны, проявляющие высокую физиологическую активность [8, 9]. В состав слизи *L. usitatissimum*, в большинстве своем, входят водорастворимые полисахариды рамногалактуронан I и арабиноксилан. Водорастворимые полисахариды обладают обволакивающими, противовоспалительными, легкими слабительными, заживляющими, активирующими фагоцитоз, митогенными и противоопухолевыми свойствами [8, 10–12].

Подробно изучен и компонентный состав семян *L. usitatissimum* [13–15]. Льняное семя богато полиненасыщенными жирами (73%), содержит небольшое количество насыщенных жиров (9% от общего количества жирных кислот) и умеренное количество мононенасыщенных жиров (18%). Жирные кислоты: от 5 до 6% пальмитиновой кислоты (C16:0), от 3 до 6% – стеариновой (C18:0, C₁₈H₃₆O₂), от 19 до 29% – олеиновой (C18:0, C₁₈H₃₄O₂), от 14 до 18% – линолевой (C18:2, ω-6, C₁₈H₃₂O₂) и от 45 до 52% – α-линоленовой (C18:3, ω-3, C₁₈H₃₃O₂) кислот. Высокое содержание линолевой и α-линоленовой кислот являются характерной чертой семян видов рода *Linum* [16]. В состав масла льняного семени входят: фосфолипиды 41%; фенольные кислоты: феруловая, хлорогеновая и галловая; лигнаны с эстрогеноподобными свойствами – секоизоларицирезинол диглюкозид (СДГ) и витамины – α-токо-

ферол (признается наиболее активной формой витамина E). Содержание белка (глобулины, в основном линин и конлинин, а также глютелин) варьирует от 6 до 20–30%. Кроме того, в семенах льна обнаружено небольшое количество цианогенетического глюкозида линамарина, линустатин, неолинустатин и лотаустралин. Отмечено, что длительное употребление продуктов, содержащих цианогенные вещества, может вызвать хроническое отравление, а это, в свою очередь, значительно ограничивает применение семян льна в рационе [14]. Дальнейшие исследования показали, что токсический эффект от употребления льняного семени, обусловленный содержащимися в нем цианогенными гликозидами, линатином и кадмием (в небольших концентрациях) минимален и не оказывает какого-либо негативного воздействия на организм [17].

Питательную ценность семян определяют n-6 и n-3 полиненасыщенные жирные кислоты (n-6 и n-3 ПНЖК): α-линоленовая кислота (ALA) с двойной связью C=C в положении n-3 (n-3, ω-3), а линолевая (LA) – с двойной связью C=C в положении n-6 (n-6, ω-6). Они самостоятельно не синтезируются организмом, но очень важны для здоровья человека, в частности для снижения риска сердечно-сосудистых заболеваний. Было показано, что виды с максимальными концентрациями ALA могут обладать потенциально более высокой антиоксидантной активностью [18]. Известно также, что, благодаря высокому соотношению ω-3 и ω-6 в семенах льна, при их использовании в рационе лошадей, у последних уменьшается воспаление и повреждение мышц, экономится использование мышечного гликогена и глюкозы в крови после тренировок и улучшается состояние шерсти [19].

Препараты на основе *L. usitatissimum* рекомендуют для лечения таких заболеваний, как атеросклероз, гипертония, астма, кашель, бронхит, плеврит, пневмония, боли в суставах, почечная колика, почечные камни и ревматический отек [17, 20]. Масло *L. usitatissimum* используют для лечения пациентов с нарушениями липидного обмена, снятия воспаления и ослабления симптомов менопаузы и остеопороза. Известно, что льняное масло снижает уровень сердечно-сосудистых заболеваний, риски развития рака, особенно молочных и предстательной желез, и оказывает слабительное действие. Препараты на основе льняного масла LOMIX показали противовоспалительную и антираковую активности.

Кроме того, активность этих препаратов была исследована на клеточных линиях меланомы мышей. Исследования показали, что эти препараты можно использовать для новых терапевтических материалов при гиперпигментации [21]. Экстракты *L. usitatissimum* обладают ранозаживляющим и обезболивающим свойствами, проявляют антиоксидантную, антималярийную, гепатопротекторную, антираковую, антимикробную и антидиабетическую активности [17, 22–30]. Опосредованно антиоксидантную активность льняного семени используют и в промышленности. Так, проведенные исследования [31, 32] показали, что использование водного экстракта из льняного семени (FSE), полученного с фермерских хозяйств Египта, помогает быстро и недорого синтезировать эффективные полупроводниковые наноматериалы для очистки воды от органических, неорганических и биологических загрязнителей. Полученные зеленые наноматериалы по своим характеристикам превосходят соответствующие наноматериалы, полученные химическим методом.

Согласно исследованиям Е.В. Эллади [5], зависимость между размерами семян и содержанием в них масла практически отсутствует. Обнаружена связь длины вегетационного периода и типа жизненной формы растений с маслячностью. Многолетние виды рода *Linum* отличаются от однолетних меньшим содержанием масла [5, 14]. Увеличение длины вегетационного периода способствует накоплению масла в семенах.

Размеры семян у разновидностей *L. usitatissimum* варьируют в пределах 4–5 мм в длину и 2–3 мм в ширину [4]. Обнаружено, что соотношение основных жирных кислот в семенах *L. usitatissimum* может значительно различаться. Такие различия наблюдали в двух случаях: 1) в образцах, выращенных в разных регионах; 2) при использовании для исследований разных экстрагирующих растворителей [15]. Так, например, при экстрагировании петролейным эфиром выявлены максимальные показатели (42.4%) для линоленовой кислоты, содержание линолевой, пальмитиновой и стеариновой кислот было меньше (26.2, 12.9 и 10.7% соответственно). При использовании *n*-гексана в качестве экстрагирующего растворителя содержание линолевой кислоты (46.5%) было больше, а содержание α -линоленовой кислоты (11.6%) – меньше, в то время как пальмитиновая кислота составляла 18.0%. Кроме того, было об-

наружено, что содержание α -линоленовой кислоты в сортах льняного семени новозеландского и канадского происхождения составляет около 60%, что намного больше, чем в сортах, происходящих из Пакистана, Эфиопии, Египта и США (45–50%) [15].

Известно, что многие лекарственные свойства представителей рода *Linum* связаны также с наличием в их органах таких соединений, как лигнаны. В последние десятилетия основные исследования направлены на изучение этих компонентов: биологической активности, способов и условий их синтеза, распределения по органам растения. Это обусловлено тем, что лигнаны обладают большим спектром биологических активностей, востребуемых медициной. В настоящее время ведется поиск замены лекарственных препаратов для лечения разных заболеваний на препараты растительного происхождения, а растения, из которых извлекают биологически активные вещества, могут иметь естественные ограничения в масштабах использования их сырья в силу малочисленности популяций или своей редкости. Поэтому использование клеточных культур растений для выделения полезных лигнанов также признано целесообразным. Постоянное продуцирование вторичных метаболитов независимо от географических ограничений, высокая скорость роста и отсутствие вирусов в клонах являются некоторыми преимуществами культуры *in vitro* по сравнению с культивируемыми растениями или дикорастущими видами [33].

Юстицидин В – арилнафталиновый лигнан – обладает широким спектром полезных биологических свойств: бактерицидные, противогрибковые, противовирусные и антибактериальные [34], благодаря которым он обратил на себя внимание исследователей. Подофиллотоксин – производное арилтетралина – используют в качестве предшественника полусинтетических противораковых препаратов: этопозид, тенипозид и Этопофос®. Основным коммерческим источником подофиллотоксина является *Podophyllum emodi* Wall. (Berberidaceae), растущий в альпийских и субальпийских р-нах Гималаев, который стал исчезающим видом в результате чрезмерного сбора лекарственного сырья [35]. Поэтому поиск новых природных источников этих лигнанов и уточнение условий, при которых их содержание в растениях можно увеличить для дальнейшего использования в промышленных масштабах, признаны актуальными.

По сравнению со льном обыкновенным, сведения о компонентном составе, биологической активности масел и экстрактов надземных и подземных частей дикорастущих представителей рода *Linum* носят фрагментарный характер. Вместе с тем, такие исследования могут быть очень актуальными как для уточнения вопросов хемосистематики, так и для потенциальной возможности дальнейшего использования этих видов в качестве лекарственного сырья для лечения ряда заболеваний.

Цель обзора обобщить имеющиеся в литературе данные по компонентному составу и биологической активности дикорастущих представителей рода *Linum*, относящихся к разным секциям.

Отметим, что в большинстве литературных источников авторы при изучении компонентного состава и биологической активности видов рода *Linum* опираются на систему, предложенную D.J. Ockendon и S.M. Walters [36], в которой типовая секция рассматривается в широком смысле (в секцию *Linum* относят все виды с голубыми цветками) с учетом филогенетических связей между видами рода, установленных J. McDill с соавторами [37]. Так, например, T.J. Schmidt [38, 39] приводит данные компонентного состава семян для типичных представителей секции *Linum* (*L. usitatissimum* и *L. bienne*) в одной группе с *L. perenne* L., *L. ausrtiacum* L., *L. lewisii* Pursh, *L. alpinum* Jacq., *L. leonii* F. W. Schultz, *L. meletonis* Hand.-Mazz., *L. altaicum* Ledeb. ex Juz. и *L. glaucum* Boiss. et Noë. Критическая обработка большого количества гербарного материала, включая типовую, с привлечением анатомических и молекулярных данных, позволила нам составить систему рода *Linum* [1], за основу которой была взята обработка С.В. Юзепчука для флоры СССР [40]. Мы рассматриваем типовую секцию этого рода в более узком смысле и разделяем виды, отнесенные к ней, на 2 секции: *Linum* и *Adenolinum* (Reichenb.) Juz. [1]. Некоторые секции (*Linum*, *Adenolinum*, *Syllinum*) разделены нами на подсекции [1, 41]; *L. nodiflorum* и *L. stelleroides* Planch. выделены в монотипные секции *Tubulinum* и *Stellerolinum* соответственно, а *L. catharticum* — в отдельный подрод *Cathartolinum* [1].

В данном обзоре все обнаруженные литературные сведения расположены в соответствии с принятой нами системой рода [1, 41]. Названия ряда видов помещены в синонимы. Если в

работах других авторов применено название, отнесенное нами в синонимы, это будет отмечено отдельно.

КОМПОНЕНТНЫЙ СОСТАВ

Слизь и кремний. Нами [7] было изучено строение слизесодержащих клеток в семенной кожуре и эпидерме листьев 7 широкораспространенных дикорастущих представителей рода *Linum*, относящихся к разным секциям. Показано, что слизесодержащие клетки присутствуют в семенной кожуре и эпидерме листьев у всех изученных видов, но различаются формой и расположением, локализацией в них слизи и наличием слоистости. Соединения кремния в листьях и семенах исследованных представителей этого рода присутствуют в двух формах: кристаллическом и аморфном (см. ниже). У большинства исследованных видов рода *Linum*, благодаря разрывам наружных клеточных стенок слизесодержащих клеток, слизь выходит наружу и покрывает семя плотным слоем [7].

Компонентный состав семян. Размеры семян для исследованных нами дикорастущих представителей рода *Linum*, относящихся к разным секциям, варьируют в пределах (1.1)1.4–2–5 мм в длину, (0.7)1–3 мм в ширину [1]. Сведений о составе семян дикорастущих представителей этого рода в литературе немного, они носят фрагментарный характер [16, 42–47]. Интересно отметить, что для одного и того же вида в разных источниках приводятся разные показатели содержания в семенах жирных кислот (см. табл. 2). Это можно объяснить разным географическим происхождением материала: N.S. Plaňa с соавторами [16] выращивали семена в Нью-Дели (28°38' 53.7° N, 77°09' 05.4" E, 218 м над ур. моря), в работе L. Vellasco [44] виды рода *Linum* выращены в Германии. Выявлено, что для изучения питательных качеств семян видов рода *Linum* на основе состава жирных кислот, нужно учитывать ряд показателей: соотношение полиненасыщенных жирных кислот к насыщенным жирным кислотам, отношение жирных кислот n-6/n-3, атерогенность, тромбогенность, окисляемость, окислительную стабильность, соотношение гипохолестеринемических и гиперхолестеринемических жирных кислот и их способность к перекисному окислению. Кроме того, для снижения риска сердечно-сосудистых заболеваний у населения в его рационе предпочтительно

Таблица 2. Содержание лигнанов, жирных кислот и витаминов в семенах дикорастущих представителей рода *Linum*
Table 2. Content of lignans, fatty acids and vitamins in seeds of the wild *Linum* species

Вид Species	Размеры семян, дл./шир., мм Seed sizes, length/ width, mm	Жирное масло Fatty oil, %	РА,	SA,	OA,	LA,	ALA,	Лигнаны Lignans	Витамины Vitamins	Литературные источники Literature
¹ <i>L. perenne</i> L.	3/1.5	25–33	3.9 7.5	2.0 3.2	16.0 23.6	24.3 20.8	51.9 44.4	AN/ ADN, AT, DBBL	А, В, α-токоферол, γ-токоферол, δ-токоферол, α-токоферол, γ-tocopherol, δ-tocopherol	38, 42,45, 44, 16
¹ <i>L. austriacum</i> L.	3/1.5	до 27	3.9 6.8	1.7 2.9	19.1 23.3	55 22.9 19.2	53.3 47.1	AN/ADN, AT, DBBL	γ-токоферол, γ-tocopherol	42, 44, 16, 38
¹ <i>L. squamulosum</i> Rudolphi (= <i>L. austriacum</i> subsp. <i>euxinum</i>)	2.5–3/1.5–2	до 27	–	–	–	–	–	–	–	45
¹ <i>L. altaicum</i> Ledeb. ex Juz.	2.5–3/1.5–2	24.3	3.9 (3.7–4.2) 6.6	1.5 (1.4–1.6) 6.2	16.8 (15.3–19.5) 22.3	23.4 (21.6–25.0) 21.1	52.9 (49.9–56.0) 43.8	AN/ADN	γ-токоферол, δ-токоферол γ-tocopherol, δ-tocopherol	44, 16, 38
¹ <i>L. leonii</i> F. W. Schultz	2.5–3/1.5–2	24.4	4.2	1.5	19.3	23.9	50.1	AN/ ADN	γ-токоферол γ-tocopherol	44, 38
¹ <i>L. lewisii</i> Pursh	2.5–3/1.5–2	27.6	3.8 5.2	1.4 2.9	13.5 18.9	20.5 17.6	59.5 55.3	AN/ ADN, DBBL	α-токоферол, γ-токоферол α-tocopherol, γ-tocopherol	44, 16, 38
¹ <i>L. macrorrhizum</i> Juz. (= <i>L. mesostylum</i> Juz.)	2.5–3/1.5–2	23.9	3.1	1.1	15.0	14.9	64.6	–	γ-токоферол γ-tocopherol	44

Таблица 2. Продолжение

¹ <i>L. baicalense</i> Juz.	2.5–3/1.5–2	30–48	8–9	8–9	15–20	25–35	35–45	–	A	42, 43
¹ <i>L. komarovii</i> Juz.	4–5/2.5–3.0	23.8	3.6	1.6	11.9	22.3	59.0	AN/ADN	γ-токоферол, δ-токоферол, γ-tocopherol, δ-tocopherol	42, 44, 38
¹ <i>L. alpinum</i> Jacq.	2.5–3/1.5–2	до 27	–	–	–	–	–	AN/ADN	–	45, 38
¹ <i>L. pallescens</i> Bunge	3–4/2.0–3.0	25.2	3.3	1.4	17.3	19.0	57.4	AN/ADN	α-токоферол, γ-токоферол, α-tocopherol, γ-tocopherol	38, 42, 44
² <i>L. stelleroides</i> Planch.	2.5–3/1.5–2.0	25.3	3.9	1.7	17.8	3–9 24.0	51.1	AN/ADN	α-токоферол, γ-tocopherol	42, 44, 38
³ <i>L. bienne</i> Mill.	3.5–4.0/3	–	9.6	7.4	25.9	10.2	46.7	FF	–	16, 38
² <i>L. usitatissimum</i> L. только в культуре	4.5–5.0/3	32.9–37.2	5–6 8.1	3–6 5.7	19–29 24.7	14–18 12.1	45–52 49.3	DBBL	α-токоферол, γ-токоферол, α-tocopherol, γ-tocopherol	13, 15, 16, 38, 39, 44
¹ <i>L. narbonense</i> L.	2.5–3.0/1.5	23.0	4.4	2.5	11.4	28.3	52.8	–	α-токоферол, γ-токоферол, α-tocopherol, γ-tocopherol	44
² <i>L. marginale</i> A. Cunn. ex Planch.	2.5–3.0/1.5	–	8.2	5.6	17.6	10.7	57.6	–	–	16
² <i>L. decumbens</i> Desf.	3.5–4.0/2.5	18.7	6.6	2.8	17.7	14.3	57.3	0	γ-токоферол, δ-токоферол, γ-tocopherol, δ-tocopherol	44, 38
² <i>L. grandiflorum</i> Desf.	3.5–4.0/2.5	до 23.95	6.0	3.9	18.8	13.9	56.6	0 (семена) AN/AND (каллус)	γ-токоферол, γ-tocopherol	42, 44, 38, 56
¹ <i>L. flavum</i> L.	2.5–3.0/1.5	до 27.7 26.6–31.9	4.6 8.4	2.3 4.7	18.3 26.1	55.1 37.9	18.1 22.7	AT	α-токоферол, γ-токоферол, α-tocopherol, γ-tocopherol	42, 44, 16

Таблица 2. Продолжение

¹ <i>L. thrasicum</i> Degen	2.5–3.0/1.5	25.3–29.7	4.5–4.9	1.8–2.5	15.9–18.9	55.5–57.2	16.1–19.4	AT	α-токоферол, γ-токоферол α-tocopherol, γ-tocopherol	44, 38
⁴ <i>L. usranicum</i> (Griseb. ex Planch.) Czern.	2.9–3.0/1.5	до 33.5	–	–	–	–	–	–	–	42
⁴ <i>L. uralense</i> Juz.	2.5–3.0/1.5	до 27	–	–	–	–	–	–	–	42
⁴ <i>L. tauricum</i> Willd.	3.0–3.5/ 2.0–3.0	27.6–30.9	4.2–4.6	1.8–2.1	17.9–18.3	54.2–58.0	15.3–19.3	AT	α-токоферол, γ-токоферол α-tocopherol, γ-tocopherol	44, 38
⁴ <i>L. szemljajevii</i> Klok.	2.5–3.0/1.5	до 38.6	–	–	–	–	–	–	–	42
⁴ <i>L. elegans</i> Spruner ex Boiss.	2.5–3.0/1.5	29.2	4.6	2.2	18.8	56.0	16.7	AT	α-токоферол, γ-токоферол α-tocopherol, γ-tocopherol	44, 38
⁴ <i>L. capitatum</i> Kit. ex Schult.	2.9–3.0/1.5	22.53 30.2	4.1	2.2	18.9	56.7	16.1	AT	α-токоферол, γ-токоферол α-tocopherol, γ-tocopherol	46, 44, 38
¹ <i>L. campanulatum</i> L.	2.9–3.0/1.5	32.5	4.6	1.9	17.1	55.7	18.7	AT	α-токоферол, γ-токоферол α-tocopherol, γ-tocopherol	44, 38
² <i>L. nodiflorum</i> L.	2.5/1.5	32.0–32.7	7.1–7.6	2.6–2.8	28.7–35.4	49.4–55.1	4.2–4.3	AT	α-токоферол, γ-токоферол α-tocopherol, γ-tocopherol	44, 38
¹ <i>L. hirsutum</i> L.	2.5–3/1.5	до 32.4 28.7	3.0–3.6 6.5	1.1–1.3 2.7	7.1–9.5 22.5	53 23.9 17.1	61.7–63.8 48.7	AN/ADN	γ-токоферол, δ-токоферол γ-tocopherol, δ-tocopherol	42, 44, 16, 38

Таблица 2. Окончание

¹ <i>L. lanuginosum</i> Juz.	2.5–3.0/1.5	до 24.5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	42
⁴ <i>L. suffruticosum</i> L.	2–3/1.0–1.5	29.1	4.4	2.3	7.8	80.7	3.8	0	γ-токоферол γ-tocopherol	–	–	44, 38
¹ <i>L. tenuifolium</i> L.	2–3/1.0–1.5	28.8–32.5	4.1–4.7 5.8	2.0–2.5 5.4	8.4–12.5 8.3	67–69 78.1–81.4 69.7	1.8–3.4 3.1	0	α-токоферол, γ- токоферол α-tocopherol, γ-tocopherol	–	–	42, 44, 16, 38
² <i>L. corymbulosum</i> Reichenb.	1.4–1.7/ 0.6–0.7	до 25.27	–	–	–	–	–	–	AN/ADN, AT, DBBL	–	–	42, 38
² <i>L. strictum</i> L.	1.5–1.7/ 0.6–0.8	–	11.7	6.3	13.4	41.2	27.3	–	–	–	–	16
² <i>L. trigynum</i> L.	1.1–1.2/ 0.2–0.5	30.7	5.7	2.4	6.9	28.6	54.9	AT	γ-токоферол, δ- токоферол γ-tocopherol, δ-tocopherol	–	–	44
² <i>L. aristatum</i> Engelm.	1.1–1.2/ 0.2–0.5	–	7.7	3.3	15.0	64.6	9.3	–	–	–	–	16
² <i>L. hudsonioides</i> Planch.	1.1–1.2/ 0.2–0.5	–	9.2	3.7	21.5	62.9	2.7	–	–	–	–	16
² <i>L. catharticum</i> L.	1–1.5/0.5	до 25.6	11.4	7.1	27.3	25.9	28.4	AT, DBBL	–	–	–	42, 16, 38

Примечание. Прочерк означает отсутствие данных. 0 – не обнаружено достаточного для анализа количества лигнанов.

PA – пальмитиновая кислота, SA – стеариновая, OA – олеиновая, LA – линолевая и ALA – α-линоленовая кислоты. Если данные по содержанию отдельных жирных кислот обнаружены в разных источниках, они приводятся в разных строках: в первой – содержание кислот по данным П.Д. Соколова [42], во второй – по данным L. Velasco и F. Goffman [44], в третьей – N.S. Plaha с соавторами [16].

AN/AND – лигнаны арилнафталинового/арилдигидронафталинового типа; AT – лигнаны арилтетралинового типа; DBBL – лигнаны дибензилбутиролактонового типа; FF – фуруранолигнаны.

Notes. A dash means the absence of the component. 0 – the amount of lignans sufficient for analysis was not detected.

PA – palmitic acid, SA – stearic acid, OA – oleic acid, LA – linoleic acid and ALA – α-linolenic acid. If data on the content of individual fatty acids are found in different sources, they are given in different lines: in the first – the acid content according to P.D. Sokolov [42], in the second – according to L. Velasco and F. Goffman [44], in the third – N.S. Plaha et al. [16].

AN/AND – Arylnaphthalen/-dihydronaphthalene lignans; AT – ariltetraline lignans; DBBL – dibenzylbutyrolactone lignans; FF – furofuran type lignans.

использовать семена, отношение $n-6/n-3$ ПНЖК в которых ниже 4.0 [16, 18].

Т.Ж. Schmidt с соавторами [38, 39] исследовали 42 вида (с подвидами и разновидностями) рода *Linum* и выявили в их семенах 24 типа лигнанов. По содержанию лигнанов, относящихся к тому или иному типу, Т.Ж. Schmidt с соавторами разделяют исследованные виды на группы. Так, этими авторами были отмечены виды, содержащие в качестве преобладающих лигнаны арилнафтаденового типа (AN, самый известный представитель — юстицидин В); виды с основными лигнанами арилтетралинового типа (AT, подофиллотоксин и его производные); и два вида, а именно *L. usitatissimum* и его ближайший родственник, *L. bienne* Mill., содержащие в качестве основных лигнанов дибензилбутиролактоны (DBBL) и фуруфураны (FF) соответственно [38, 39].

Выявлено, что лигнаны накапливаются не только в семенах, но и в других органах представителей рода *Linum* [34, 35, 48, 49]. Удалось подобрать оптимальные условия для увеличения содержания вторичных метаболитов в культурах тканей дикорастущих видов этого рода. Показано, что для выращивания культуры разных тканей *in vitro* для видов рода *Linum* хорошо подходит безгормональная среда Murashige и Skoog (MS; фотопериод 12 ч) с разными модификациями [50].

Для некоторых дикорастущих видов рода *Linum* изучен жирокислотный состав [16, 42, 44] масла. В надземных частях некоторых дикорастущих представителей рода *Linum* обнаружены: белки, витамины, алкалоиды, флавоноиды, сапонины, кумарины, дубильные вещества, пигменты, лигнаны [42–47]. Витамины обнаружены не только в семенах (витамины А, В₂, Е), но также в листьях *L. perenne* (витамин С) и надземных частях *L. ausrtiacum* (витамины С, Е, Р) [42, 43]. Из цветков *L. perenne*, *L. ausrtiacum*, *L. hirsutum*, *L. pubescens*, *L. tenuifolium* и *L. catharticum* выделено эфирное масло [42, 65].

СЕКЦИЯ *ADENOLINUM* (REICHENB.) JUZ.

(в полном объеме содержит 28 видов [41])

Слизесодержащие клетки семенной кожуры и эпидермы листьев. Изучено строение слизесодержащих клеток листьев и семян *L. austriacum* и *L. perenne*, относящихся к этой секции [7]. В листьях *L. perenne* обнаружено достаточно редкое явление: слизь находится не только около

внутренней, но еще и у наружной стенки клеток в виде тонкой полосы. В семенах *L. austriacum* и *L. perenne* в слизи на полутонких срезах можно обнаружить 3 слоя, которые не разделены клеточной стенкой. Кремний в слизи, а также в клеточных стенках слизесодержащих клеток листьев *L. austriacum* и *L. perenne* обнаружен в виде отдельных микрокристаллов или их групп. В слизепроизводящих клетках семян соединения кремния в кристаллической форме обнаружены также в клеточных стенках и в цитоплазме *L. austriacum*, а также в выростах наружных клеточных стенок у *L. perenne*. Соединения кремния в аморфной форме обнаружены в слизи семян *L. perenne*.

Компонентный состав семян более или менее подробно изучен у 9 представителей этой секции (см. табл. 2, 3). У некоторых видов, например, *L. austriacum* и *L. perenne*, в разных источниках приводятся разные значения содержания жирных кислот. Как правило, отношение содержания линолевой кислоты (LA) к α -линоленовой кислоте (ALA) у всех видов секции, кроме *L. macrorrhizum* Juz. (= *L. mesostylum* Juz.), меньше 4.0 и колеблется в пределах 1.8–2.9. Согласно исследованию Ф. Oppedisano et al. [18], семена всех исследованных видов секции, кроме *L. macrorrhizum*, можно использовать в пищу без риска осложнений сердечно-сосудистых заболеваний.

Лигнаны. В литературе встречаются сведения разной полноты о компонентном составе надземных частей 14 видов из этой секции. В работах Т.Ж. Schmidt с соавторами [38, 39] изучены семена 8 видов (*L. perenne*, *L. austriacum*, *L. lewisii*, *L. alpinum*, *L. leonii*, *L. meletonis*, *L. altaicum* и *L. glaucum*), которые мы относим к секции *Adenolinum*. Как показали исследования [38, 39, 51–53], в надземных и подземных органах этих видов в основном продуцируются лигнаны арилнафтаденового типа, из которых самым распространенным и хорошо изученным является юстицидин В (4,5-диметокси-3',4'-метилendioкси-2,7'-циклолигна-7,7'-диено-9,9'-лактон) (рис. 1). Впервые юстицидин В был выделен из клеточных культур корней *L. austriacum* [50].

Отметим, что у некоторых представителей секции *Adenolinum* обнаружены лигнаны и других типов, но в небольших количествах. Так, в семенах *L. perenne*, *L. austriacum* и *L. meletonis*, помимо подавляющего большинства лигнанов арилнафталинового типа, обнаружено также не-

Таблица 3. Компонентный состав надземных и подземных частей дикорастающих представителей рода *Linum*
 Table 3. Component composition of aboveground and underground parts of wild *Linum* species

Вид Species	Белки Proteins	Цианогенетические глюкозиды Cyanogenetic glucosides	Эфирное масло Essential oil	Алкалоиды Alkaloids	Флавоноиды Flavonoids	Сапонины Saponins	Кумарины Coumarins	Дубильные вещества Tannins	Пигменты Pigments	Литературные источники Literature
<i>L. austriacum</i> L.	–	–	+	+ (1)	–	–	–	–	+	42
<i>L. perenne</i> L.	25%	линамарин, линустатин linamarin, linustatin	+	+ (1)	+ (1c)	–	–	–	–	42, 45
<i>L. baicalense</i> Juz.	+	–	–	–	–	–	–	–	–	42, 43
<i>L. komarovii</i> Juz.	–	–	–	–	+ (1c)	–	–	–	–	42
<i>L. pallescens</i> Bunge	–	–	–	0.09% (1)	–	–	–	–	–	42
<i>L. amurense</i> Alef.	–	–	–	–	–	+ (1) + (2)	+	–	–	71
<i>L. flavum</i> L.	–	–	–	+ (1)	+	–	–	–	–	42
<i>L. hypericifolium</i> Salsb.	–	–	–	0.75% (1)	+	+ (2)	–	–	–	42
<i>L. pubescens</i>	–	–	+	–	–	–	–	–	–	65
<i>L. hirsutum</i> L.	–	–	–	+ (1)	+	–	–	–	–	42
<i>L. heterosepalum</i> Regel	–	–	–	0.06% (1) 0.06% (2)	–	+ (2)	–	–	–	42
<i>L. olgae</i> Juz.	–	–	–	0.2 (1a) 1.13 (1b, 1c)	–	+ (1c)	+ (1b, 1c)	+ (1c)	–	42
<i>L. tenuifolium</i> L.	–	–	+	–	–	–	–	–	–	42
<i>L. catharticum</i> L.	0.5%	–	0.15%	–	–	–	–	–	2%	42

Примечание. 1 – в надземной части, 1a – в стеблях, 1b – в листьях, 1c – в цветках, 2 – в подземной части. Проверка означает отсутствие данных.
 Notes. 1 – in the aboveground parts: 1a – in stems, 1b – in leaves, 1c – in flowers, 2 – in the underground parts. A dash means the absence of the component.

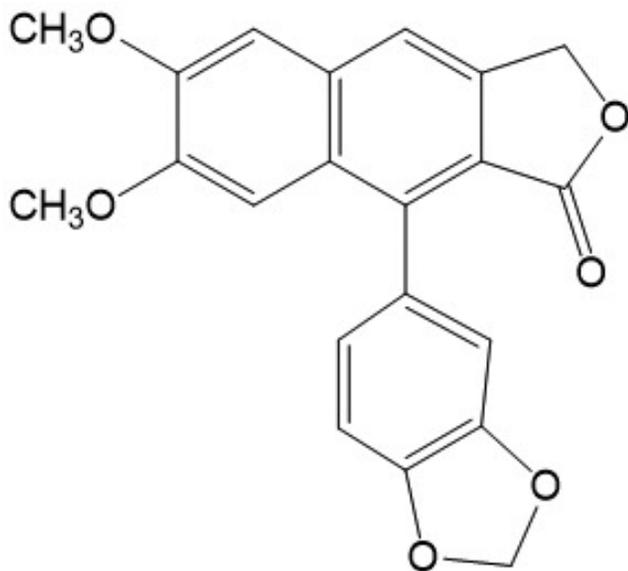


Рис. 1. Структура юстицидина В.
Fig. 1. Structure of justicidin B.

значительное количество лигнанов арилтетралинового и дибензилбутиролактонового типов (см. табл. 2). Известно также, что в культуре клеток корней *in vitro* *L. perenne* обнаружены юстицидин В, изоюстицидин В, ретрогелиоксантин, линоксепин, дифиллин (арилнафталиновый тип лигнанов) и лигнан арилтетралинового типа — 6-метоксиподофиллотоксин (6-MPTOX) [51, 52]. С другой стороны, в культуре клеток волосистых корней этого вида *in vitro*, юстицидина В накапливается до 37 мг/г от массы сухого материала. Это значение, по крайней мере, в 2–3 раза выше, чем в культурах *in vitro* корней *L. austriacum* [50, 53]. Клеточные культуры *L. austriacum* продуцируют разное количество юстицидина В. Так, выявлено, что волосистые корни (через 30 дней), корневища (через 30 дней), а также суспензия (через 12 дней) и каллус (через 30 дней), полученные из проростков, могут давать, соответственно, 16.9, 12.5, а также 6.7 и 2.9 мг/г юстицидина В от массы сухого материала. Базальную среду MS с 0.4 мг/л нафталинуксусной кислоты (α -NAA) в качестве единственного регулятора роста растений сравнивали со средой MS, содержащей 1 мг/л α -NAA, 0.5 мг/л кинетина, 0.5 мг/л 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты (2,4-D) и 15% (v/v) кокосового молока. В клеточных суспензионных культурах *L. austriacum* использование α -NAA в качестве единственного регулятора привело к увеличению накопления юстицидина В в 3.7 раза [50].

T.J. Schmidt с соавторами [38] не обнаружили в семенах *L. glaucum* достаточного для анализа количества лигнанов. А. Mohagheghzadeh с соавторами [54], изучавшие компонентный состав каллусных культур и культур проростков *L. glaucum in vitro*, обнаружили лигнаны. Авторы заключили, что *L. glaucum* по своему компонентному составу близок к *L. austriacum*. Изучение гербарных материалов, включая типовой, по этим двум видам показало, что *L. glaucum* не заслуживает статуса отдельного вида, его следует рассматривать как подвид *L. austriacum* — *L. austriacum* subsp. *glaucescens* (Boiss.) P.H. Davis [41].

Известно, что для большинства изученных видов (*L. altaicum*, *L. lewisii*, *L. komarovii*, *L. anglicum*, *L. alpinum* и *L. leonii*) секции *Adenolinum* содержание юстицидина В в семенах составляет 0.1–1 мг/г, а у *L. extraaxillare* и *L. pallescens* — 1–3 мг/г от массы сухого материала [39].

СЕКЦИЯ LINUM

(типичная подсекция рода, сюда относится и *L. usitatissimum*)

Секция в своем полном объеме насчитывает около 50 видов, достаточно неоднородна: ее представители хорошо различаются между собой по ряду морфологических признаков, типу жизненной формы и своему хромосомному набору [1]. Данные по компонентному составу семян представителей этой секции представлены в таблице 2. Как правило, отношение LA с n-6 к ALA с n-3 у всех изученных видов секции, кроме *L. bienne* и *L. narbonense*, больше 4.0, поэтому использовать их семена в пищу нужно с осторожностью (большая нагрузка на сердечно-сосудистую систему).

Обнаруженные в литературе сведения по содержанию и накоплению лигнанов у видов секции *Linum* также фрагментарны. Больше всего получено данных о лигнанах, накапливаемых в семенах 6 представителей (*L. monogynum* Hort. ex Rchb., *L. olympicum* Boiss., *L. bungei* Boiss., *L. bienne*, *L. decumbens* и *L. grandiflorum*) этой секции, в исследовании T.J. Schmidt с соавторами [38]. Большинство из исследованных видов содержало в качестве основных лигнаны арилнафталинового типа, чаще всего — юстицидин В. Известно, что максимальный выход юстицидина В в каллусных культурах клеток *L. narbonense* составил 1.57 мг/г от массы сухого материала [34]. В семенах *L. decumbens* юстицидина В содержится

менее 0.1 мг/г от массы семян [55]. В каллусных клеточных культурах *L. grandiflorum* накапливаются лигнаны арилнафталинового типа [56]. Отметим, что Т.Ж. Schmidt с соавторами [38] не обнаружили в семенах *L. grandiflorum* достаточного для анализа количества лигнанов. Не обнаружены лигнаны и в семенах *L. monogynum* [38].

Т.Ж. Schmidt с соавторами [38] выяснили, что семена *L. usitatissimum* содержат в качестве характерного лигнана сезоизолярицирезинол диглюкозид (SDG). В семенах *L. bienne* (близкого дикорастущего родственника льна культурного) обнаружены фуруфуранолигнаны (FF). Представители этого типа лигнанов не были обнаружены больше ни у одного из исследованных дикорастущих представителей рода *Linum*, относящихся к разным секциям [38]. С другой стороны, каллусная культура *L. bienne* не продуцирует лигнаны арилтетралинового типа [54]. Авторы отмечают, что промежуточные соединения между фуруфуранами (рис. 2) и дибензилбутиролактонами, такие, например, как дибензилбутансекоизолярицирезинол, накапливаются в виде диглюкозидов в семенах *L. usitatissimum*. Таким образом, *L. usitatissimum* и *L. bienne* по типу накапливаемых в них лигнанов, являются уникальными [38].

СЕКЦИЯ *STELLEROLINUM* JUZ. EX PROBAT.

L. stelleroides ранее рассматривался в группе льнов с голубыми цветками, но критическая обработка его морфологических признаков и признаков генома подтверждают его обособленное положение в системе рода *Linum* [57]. Отношение содержания линолевой кислоты (LA) к α -линоленовой кислоте (ALA) у всех видов секции меньше 4.0 (2.1). Единственный представитель этой секции также накапливает лигнаны арилнафталинового типа [38]. Так, в семенах *L. stelleroides* обнаружен юстицидин В в количестве до 0.1–1 мг/г от массы семян [49].

СЕКЦИЯ *SYLLINUM* GRISEB.

В своем полном объеме насчитывает до 15 видов, достаточно неоднородна: ее представители хорошо различаются между собой по ряду морфологических признаков и типу жизненной формы.

Изучено строение слизесодержащих клеток листьев и семян *L. flavum* и *L. czernjajevii* Клок., относящихся к этой секции [7]. У *L. czernjajevii*,

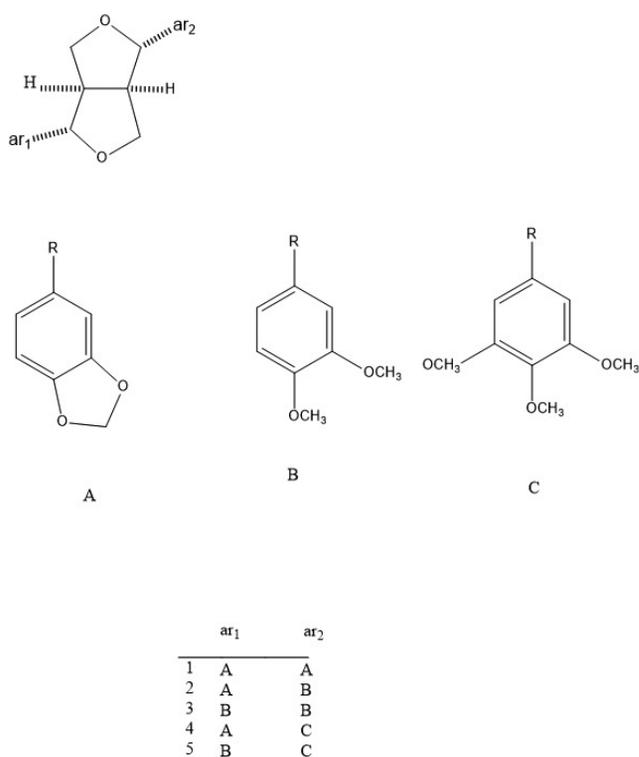


Рис. 2. Структурная формула фуруфуранолигнанов [38].
Fig. 2. Structure of furofuran lignans [38].

имеющего опушенные листья, слизь обнаружена не только в клетках эпидермы, но и в базальных частях волосков. Слизь неоднородна, в ней хорошо видны слои. Кремний в слизи, а также в клеточных стенках слизесодержащих клеток листьев *L. flavum* обнаружен в виде отдельных микрокристаллов или их групп. В слизеобразующих клетках семян соединения кремния в кристаллической форме обнаружены в слизи и цитоплазме у *L. flavum*, в слизи и клеточных стенках – у *L. czernjajevii*. Кроме того, у *L. czernjajevii* в слизеобразующих клетках эпидермы листьев имеется слой в виде тонкой полосы, образованный кристаллическим кремнием. Соединения кремния в аморфной форме обнаружены в клеточных стенках листьев *L. czernjajevii* [7].

Сведения о компонентном составе семян представителей этой секции также фрагментарны (см. табл. 2). Интересно отметить, что, в отличие от представителей всех остальных секций, у которых максимальным содержанием отличается LA, а ALA накапливается в меньшем количестве, представители секции *Syllinum* отличаются максимальным содержанием ALA, а LA содержат в меньшем количестве. Такое же содержание этих жирных кислот отмечено еще для

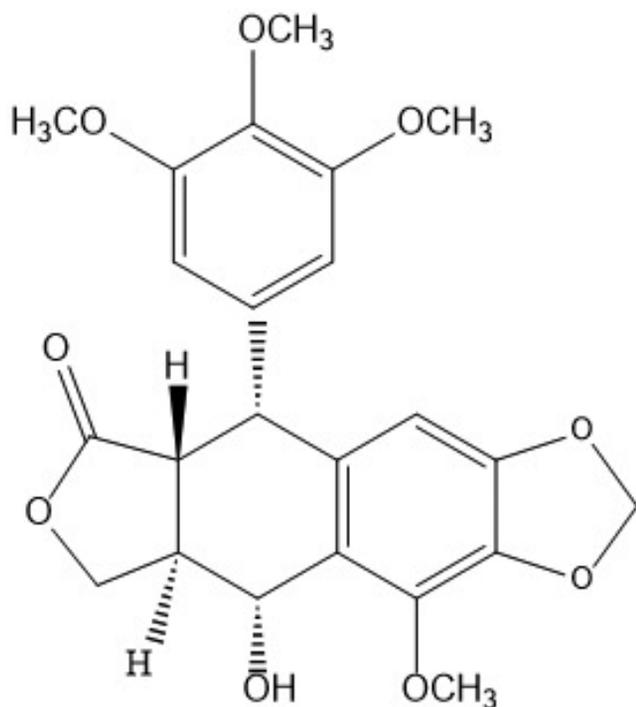


Рис. 3. Структурная формула 6-метоксиподофиллотоксина.
Fig. 3. Structure of 6-methoxypodophyllotoxin.

представителей секции *Linopsis*. Тем не менее, отношение ALA к LA у исследованных представителей секции *Syllinum* не превышает 4,0, колеблется в районе значений 3. *L. uralense* Juz. рассматривается нами как подвид *L. ucranicum* Czern. [42].

Больше сведений обнаружено о лигнанах, накапливаемых в надземных и подземных органах представителей этой секции [38, 39, 48, 55, 58–61]. Т. J. Schmidt с соавторами [38, 39] исследовали семена 17 представителей (включая подвиды) этой секции. Ими в семенах, помимо разных лигнанов арилнафталинового типа, еще обнаружены лигнаны арилтетралинового и дибензилбутиролактонового типа, но в незначительных количествах [38]. Согласно сводке “Растительные ресурсы России” [48], *L. flavum* содержит фенолы и их производные: кониферин, конифериловый спирт; лигнаны: 7,6-дигидроксiburсехернин, пинорезинол, матаирезинол, ларицирезинол, секоизоларицирезинол, деметоксисекоизоларицирезинол, α -пельгатын, β -пельгатын, 5-метоксиподофиллотоксин; *L. tauricum* из лигнанов содержит 41-деметил-6-метоксиподофиллотоксин. Из дихлорметанового экстракта семян *L. flavum* var. *compactum* методом колоночной хроматографии был выделен 6-метоксиподофиллотоксин-7-О-*n*-гексаноат [58]. А. J. Broomhead

и Р. М. Dewick [59] из экстрактов *L. flavum*, *L. flavum* var. *compactum* и *L. capitatum* Kit. ex Schult. выделили большие количества цитотоксичных арилтетралиновых лигнанов, структурно связанных с подофиллотоксином: 5-метоксиподофиллотоксин, его глюкозид и ацетат являются основными компонентами как корней, так и стебля/листьев *L. flavum* и *L. flavum* var. *compactum*, корни содержат до 3,5% этих соединений от массы сухого сырья. Было показано, что 5-метоксиподофиллотоксин и его глюкозид были обнаружены в корнях *L. capitatum*. Стебли и листья этого вида продуцируют α - и β -пельгатыны, а также их 5-О-глюкозиды. Конифериловый спирт и кониферин присутствовали во всех образцах исследованных растений.

Из надземных частей *L. mucronatum* subsp. *orientale* впервые выделен 6-MeO- α -пельгатын [60]. С использованием высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ-ESI /MS и ВЭЖХ-UV /DAD) подробно изучен компонентный состав надземных частей представителей секции *Syllinum* (*L. tauricum* subsp. *tauricum*, subsp. *serbicum*, subsp. *bulgaricum*; *L. linearifolium*; *L. elegans*; *L. flavum* subsp. *sparsiflorum*, *L. capitatum* var. *laxiflorum*), произрастающих в Болгарии [61]. Всего было идентифицировано 22 различных лигнана, в основном арилтетралинового типа, из которых основным является 6-метоксиподофиллотоксин (рис. 3) и его глюкозид (присутствовали во всех образцах). Из культуры клеток придаточных корней *L. dolomiticum* Vobráš были получены подофиллотоксин, 6-метоксиподофиллотоксин и 6-метоксиподофиллотоксин-7-О- β -глюкозид [62].

СЕКЦИЯ *TUBILINUM* SVETLOVA

L. nodiflorum L. – единственный представитель этой секции, ранее рассматривался вместе с другими желтоцветковыми представителями в секции *Syllinum*. Как показали L. Velasco и F. Goffman [44], по компонентному составу семян *L. nodiflorum* отличается от представителей этой секции.

В семенах *L. nodiflorum*, помимо разных лигнанов арилнафталинового типа, еще обнаружены лигнаны арилтетралинового и дибензилбутиролактонового типа, но в незначительных количествах [38]. Суспензионные культуры растительных клеток *L. flavum*, *L. nodiflorum* и *L. album* использованы для характеристики роста

и продукции цитотоксических лигнанов, а также для изучения биосинтеза этих лигнанов. Показано, что в культуре клеток *L. nodiflorum* всего за девять дней культивирования содержание 6-метоксиподофиллотоксина может достичь до 1.7% от массы сухого материала. Биосинтез подофиллотоксина и 6-метоксиподофиллотоксина следует за образованием первого арилтетралинового лигнана дезоксиподофиллотоксина. Гидроксилирование в положении 7 дезоксиподофиллотоксин-7-гидроксилазой приводит к образованию подофиллотоксина. Гидроксилирование в положении 6 монооксигеназой цитохрома P450 дезоксиподофиллотоксин 6-гидроксилазой приводит к образованию β -пельтатина, который далее метилируется S-аденозилметионином: β -пельтатин 6-O-метилтрансферазой до β -пельтатин-метилового эфира, а затем гидроксилируется до 6-метоксиподофиллотоксина. Как подофиллотоксин, так и 6-метоксиподофиллотоксин сохраняются в вакуолях в виде глюкозидов. Определенные ферменты этих превращений были выделены и охарактеризованы из клеточных культур изученных видов рода *Linum* [63]. Показано также, что накопление 6-метоксиподофиллотоксина в культурах клеток *L. nodiflorum* можно значительно увеличить [64]. Так, было исследовано влияние синтетических элиситоров инданоил-изолейцина и метилжасмоната (MeJA) на накопление и биосинтез лигнанов в клеточных суспензионных культурах *L. nodiflorum*. Показано, что выработка 6-метоксиподофиллотоксина (6-MPTOX) может быть увеличена более чем в десять раз, максимальное содержание достигает более 2.5% от массы сухого материала. Максимальный выход 6-MPTOX был достигнут при введении 50 мкм синтетических элиситоров на четвертый день и экстрагировании продуктов на десятый день периода культивирования. Помимо 6-MPTOX в культурах, обработанных элиситором, обнаружился дополнительный лигнан. Его структуру выяснили с использованием измерений ЯМР в формате 1D и 2D и выявили его идентичность 5'-деметокси-MPTOX (5'-dMPTOX). Среднее содержание 5'-dMPTOX составляло более 5% от массы сухого материала. Метилжасмонат оказывал умеренное стимулирующее действие на клетки *L. nodiflorum*, содержание MPTOX и 5'-dMPTOX достигало 1.4 и 2.1% от массы сухого материала соответственно. Активность дезоксиподофиллотоксин-6-гидроксилазы и бета-пельтатин-6-O-метилтрансферазы, двух ферментов,

участвующих в биосинтезе MPTOX, была увеличена в обработанных культурах в 21.9 и 14.6 раз соответственно [64].

СЕКЦИЯ *DASYLINUM* (PLANCH.) JUZ.

Изучено строение слизесодержащих клеток листьев и семян *L. hirsutum* L. [7]. У *L. hirsutum*, имеющего опушенные листья, слизь обнаружена не только в клетках эпидермы, но и в базальных частях волосков. В слизи на полутонких срезах можно выделить 2 слоя, не разделенных клеточной стенкой. Кремний в слизи, а также в клеточных стенках слизесодержащих клеток листьев обнаружен в виде отдельных микрокристаллов или их групп. Крупные кристаллы кремния были обнаружены только в семенах *L. hirsutum* в дополнительной клеточной стенке, отделяющей цитоплазму от слизи. Эти кристаллы имеют продолговатую форму, расположены вдоль клеточной стенки и занимают две трети ее толщины. Соединения кремния в аморфной форме обнаружены в наружной клеточной стенке в семенах *L. hirsutum* [7].

Летучие компоненты надземных цветущих частей *L. pubescens* Willd. ex Schult. были собраны методом гидродистилляции и проанализированы методом газовой хроматографии (GC и GC/MS). Анализ позволил идентифицировать 68 компонентов в эфирном масле этого вида, из которых в качестве основных компонентов были обнаружены геранилизовалерат (18.93%), лауриновая кислота (12.07%), гермакрен D (10.61%), декановая кислота (8.07%), 6,10,14-триметил-2-пентадеканон (5.02%) и 1-гексанол (4.99%) [65].

L. viscosum L. не содержал определяемых количеств лигнанов при выбранных условиях аналитических исследований [38].

СЕКЦИЯ *MACRANTHOLINUM* JUZ.

К этой секции относят два вида рода *Linum* из Ср. Азии: *L. olgae* Juz. и *L. heterosepalum* Regel. В народной медицине их применяют при кишечных заболеваниях и лечении ожогов [42]. Дополнительные данные приводятся в табл. 3.

СЕКЦИЯ *LINOPSIS* (REICHENB.) ENGELM.

Очень интересная и неоднородная, с точки зрения систематики и компонентного состава, секция. Насчитывает в полном объеме около

40 видов, большая часть которых распространена в Европе и Америке [1, 66].

Изучено строение слизесодержащих клеток листьев и семян *L. tenuifolium* L. [7]. Слизесодержащие клетки находятся как в верхней, так и в нижней эпидерме листьев и располагаются поодиночке или небольшими группами; семенная кожура полностью состоит из этих клеток. Слизь на полутонких срезах однородная, слоев не выявлено. Интересно отметить, что кремний у *L. tenuifolium* обнаружен только в крахмальных зернах клеток мезофилла листьев и только в аморфной форме [7].

Сведения о компонентном составе семян представителей этой секции фрагментарны (табл. 2). Представители этой секции, так же, как и виды из секции *Syllinum*, отличаются от представителей других секций содержанием ALA и LA. Кроме того, отношение ALA к LA у большинства изученных видов этой секции сильно превышает требуемый показатель 4.0. Исключения составляют *L. trigynum* L. и *L. strictum* L. Семена этих видов можно употреблять в пищу без риска сердечно-сосудистых осложнений.

L. suffruticosum L. не содержал определяемых количеств лигнанов при выбранных условиях аналитических исследований [38]. В каллусах и проростках *L. tenuifolium* обнаружены лигнаны

арилнафталинового типа. Длина проростков *L. tenuifolium* в темноте была значительно выше ($p < 0.01$), чем в условиях освещения [54].

В семенах *L. trigynum* обнаружены лигнаны арилнафталинового, арилтетралинового и дибензилбутиролактонового типов [38]. В экстрактах этого вида (PE, CHCl₃, AcOEt и n-BuOH) идентифицировали флавоноиды (40 соединений), фенольные кислоты (18) и их производные (19 соединений) [67]. В семенах *L. corymbulosum* Reichenb. обнаружены лигнаны арилнафталинового, арилтетралинового и дибензилбутиролактонового типов [38]. U. Bayindir с соавторами [68] установили, что биологически активный лигнан (–)-хинокинин (C₂₀H₁₈O₆; (3R,4R)-3,4-Бис(бензо[d][1,3]диоксол-5-илметил)дигидрофуран-2(3H)-он) может быть выделен из культур *in vitro* *L. corymbulosum* (рис. 4).

SUBGENUS *CATHARTOLINUM* (REICHENB.) SVETLOVA

Изучено строение слизесодержащих клеток листьев и семян единственного представителя этого подрода – *L. catharticum* L. [7]. Следует отметить, что в слизесодержащих клетках листьев *L. catharticum* обнаружена дополнительная клеточная стенка, разграничивающая 2 слоя слизи, что больше не было обнаружено ни у одного другого из изученных видов. В семенах *L. catharticum* имеются 2 разновидности слизепроизводящих клеток, различающиеся размерами: более крупные (14.2 мкм в высоту) и более мелкие (4.1 мкм в высоту). В обоих случаях количество слизи незначительное. Кремний в клеточных стенках слизесодержащих клеток листьев обнаружен в виде отдельных микрокристаллов или их групп. В слизепроизводящих клетках семян соединения кремния в кристаллической форме обнаружены в цитоплазме. Соединения кремния в аморфной форме обнаружены в слизи клеток эпидермы листьев *L. catharticum*.

Компонентный состав семян этого вида приведен в таблицах 2 и 3. У *L. catharticum* зафиксирован самый высокий уровень (27.0%) олеиновой кислоты [16]. В надземных частях *L. catharticum* обнаружены углеводы и родственные соединения [42]. В семенах *L. catharticum*, помимо разнообразных лигнанов арилтетралинового типа, у образцов из Швеции и Ирана обнаружены еще лигнаны дибензилбутиролактонового типа, но в незначительных количествах [38].

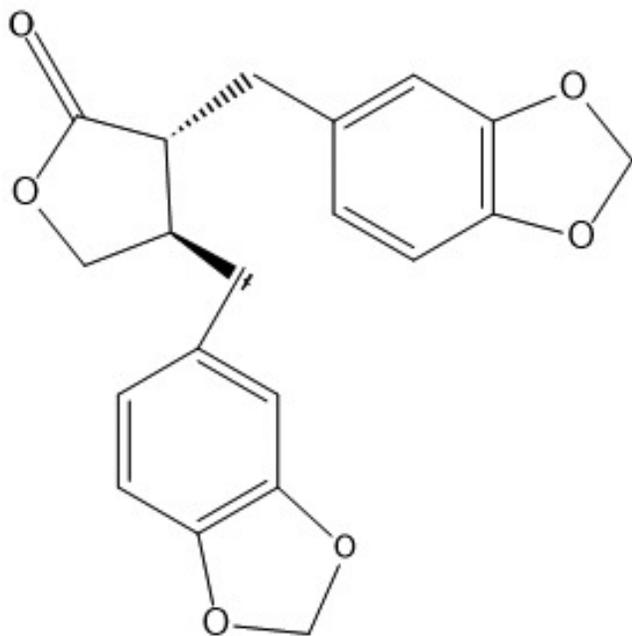


Рис. 4. Структурная формула (–)-хинокинина.
Fig. 4. Structure of (–)-hinokinin.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ДИКОРАСТУЩИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *LINUM*

Лен используется в восточной и европейской медицине с давних времен. В тибетской медицине виды рода *Linum*, известные под названием “zar-ma”, применяют как противокашлевое, седативное и мочегонное средство. Используют масло, надземную часть *L. usitatissimum* и *L. perenne*. У *L. baicalense* Juz., по одним сведениям, используют семена и надземную часть, по другим – только его цветки [42, 69–71]. В Китае, Европе и Индии семена льна считают мягчительным и противовоспалительным средством, используемым при гастрите, поносе, геморрое, расстройствах менструального цикла [71].

L. perenne применяют как отхаркивающее средство; используют при неврастении, олигурии; в китайской медицине – как обволакивающее, противовоспалительное, и при диарее. В Монголии и Индии жирное масло, семена и надземную часть *L. baicalense* применяют местно, в виде растирания при невралгических болях, миозитах [42, 70].

В народной медицине семена *L. macrorhizum* используют при заболеваниях кишечника, высоким артериальном давлении, а масло при – ожогах, женских заболеваниях и лучевых поражениях кожи. Также, местные жители употребляют жирное масло семян в пищу, а семена используют как корм для птиц и скота. Жмых, в котором содержится до 30% протеина, – прекрасный корм для животных. *L. heterosepalum*, *L. olgae* и *L. altaicum* в народной медицине используют при кишечных заболеваниях и при ожогах [42, 72, 73].

СЕКЦИЯ *ADENOLINUM* (REICHENB.) JUZ.

Корни *L. austriacum* и *L. euxinum* Juz. (синоним *L. squamulosum* Rudolphi) в эксперименте проявляли дрожжестатическую активность [42]. Лигнаны дифиллин и юстицидин В, содержащиеся в надземных частях *L. perenne* и *L. austriacum*, проявляют противовирусную активность и эффективны против SARS-Cov-2 [74]. Каллусные и суспензионные культуры *L. narbonense* и *L. leonii*, благодаря наличию юстицидина В, проявляли цитотоксическую активность [49].

Для *L. stelleroides* (секция *Stellerolinum*) данные по биологической активности отсутствуют.

СЕКЦИЯ *LINUM*

Корни *L. nervosum* Waldst. et Kit. в эксперименте проявляли дрожжестатическую активность [42]. Каллусные клеточные культуры *L. grandiflorum* накапливают лигнаны арилнафталинового типа, экстракты которых проявляли в эксперименте антиоксидантную и противоопухолевую активности [56].

СЕКЦИЯ *SYLLINUM* GRISEB.

В эксперименте изучено обезболивающее воздействие мази, содержащей в составе 10%-й водный экстракт *L. album* L., на перелом дистального отдела лучевой кости [75].

Согласно сводке “Растительные ресурсы России” [48], водный экстракт корней *L. flavum* проявляет антибактериальную активность, а эфирный и спиртовой экстракты – антибактериальную и антифунгальную активности. В эксперименте 41-деметил-6-метоксиподофиллотоксин из *L. tauricum* оказывает цитотоксическое действие в отношении клеток линий HL-60, BV-173 и LAMA-84 [30]. Было показано, что метанольные экстракты из турецкого вида *L. arboreum* L. обладают сильной антиоксидантной активностью [76].

Для *L. nodiflorum* (секция *Tubulinum*) данные по биологической активности отсутствуют.

СЕКЦИЯ *DASYLINUM* (PLANCH.) JUZ.

Выделенное эфирное масло *Linum pubescens* проявляло высокую антимикробную активность в отношении грамположительных бактерий (*Bacillus cereus* ATCC 11778, *Enterococcus faecalis* ATCC 29212 и *Staphylococcus aureus* ATCC 2923) и проявляло умеренную антимикробную активность в отношении грамотрицательных бактерий (*Escherichia coli* ATCC 25922, *Enterococcus faecalis* ATCC 13048 и *Klebsiella pneumoniae* ATCC 10031) [65].

Для *L. olgae* и *L. heterosepalum* (секция *Macrantholinum*) данные по биологической активности отсутствуют.

СЕКЦИЯ *LINOPSIS* (REICHENB.) ENGELM.

Экстракты *Linum trigynum* (PE, CHCl₃, AcOEt и n-BuOH) проявляют высокую антиоксидантную активность благодаря наличию флавоноидов,

фенольных кислот и их производных [67]. Показано, что этилацетатные экстракты *L. numidicum* Murb. (EAELN) и *L. trigynum* (EAELT) проявляют противоопухолевую активность через остановку клеточного цикла и индукцию апоптоза клеточных линий PC3 и MDA-MB-231. EAELN обладал самой высокой антипролиферативной активностью в отношении линий PC3 ($IC_{50} = 133 \pm 5.7$ мкг/мл) и MDA-MB-231 ($IC_{50} = 157 \pm 2.8$ мкг/мл). EAELN также продемонстрировал лучшую апоптотическую активность, вызывая остановку клеточного цикла клеток PC3 в фазе G2/M, тогда как остановку в фазах G0/G1 и G2/M наблюдали после обработки EAELT. Профилирование экстрактов с помощью LC-HRMS/MS выявило присутствие известных соединений, которые могут быть ответственны за наблюдаемую противоопухолевую активность, таких как цикориевая кислота, висенин-2, витексин и подофиллотоксин- β -d-глюкозид. EAELN можно рассматривать как источник для лечения рака [77].

В экстрактах *Linum corymbulosum* обнаружен (–)-хинокинин, который оказался наиболее мощным средством против вируса гепатита В человека среди 25 протестированных соединений и обладает противовоспалительным и анальгетическим эффектами. Он проявляет значительную трипаноцидную активность в отношении *Trypanosoma cruzi*, возбудителя болезни Шагаса, проявляет антигенотоксическую активность в периферической крови крыс линии Вистар и антибактериальную и антифунгальную активности против *Candida albicans* [68].

Для *L. catharticum* (**Subgenus Cathartolinum**) данные по биологической активности отсутствуют.

Запасы сырья представителей рода *Linum* изучены недостаточно. В литературе обнаружены сведения о *L. macrorizum*, *L. amurense* (*L. perenne*) и *L. olgae*. По мнению Х.Х. Садикова [72], в Таджикистане запас растительного сырья более или менее достаточен только для *L. macrorizum*, для *L. olgae* — сырье собирается в недостаточном количестве. А. И. Шретер [71] отмечает, что сбор запасов сырья *L. amurense* (Дальний Восток) хотя бы до 1 т затруднителен.

Лигнаны часто извлекают из растений, которые в природных условиях характеризуются небольшим ареалом, небольшим числом особей в сообществе и очень низкими урожаями. Культуры тканей *in vitro* можно рассматривать в качестве инструмента для крупномасштаб-

ного производства полезных для медицины лигнанов. Определены условия, позволяющие увеличивать продуцирование лигнанов в культурах клеток *in vitro*. Для увеличения выработки вторичных метаболитов в клеточных культурах корней и культурах клеток каллуса некоторых видов рода *Linum* использовали метилжасмонат (MeJA). Так, в культурах клеток *in vitro* *L. lewisii* [78], *L. grandiflorum* [78, 79], *L. austriacum* [50], *L. perenne* [51, 79] и *L. thracicum* [81] удалось увеличить продукцию юстицидина В, а в культурах клеток *L. nodiflorum* — 6-метоксиподофиллотоксина [64]. Кроме того, показано, что некоторые дикорастущие виды хорошо поддаются интродукции [82–84] и введению в культуру *de novo* [78]. Используя эти сведения, можно ожидать расширение изучения состава дикорастущих представителей рода *Linum* с возможным дальнейшим использованием их в медицине.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обобщены сведения о компонентном составе и биологической активности семян или экстрактов 54 дикорастущих видов рода *Linum*, относящихся к 2 подродам и 8 секциям. Несмотря на то, что изучены представители практически всех существующих на данный момент секций рода *Linum*, в литературе обнаружили сведения только для части всех известных видов. Так, для представителей секции *Adenolinum*, насчитывающей в полном объеме 28 видов, удалось собрать разрозненные сведения только о 15 видах с подвидами; для представителей секции *Linum* (около 50 видов) — 9 видов; секции *Syllinum* (15 видов) — 13 видов с подвидами; секции *Dasillinum* (по разным сведениям от 4 до 9 видов в полном объеме) — 4 вида с подвидами; секции *Linopsis* (около 40 видов) — 8 видов. Приведены данные по компонентного составу и биологической активности для *L. stelleroides* Planch. из монотипной секции *Stellerolinum* Juz. ex Probat., *L. nodiflorum* L. из монотипной секции *Tubulinum* Svetlova, *L. heterosepalum* Regel и *L. olgae* Juz. из олиготипной секции *Macrantholinum* Juz., а также для *L. catharticum* L. из отдельного подрода *Cathartolinum* (Rechenb.) Svetlova.

В надземных частях изученных дикорастущих представителей рода *Linum* обнаружены: слизи (листья и семена), белки (семена), витамины (листья, семена), алкалоиды, флавоноиды, сапонины, кумарины, дубильные вещества, пигменты, цианогенетические глюкозиды и лигнаны, в подземных частях — алкалоиды, сапони-

ны, кумарины и лигнаны. Из надземных цветущих частей *L. perenne*, *L. austriacum*, *L. hirsutum*, *L. pubescens*, *L. tenuifolium* и *L. catharticum* выделено эфирное масло.

Семена изученных дикорастущих представителей рода *Linum* достигают (1.1)2–5(6) мм в длину, (0.7)1–3(4) мм в ширину. Интересно отметить, что масло, полученное из семян некоторых дикорастущих видов (например, *L. austriacum* L., *L. perenne* L., *L. lewisii* Pursh., *L. pallescens* Bunge и *L. bienne* Mill.), по содержанию жирных кислот не уступает маслу, выделенному из семян *L. usitatissimum*. Известно, что для снижения риска сердечнососудистых заболеваний у населения в его рационе должны присутствовать семена, отношение n-6/n-3 ПНЖК в которых ниже 4.0. Отметим, что в семенах большинства исследованных дикорастущих видов рода *Linum* этот показатель ниже или равен 4.0. *L. lewisii* и *L. bienne* рассматриваются как потенциальные кандидаты для применения их в диетическом питании. Отношение n-6/n-3 ПНЖК выше значения 4.0 отмечено для семян *L. marginale* и *L. grandiflorum* из секции *Linum*; *L. nodiflorum*; *L. tenuifolium*, *L. suffruticosum*, *L. aristatum* и *L. hudsonioides* из секции *Linopsis*; *L. macrorhizum* из секции *Adenolinum*. Следовательно, семена этих видов нужно использовать в пищу с осторожностью.

Было обнаружено, что *L. lewisii* и *L. marginale* отличаются максимальным содержанием α -линоленовой кислоты (65.4 и 62.8% соответственно), *L. tenuifolium* – линолевой (69.7%), а *L. catharticum* – олеиновой кислоты (27.0%). Выявлено, что у представителей секций *Syllinum* и *Linopsis*, в отличие от видов других секций, содержание ALA ниже, чем LA.

Различия между видами разных секций заключаются в типах продуцируемых лигнанов. Так, виды секций *Syllinum*, *Linopsis* и *L. catharticum* преимущественно накапливают лигнаны арилтетралинового (АТ) типа. Представители секций *Adenolinum*, *Linum* и *Dasylinum* содержат, в основном, арилнафталиновые (АН) и арилдигидронафталиновые (ADN) лигнаны (типичный представитель юстицидин В). Наблюдаются отличия в количестве накапливаемых лигнанов в разных частях растения. В семенах шести видов рода *Linum* (*L. viscosum*, *L. decumbens*, *L. glaucum* (= *L. austriacum* subsp. *glaucescens* (Boiss.) P.H. Davis), *L. grandiflorum*, *L. monogynum* и *L. suffruticosum*) не обнаружено определяемого количества лигнанов. Перечисленные виды относятся к разным секциям, и эти

сведения в дальнейшем можно использовать для уточнения вопросов систематики, эволюции и родственных связей внутри рода *Linum*.

Показано, что виды, отличающиеся широким ареалом и большим содержанием лигнанов арилдигидронафталинового (ADN) типа (юстицидин В), например *L. austriacum* и *L. perenne*, проявляют противовирусную активность и эффективны против SARS-Cov-2. Представители желтоцветковых льнов из секции *Syllinum*, у которых преобладающим типом лигнанов является арилтетралиновый (АТ) (например, 6-метокси-подофиллотоксин и его производные), проявляют антираковую активность. *L. corymbulosum* из секции *Linopsis*, содержащий (–)-хинокинин, может быть перспективным источником отечественной фармацевтической субстанции растительного происхождения для последующего всестороннего изучения как дополнительного средства против вируса гепатита В человека.

Наиболее полно исследованы компонентный состав и биологическая активность у представителей секций *Adenolinum*, *Syllinum* и *Linopsis*. Для *L. squamulosum* (= *L. euxinum* Juz.), *L. nervosum* и *L. arboreum* в литературе обнаружены данные только по биологической активности, компонентный состав этих видов не изучали. Нет подробных данных о компонентном составе *L. olgae* и *L. heterosepalum* (секция *Macrantholinum*), *L. nodiflorum* (секция *Tubulinum*), *L. hypericifolium* (секция *Dasylinum*). Отсутствуют данные по биологической активности *L. olgae*, *L. heterosepalum*, *L. nodiflorum*, *L. stelleroides* и *L. catharticum* (Subgenus *Cathartolinum*). Не обнаружено никаких сведений по компонентному составу и биологической активности для кавказского вида *L. seljukorum* P.H. Davis из монотипной секции *Heleolinum* T.V. Egorova.

Таким образом, дальнейшие исследования компонентного состава и биологической активности разных дикорастущих видов рода *Linum* L. (Linaceae DC. ex Perleb) перспективно для получения новых сведений как для хемосистематики, так и для расширения арсеналов эффективных лекарственных препаратов. Особенно это касается неизученных или слабо изученных дикорастущих видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках госзадания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (тема “Сосудистые растения Евразии: систематика, флора, растительные ресурсы” № АААА-А19-119031290052-1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Светлова А.А. 2009. Таксономический обзор рода *Linum* L. (Linaceae) флоры России и сопредельных государств. – Новости систематики высших растений. 41: 99–165.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=15103291>
2. Светлова А.А. 2007. Род *Linum* L. во флоре Сибири и Монголии. – В кн.: Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы 6-й междунар. научно-практ. конф. (Барнаул, 25–28 октября 2007 г.). Барнаул. С. 54–59.
<http://elibrary.asu.ru/xmlui/handle/asu/262>
3. Светлова А.А. 2008. Род *Linum* L. во флоре Центральной Азии. – В кн.: Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы 7-й междунар. научно-практ. конф. (Барнаул, 21–24 октября 2008 г.). Барнаул. С. 299–302.
<http://elibrary.asu.ru/xmlui/handle/asu/274>
4. Зеленцов С.В., Зеленцов В.С., Мошненко Е.В., Рябенко Л.Г. 2016. Современные представления о филогенезе и таксономии рода *Linum* L. и льна обыкновенного (*Linum usitatissimum* L.). – Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. 1(165): 106–121.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=26136641>
5. Эллади Е.В. 1940. Сем. Linaceae (DC.) Dumort. – Льновые. – В кн.: Культурная флора СССР (Прядильные). М.; Л., Т. 5. Ч. 1. С. 97–206.
6. Chishty S., Bissu M. 2016. Health benefits and nutritional value of flaxseed – a review. – Indian J. Appl. Res. 6(1): 243–245. [https://www.worldwidejournals.com/indian-journal-of-applied-research-\(IJAR\)/fileview/January_2016_1453271124__72.pdf](https://www.worldwidejournals.com/indian-journal-of-applied-research-(IJAR)/fileview/January_2016_1453271124__72.pdf)
7. Светлова А.А., Яковлева О.В. 2010. Сравнительная характеристика слизеобразующих клеток некоторых видов рода *Linum* (Linaceae) флоры России. – Раст. ресурсы. 46(2): 1–12.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=17028755>
8. Оводов Ю.С. 1998. Полисахариды цветковых растений: структура и физиологическая активность. – Биоорганическая химия. 24(7): 483–501.
<http://www.rjbc.ru/arc/24/7/0483-0501.pdf>
9. Naran R., Chen G., Carpita N.C. 2008. Novel Rhamnogalacturonan I and arabinoxylan polysaccharides of flax seed mucilage. – Plant Physiol. 148(1): 132–141.
<https://doi.org/10.1104/pp.108.123513>
10. Пясяцкене А.П. 1994. Водорастворимые полисахариды растений, их локализация, биологическое и хозяйственное значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс. 74 с. Расширенная антация на английском и литовском языках.
11. Оленников Д.Н., Танхаева Л.М. 2007. Исследование процесса экстракции полисахаридов семян льна (*L. usitatissimum* L.). – Химия раст. сырья. 4: 79–83.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=9570134>
12. Troshchynska Y., Bleha R., Synytsya A., Štětina J. 2022. Chemical composition and rheological properties of seed mucilages of various yellow- and brown-seeded flax (*Linum usitatissimum* L.) cultivars. – Polymers. 14(10): 2040.
<https://doi.org/10.3390/polym14102040>
13. Dorrell D.G. 1970. Distribution of fatty acids within the seed of flax. – Can. J. Plant Sci. 50(1): 71–75.
<https://cdnsiencepub.com/doi/pdf/10.4141/cjps70-011>
14. Жамалова Д.Н., Тожобаев К.Ш., Журамуродов И.Ж. 2020. Виды семейства Linaceae во флоре Узбекистана: распространение, химический состав и полезные свойства. – Хабарнома. Биологик таджикотлар (Научный вестник. Биологические исследования). 4(48): 16–27.
<https://www.ajbiological.uz/article/698420925089/pdf>
15. Mueed A., Shibli S., Korma S.A., Madjirebaye P., Esatbeyoglu T., Deng Z. 2022. Flaxseed bioactive compounds: chemical composition, functional properties, food applications and health benefits-related gut microbes. – Foods. 11(20): 3307.
<https://doi.org/10.3390/foods11203307>

16. *Plaha N.S., Kaushik N., Awasthi S., Singh M., Kaur V., Langyan S., Kumar A., Kalia S.* 2023. Comparison of nutritional quality of fourteen wild *Linum* species based on fatty acid composition, lipid health indices, and chemometric approaches unravelling their nutraceutical potential. – *Heliyon*. 9(11): e21192.
<https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2023.e21192>
17. *Aker Y., Junaid M., Afrose S.S., Nahrin A., Alam M.S., Sharmin T., et al.* 2021. A comprehensive review on *Linum usitatissimum* medicinal plant: its phytochemistry, pharmacology, and ethnomedicinal uses. – *Mini Rev. Med. Chem.* 21(18): 2801–2834.
<https://doi.org/10.2174/1389557521666210203153436>
18. *Oppedisano F., Macri R., Gliozzi M., Musolino V., Carres C., Maiuolo J., et al.* 2020. The anti-inflammatory and antioxidant properties of n-3 PUFAs: their role in cardiovascular protection. – *Biomedicines*. 8(9): 306.
<https://doi.org/10.3390/biomedicines8090306>
19. *Mowry K.C., Thomson-Parker T.L., Morales C., Fikes K.K., Stutts K.J., Leatherwood J.L., et al.* 2022. Effects of crude rice bran oil and a flaxseed oil blend in young horses engaged in a training program. – *Animals*. 12(21): 3006.
<https://doi.org/10.3390/ani12213006>
20. *Madhusudhan K.T., Singh N.* 1985. Effect of detoxification treatment on the physicochemical properties of linseed proteins. – *J. Agricultur. Food Chem.* 33(6): 1219–1222.
<https://doi.org/10.1021/jf00066a051>
21. *Yoon J.H., Jang W.Y., Park S.H., Kim H.G., Shim Y.Y., Reaney M.J.T., Cho J.Y.* 2023. Anti-melanogenesis effects of a cyclic peptide derived from flaxseed via inhibition of CREB pathway. – *Int. J. Mol. Sci.* 24(1): 536.
<https://doi.org/10.3390/ijms24010536>
22. *Singh K.K., Mridula D., Rehal J., Barnwal P.* 2011. Flaxseed: A potential source of food, feed and fiber. – *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. 51: 210–222.
<https://doi.org/10.3390/ijms24010536>
23. *Vassel B., Nesbitt L.L.* 1945. The nitrogenous constituents of flaxseed. II. The isolation of a purified protein fraction. – *J. Biol. Chem.* 3(159): 571–584.
[https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(17\)41562-6](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(17)41562-6)
24. *Li X., Li J., Dong S., Li Y., Wei L., Zhao C., et al.* 2019. Effects of germination on tocopherol, secoisolariciresinol diglucoside, cyanogenic glycosides and antioxidant activities in flaxseed (*Linum usitatissimum* L.). – *Int. J. Food Sci. Technol.* 54(7): 2346–2354.
<https://doi.org/10.1111/ijfs.14098>
25. *Rafieian-Kopaei M., Shakiba A., Sedighi M., Bahmani M.* 2017. The analgesic and anti-inflammatory activity of *Linum usitatissimum* in Balb/c mice. – *J. Evid. Based Complementary Altern. Med.* 22(4): 892–896.
<https://doi.org/10.1177/2156587217717416>
26. *Ansari R., Zarshenas M.M., Dadbakhsh A.H.* 2019. A review on pharmacological and clinical aspects of *Linum usitatissimum* L. – *Curr. Drug. Discov. Technol.* 16(2): 148–158.
<https://doi.org/10.2174/1570163815666180521101136>
27. *Poljšak N., Kreft S., Kočevar Glavač N.* 2020. Vegetable butters and oils in skin wound healing: Scientific evidence for new opportunities in dermatology. – *Phytother. Res.* 34(2): 254–269.
<https://doi.org/10.1002/ptr.6524>
28. *Vlčková R., Sopková D., Andrejčáková Z., Lecová M., Fabian D., Šefčíková Z., et al.* 2022. Dietary supplementation of flaxseed (*Linum usitatissimum* L.) alters ovarian functions of xylene-exposed mice. – *Life*. 12(8): 1152.
<https://doi.org/10.3390/life12081152>
29. *Sirotkin A.V.* 2023. Influence of Flaxseed (*Linum usitatissimum*) on female reproduction. – *Planta Med.* 89(6): 608–615.
<https://doi.org/10.1055/a-2013-2966>
30. *Shama S.N., Sravanthi C., Pranitha D., Pavan D.P., Ravali V., Kumar P.S.* 2022. Antidiabetic activity of ethanol extract of leaves of flax plant (*Linum usitatissimum* L.). – *World J. Biol. Pharm. Health Sci.* 12(03): 365–369.
<https://doi.org/10.30574/wjbphs.2022.12.3.0275>
31. *Mohamed H.H., Alomair N.A., Akhtar S., Youssef T.E.* 2019. Eco-friendly synthesized α -Fe₂O₃/TiO₂ heterojunction with enhanced visible light photocatalytic activity. – *J. Photochem. Photobiol. A*. 382: 111951.
<https://doi.org/10.1016/j.jphotochem.2019.111951>

32. *Mohamed H.H., Besisa D.H.A.* 2023. Eco-friendly and solar light-active Ti-Fe₂O₃ ellipsoidal capsules' nanostructure for removal of herbicides and organic dyes. – *Environ. Sci. Pollut. Res.* 30(7): 17765–17775.
<https://doi.org/10.1007/s11356-022-23119-0>
33. *Alfermann A., Petersen M., Fuss E.* 2003. Production of natural products by plant cell biotechnology: Results, problems and perspectives. – In: *Plant Tissue Culture*. Springer, Vienna. P. 153–166.
https://doi.org/10.1007/978-3-7091-6040-4_9
34. *Hemmati S., Seradj H.* 2016. Justicidin B: a promising bioactive lignan. – *Molecules*. 21(7): 820.
<https://doi.org/10.3390/molecules21070820>
35. *Kartal M., Konuklugil B., Indrayanto G., Alfermann A.* 2004. Comparison of different extraction methods for the determination of podophyllotoxin and 6-methoxypodophyllotoxin in *Linum* species. – *J. Pharm. Biomed. Analysis*. 35(3): 441–447.
<https://doi.org/10.1016/j.jpba.2004.01.016>
36. *Ockendon D.J., Walters S.M.* 1968. *Linum* L. – In: *Flora Europaea*. Cambridge. Vol. 2. P. 206–211.
37. *McDill J., Replinger M., Simpson B.B., Kadereit J.W.* 2009. The phylogeny of *Linum* and Linaceae subfamily Linoideae, with implications for their systematics, biogeography, and evolution of heterostyly. – *Syst. Bot.* 34(2): 386–405.
<https://doi.org/10.1600/036364409788606244>
38. *Schmidt T.J., Hemmati S., Klaes M., Konuklugil B., Mohagheghzadeh A., Ionkova I., Fuss E., Alfermann A.W.* 2010. Lignans in flowering aerial parts of *Linum* species – Chemodiversity in the light of systematics and phylogeny. – *Phytochem.* 71(14–15): 1714–1728.
<https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2010.06.015>
39. *Schmidt T.J., Klaes M., Sendker J.* 2012. Lignans in seeds of *Linum* species. – *Phytochem.* 82: 89–99.
<https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2012.07.004>
40. *Юзенчук С.В.* 1949. Сем. Льновые – Linaceae Dumort. – В кн.: *Флора СССР*. М.; Л. Т. 14. С. 84–146.
41. *Науменко-Светлова А.А.* 2016. Таксономический обзор видов секции *Adenolinum* (Rchb.) Juz. рода *Linum* L. (Linaceae). – *Новости систематики высших растений*. 47: 40–84.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=27538770>
42. *Соколов П.Д.* 1988. Сем. Linaceae S.F. Gray – Льновые. – В кн.: *Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование; Т. 4. Семейства Rutaceae – Elaeagnaceae*. Л. С. 27–29.
43. *Хайдав Ц., Алтанчимэг Б., Варламова Т.С.* 1985. Лекарственные растения в монгольской медицине. Изд. 2, переработанное. Улан-Батор. 380 с.
44. *Velasco L., Goffman F.* 2000. Tocopherol, plastochromanol and fatty acid patterns in the genus *Linum*. – *Plant Syst. Evol.* 221: 77–88.
<https://doi.org/10.1007/BF01086382>
45. *Станков С.С.* 1944. Дикорастущие масличные растения СССР и их практическое использование. М. 78 с.
46. *Шарапов Н.И.* Новые жиромасличные растения / Под ред. М.М. Ильина. М.; Л., 1956. 111с.
47. *Innes P., Gossweiler A., Jensen S., Tilley D., St. John L., Jones T., Kitchen S., Hulke B.S.* 2022. Assessment of biogeographic variation in traits of Lewis flax (*Linum lewisii*) for use in restoration and agriculture. – *AoB Plants*. 14(2): plac005.
<https://doi.org/10.1093/aobpla/plac005>
48. *Повыдыш М.Н., Битюкова Н.В.* 2010. Пор. Linales. – В кн.: *Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 3. Семейства Fabaceae–Ariaceae / Отв. ред. А.Л. Буданцев*. СПб.; М. С. 111–112.
49. *Vasilev N.P., Ionkova I.* 2005. Cytotoxic activity of extracts from *Linum* cell cultures. – *Fitoterapia*. 76(1): 50–53.
<https://doi.org/10.1016/j.fitote.2004.10.008>
50. *Mohagheghzadeh A., Schmidt T.J., Alfermann A.W.* 2002. Arylnaphthalene lignans from in vitro cultures of *Linum austriacum*. – *J. Nat. Prod.* 65(1): 69–71.
<https://doi.org/10.1021/np0102814>
51. *Hemmati S., Schmidt T.J., Fuss E.* 2007. (+)-Pinoresinol/(–)-lariciresinol reductase from *Linum perenne* Himmelszelt involved in the biosynthesis of justicidin B. – *FEBS Lett.* 581(4): 603–610.
<https://doi.org/10.1016/j.febslet.2007.01.018>

52. Jullian-Pawlicki N., Lequart-Pillon M., Huynh-Cong L., Lesur D., Cailleu D., Mesnard F., et al. 2015. Arylnaphthalene and aryltetralin-type lignans in hairy root cultures of *Linum perenne*, and the stereochemistry of 6-methoxypodophyllotoxin and one diastereoisomer by HPLC-MS and NMR spectroscopy. — *Phytochem. Anal.* 26(5): 310–319.
<https://doi.org/10.1002/pca.2565>
53. Mascheretti I., Alfieri M., Lauria M., Locatelli F., Consonni R., Cusano E., et al. 2021. New insight into justicidin B pathway and production in *Linum austriacum*. — *Int. J. Mol. Sci.* 22(5): 2507.
<https://doi.org/10.3390/ijms22052507>
54. Mohagheghzadeh A., Dehshahri S., Hemmati S. 2009. Accumulation of lignans by *in vitro* cultures of three *Linum* species. — *Z. Naturforsch. CJ. Biosci.* 64(1–2): 73–76.
<https://doi.org/10.1515/znc-2009-1-213>
55. Konuklugil B., Ionkova I., Vasilev N., Schmidt T.J., Windhövel J., Fuss E., Alfermann A.W. 2007. Lignans form *Linum* species of sections *Syllinum* and *Linum*. — *Nat. Prod. Res.* 21(1): 1–6.
<https://doi.org/10.1080/14786410600798385>
56. Asad B., Khan T., Gul F.Z., Ullah M.A., Drouet S., Mikac S., et al. 2021. Scarlet flax *Linum grandiflorum* (L.) *in vitro* cultures as a new source of antioxidant and anti-inflammatory lignans. — *Molecules.* 26(15): 4511.
<https://doi.org/10.3390/molecules26154511>
57. Bolshева N.L., Melnikova N.V., Dvorianinova E.M., Mironova L.N., Yurkevich O.Y., Amosova A.V., et al. 2022. Clarification of the position of *Linum stelleroides* Planch. — *Plants.* 11(5): 652.
<https://doi.org/10.3390/plants11050652>
58. Klaes M., Ellendorff T., Schmidt T.J. 2009. 6-Methoxypodophyllotoxin-7-O-n-hexanoate, a new aryltetralin lignan ester from seeds of *Linum flavum*. — *Planta Medica.* 76(7): 719–721.
<https://doi.org/10.1055/s-0029-1240674>
59. Broomhead A.J., Dewick P.M. 1990. Aryltetralin lignans from *Linum flavum* and *Linum capitatum*. — *Phytochemistry.* 29(12): 3839–3844.
[https://doi.org/10.1016/0031-9422\(90\)85343-E](https://doi.org/10.1016/0031-9422(90)85343-E)
60. Zare Kh., Movafeghi A., Mohammadi S.A., Asnaashari S., Nazemiyeh H. 2014. New phenolics from *Linum mucronatum* subsp. *orientale*. — *Bioimpacts.* 4(3): 117–122. <https://doi.org/10.15171/bi.2014.004>
61. Vasilev N., Ebel R., Edrada R., Fuss E., Alfermann A.W., Ionkova I., et al. 2008. Metabolic profiling of lignan variability in *Linum* species of section *Syllinum* native to Bulgaria. — *Planta Med.* 74(3): 273–280.
<https://doi.org/10.1055/s-2008-1034298>
62. Alfieri M., Mascheretti I., Kentsop R.A.D., Consonni R., Locatelli F., Mattana M., Ottolina G. 2021. Enhanced aryltetralin lignans production in *Linum* adventitious root cultures. — *Molecules.* 26(17): 5189.
<https://doi.org/10.3390/molecules26175189>
63. Kranz K., Petersen M. 2003. β -Peltatin 6-O-methyltransferase from suspension cultures of *Linum nodiflorum*. — *Phytochemistry.* 64(2): 453–458. [https://doi.org/10.1016/s0031-9422\(03\)00196-1](https://doi.org/10.1016/s0031-9422(03)00196-1)
64. Berim A., Spring O., Conrad J., Maitrejean M., Boland W., Petersen M. 2005. Enhancement of lignan biosynthesis in suspension cultures of *Linum nodiflorum* by coronalon, indanoyl-isoleucine and methyl jasmonate. — *Planta.* 222(5): 769–776.
<https://doi.org/10.1007/s00425-005-0019-9>
65. Al-Qudah M.A. 2012. Chemical composition and antimicrobial activity of the essential oil of *Linum pubescens* growing wild in Jordan. — *Nat. Prod. Res.* 27(12): 1141–1144.
<https://doi.org/10.1080/14786419.2012.715291>
66. Rogers C.M. 1984. *Linaceae* S.F. Gray. — In: *North American Flora. Series II. Part 12.* New York. 58 p.
67. Mouna R., Kabouche Z., Bensouici C., Broisat A., Ahmed A., Ghezzi C. 2023. Phytochemical profiling and antioxidant activity of *Linum trigynum*. — *Nat. Prod. Res.*
<https://doi.org/10.1080/14786419.2023.2218010>
68. Bayindir U., Alfermann A.W., Fuss E. 2008. Hinokinin biosynthesis in *Linum corymbulosum* Reichenb. — *Plant J.* 55(5): 810–820.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2008.03558.x>

69. Баторова С.М., Яковлев Г.П., Асеева Т.А. 2013. Справочник лекарственных растений традиционной тибетской медицины. Новосибирск. 292 с.
70. Liga U., Davaasuren B., Ninjil N. 2009. Medicinal plants of Mongolia used in Western and Eastern Medicine. Moscow. 378 p.
71. Шретер А.И. 1975. Семейство Льновые – Linaceae. – В кн.: Лекарственная флора Советского Дальнего Востока. М. С. 169–170.
72. Садиков Х.Х. 2017. Дикорастущие лекарственные растения бассейна реки Искандер (Таджикистан). Душанбе. 136 с.
73. Котухов Ю.А., Данилова А.Н., Кубентаев С.А. 2015. Перечень лекарственных растений Казахского Алтая. Риддер. 156 с.
74. Tóth G., Horváti K., Kraszni M., Ausbüttel T., Pályi B., Kis Z., et al. 2023. Arylnaphthalene lignans with Anti-SARS-CoV-2 and antiproliferative activities from the underground organs of *Linum austriacum* and *Linum perenne*. – J. Nat. Prod. 86(4): 672–682.
<https://doi.org/10.1021/acs.jnatprod.2c00580>
75. The effect of *Linum album* on restoration of bone fracture. Identifier IRCT20180610040049N7. International Clinical Trails Registry Platform. 2021 <https://trialsearch.who.int/Trial2.aspx?TrialID=IRCT20180610040049N7>
76. Çoban T., Konuklugil B. 2005. Free radical scavenging activity of *Linum arboretum*. – Pharm. Biol. 43(4): 370–372.
<https://doi.org/10.1080/13880200590951847>
77. Mouna R., Broisat A., Ahmed A., Debiassat M., Boumendjel A., Ghezzi C., Kabouche Z. 2022. Antiproliferative activity, cell-cycle arrest, apoptotic induction and LC-HRMS/MS analyses of extracts from two *Linum* species. – Pharm. Biol. 60(1): 1491–1501.
<https://doi.org/10.1080/13880209.2022.2102196>
78. Kentsop R.A.D., Consonni R., Alfieri M., Laura M., Ottolina G., Mascheretti I., Mattana M. 2022. *Linum lewisii* adventitious and hairy-roots cultures as lignan plant factories. – Antioxidants. 11(8): 1526.
<https://doi.org/10.3390/antiox11081526>
79. Ташлиева И.И., Гладков Е.А. 2019. Разработка метода введения в культуру клеток и регенерации растений декоративных видов льна (*Linum grandiflorum*, *Linum perenne*). – Вестник биотехнологии и физико-химической биологии им. Ю.А. Овчинникова. 15(1): 22–24.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=38251785>
80. Гончарук Е.А., Борисова А.Ю., Живухина Е.А. 2019. Реакция клеток *Linum grandiflorum* L. на условия культивирования. – В сб.: Актуальные проблемы биологической и химической экологии. Сб. мат. VI Международной науч.-практ. конф.. Отв. ред. Д.Б. Петренко. С. 42–45.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=37276111>
81. Sasheva P., Ionkova I., Stoilova N. 2015. Methyl jasmonate induces enhanced podophyllotoxin production in cell cultures of thracian flax (*Linum thracicum* ssp. *thracicum*). – Nat. Prod. Commun. 10(7): 1225–1228.
<https://doi.org/10.1177/1934578X1501000722>
82. Ибатулина Ю.В., Усманова Н.В. 2019. Биоморфологические особенности *Linum czernjaëvii* Клоков в природных сообществах и при интродукции в Донецком ботаническом саду. – В сб.: Изучение и сохранение биоразнообразия в ботанических садах и других интродукционных центрах. Материалы научной конференции с международным участием, посвященной 55-летию Донецкого ботанического сада. С. 156–162.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=41433788>
83. Морозова И.В., Радыгина В.И. 2016. Декоративные дикорастущие виды растений семейств: Liliaceae, Violaceae, Sambrunulaceae, Linaceae во флоре Орловской области. – Актуальные проблемы естественнонаучного образования, защиты окружающей среды и здоровья человека. 2(2): 267–272.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=26231688>
84. Ибатулина Ю.В., Остапко В.М. 2020. Динамика интродукционных ценопопуляций *Linum nervosum* Waldst. et Kit. в искусственных степных фитоценозах в Донецком ботаническом саду. – Промышленная ботаника. 20(1): 29–40.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=43076263>
85. Plants of the World Online. <https://powo.science.kew.org/>

Chemical Composition And Biological Activity Of Wild *Linum* (Linaceae) Species

A. A. Naumenko-Svetlova

V. L. Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences, St.-Petersburg

*e-mail: ANaumenko@binran.ru

Abstract – The review presents data from literature sources on the component composition and biological activity of aboveground and underground parts of wild species of the genus *Linum* L. (Linaceae DC. ex Perleb). In recent decades, studies have been carried out on the component composition of not only flaxseed oil, but also cell cultures *in vitro*. This information is especially relevant for starting herbal materials derived from wild *Linum* species with small habitats or insignificant thicket density. Currently, information on the component composition and biological activity of oils or extracts has been obtained for 54 wild *Linum* species, belonging to 8 sections of 2 subgenera. In the aboveground and underground parts of the studied wild species of the genus *Linum*, the following substances were found: mucilage (in leaves and seeds), proteins (in seeds), vitamins (in leaves, seeds), alkaloids, flavonoids, saponins, coumarins, tannins, pigments, cyanogenetic glucosides and lignans. Essential oil was isolated from the aboveground flowering parts of *L. perenne* L., *L. ausriacum* L., *L. hirsutum* L., *L. pubescens* Willd. ex Schult., *L. tenuifolium* L., and *L. catharticum* L. The chemosystematics does not contradict the system we previously compiled based on morphological, anatomical and molecular characteristics of *Linum* species. Asian and European herbal medicine traditionally uses aboveground parts of *L. perenne*, *L. baicalense* Juz., *L. altaicum* Ledeb. ex Juz., *L. olgae* Juz. and *L. heterosepalum* Regel. The seeds and fatty oil exhibit coating, wound-healing, mild laxative, and analgesic properties. Extracts of wild-growing *Linum* species, as well as their individual components, have varied bioactivity like antibacterial, antimicrobial, antifungal, yeast-static, antiviral, cytotoxic, inhibitory, antitumor, anti-inflammatory, wound healing, and antioxidant. Species characterized by a high content of arylidihydronaphthalene-type lignans (a typical representative is justicidin B) have an antiviral effect and are effective against SARS-Cov-2. The yellow-flowered *Linum* species in the section *Syllinum*, with predominant aryltetralin lignans (e.g. 6-methoxypodophyllotoxin and its derivatives), exhibit anticancer activity. In the section *Linopsis*, *L. corymbulosum* Reichenb., which contains (–)-hinokinin, may prove to be an object of comprehensive research as a promising source of domestic herbal substances that can be used as adjunctive treatments in the anti-hepatitis B therapy.

Keywords: wild *Linum* species, component composition, biological activity

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of state assignments of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences (no. AAAA-A19-119031290052-1).

REFERENCES

1. Svetlova A.A. 2009. The taxonomic review of the genus *Linum* (Linaceae) of the flora of Russia and adjacent states. – Novitates systematicae plantarum vascularium. 41: 99–165. <https://elibrary.ru/item.asp?id=15103291> (In Russian)
2. Svetlova A.A. 2007. The genus *Linum* L. in flora of Siberia and Mongolia. – In: Problems of botany of South Siberia and Mongolia: Proceedings of the 6th Intern. sci.-pract. conf. (Barnaul, October 25–28, 2007). Barnaul. P. 54–59. <http://elibrary.asu.ru/xmlui/handle/asu/262> (In Russian)
3. Svetlova A.A. 2008. The genus *Linum* L. in flora of Central Asia. – In: Problems of botany of South Siberia and Mongolia: Proceedings of the 7th Int. sci.-pract. conf. (Barnaul, October 21–24, 2008). Barnaul. P. 299–302. <http://elibrary.asu.ru/xmlui/handle/asu/274> (In Russian)
4. Zelentsov S.V., Zelentsov V.S., Moshnenko E.V., Ryabenko L.G. 2016. Modern understanding of the phylogeny and taxonomy of genus *Linum* L. and flax (*Linum usitatissimum* L.). – Maslichnye kultury. 1(165): 106–121. <https://elibrary.ru/item.asp?id=26136641> (In Russian)
5. Elladi E.V. 1940. [Family Linaceae (DC.) Dumort]. – In: [Cultivated flora of the USSR (fiber plants)]. Moscow; Leningrad. Vol. 5. Part 1. P. 97–206. (In Russian)
6. Chishty S., Bissu M. 2016. Health benefits and nutritional value of flaxseed – a review. – Indian J. Appl. Res. 6(1): 243–245. [https://www.worldwidejournals.com/indian-journal-of-applied-research-\(IJAR\)/fileview/January_2016_1453271124__72.pdf](https://www.worldwidejournals.com/indian-journal-of-applied-research-(IJAR)/fileview/January_2016_1453271124__72.pdf)
7. Svetlova A.A., Yakovleva O.V. 2010. Characters of mucilage sells of some species from the genus *Linum* (Linaceae) in Russia. – Rastitelnye Resursy. 46(2): 1–12. <https://elibrary.ru/item.asp?id=17028755> (In Russian)

8. *Ovodov Yu.S.* 1998. Polysaccharides of Phanerogams: structure and physiological activity. – Russian J Bioorgan. Chem. 24(7): 423–439.
9. *Naran R., Chen G., Carpita N.C.* 2008. Novel rhamnogalacturonan I and arabinoxylan polysaccharides of flax seed mucilage. – Plant Physiol. 148(1): 132–141. <https://doi.org/10.1104/pp.108.123513>
10. *Pyasyackene A.P.* 1994. [Water soluble plant polysaccharides, their localization, biological and economical importance. Abstr. Diss. ... Cand. (Biology) Sci.]. Vilnius. 74 P. (In Lituanean with extended Russian and English abstracts)
11. *Olenikov D.N., Tankhaeva L.M.* 2007. [Studing the process of flax seeds (*L. usitatissimum* L.) polysaccharides extraction]. – Khimija rastitel'nogo syr'ja. 4: 79–83. <https://elibrary.ru/item.asp?id=9570134>
12. *Troshchynska Y., Bleha R., Synytsya A., Štětina J.* 2022. Chemical composition and rheological properties of seed mucilages of various yellow- and brown-seeded flax (*Linum usitatissimum* L.) cultivars. – Polymers. 14(10): 2040. <https://doi.org/10.3390/polym14102040>
13. *Dorrell D.G.* 1970. Distribution of fatty acids within the seed of flax. – Can. J. Plant Sci. 50(1): 71–75. <https://cdsciencepub.com/doi/pdf/10.4141/cjps70-011>
14. *Jamalova D.N., Tojibaev K.Sh., Juramurodov I.J.* 2020. Species of the *Linaceae* family in the flora of Uzbekistan: distribution, chemical composition and useful properties. – Scientific Bulletin. Series: Biological Research. 4(48): 16–27. <https://www.ajbiological.uz/article/698420925089/pdf> (In Russian)
15. *Mueed A., Shibli S., Korma S. A., Madjirebaye P., Esatbeyoglu T., Deng Z.* 2022. Flaxseed bioactive compounds: chemical composition, functional properties, food applications and health benefits-related gut microbes. – Foods. 11(20): 3307. <https://doi.org/10.3390/foods11203307>
16. *Plaha N.S., Kaushik N., Awasthi S., Singh M., Kaur V., et al.* 2023. Comparison of nutritional quality of fourteen wild *Linum* species based on fatty acid composition, lipid health indices, and chemometric approaches unravelling their nutraceutical potential. – Heliyon. 9(11): e21192. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2023.e21192>
17. *Akter Y., Junaid M., Afrose S.S., Nahrin A., Alam M.S., Sharmin T., et al.* 2021. A comprehensive review on *Linum usitatissimum* medicinal plant: its phytochemistry, pharmacology, and ethnomedicinal uses. – Mini Rev. Med. Chem. 21(18): 2801–2834. <https://doi.org/10.2174/1389557521666210203153436>
18. *Oppedisano F., Macri R., Gliozzi M., Musolino V., Carres C., Maiuolo J., et al.* 2020. The anti-inflammatory and antioxidant properties of n-3 PUFAs: their role in cardiovascular protection. – Biomedicines. 8(9): 306. <https://doi.org/10.3390/biomedicines8090306>
19. *Mowry K.C., Thomson-Parker T.L., Morales C., Fikes K.K., Stutts K.J., Leatherwood J.L., et al.* 2022. Effects of crude rice bran oil and a flaxseed oil blend in young horses engaged in a training program. – Animals. 12(21): 3006. <https://doi.org/10.3390/ani12213006>
20. *Madhusudhan K.T., Singh N.* 1985. Effect of detoxification treatment on the physicochemical properties of linseed proteins. – J. Agricultur. Food Chem. 33(6): 1219–1222. <https://doi.org/10.1021/jf00066a051>
21. *Yoon J.H., Jang W.Y., Park S.H., Kim H.G., Shim Y.Y., Reaney M.J.T., Cho J.Y.* 2023. Anti-melanogenesis effects of a cyclic peptide derived from flaxseed via inhibition of CREB pathway. – Int. J. Mol. Sci. 24(1): 536. <https://doi.org/10.3390/ijms24010536>
22. *Singh K.K., Mridula D., Rehal J., Barnwal P.* 2011. Flaxseed: A potential source of food, feed and fiber. – Critical Reviews in Food Science and Nutrition. 51: 210–222. <https://doi.org/10.3390/ijms24010536>
23. *Vassel B., Nesbitt L.L.* 1945. The nitrogenous constituents of flaxseed. II. The isolation of a purified protein fraction. – J. Biol. Chem. 3(159): 571–584. [https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(17\)41562-6](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(17)41562-6)
24. *Li X., Li J., Dong S., Li Y., Wei L., Zhao C., et al.* 2019. Effects of germination on tocopherol, secoisolariciresinol diglucoside, cyanogenic glycosides and antioxidant activities in flaxseed (*Linum usitatissimum* L.). – Int. J. Food Sci. Technol. 54(7): 2346–2354. <https://doi.org/10.1111/ijfs.14098>
25. *Rafeian-Kopaei M., Shakiba A., Sedighi M., Bahmani M.* 2017. The analgesic and anti-inflammatory activity of *Linum usitatissimum* in Balb/c mice. – J. Evid. Based Complementary Altern. Med. 22(4): 892–896. <https://doi.org/10.1177/2156587217717416>
26. *Ansari R., Zarshenas M.M., Dadbakhsh A.H.* 2019. A review on pharmacological and clinical aspects of *Linum usitatissimum* L. – Curr. Drug. Discov. Technol. 16(2): 148–158. <https://doi.org/10.2174/1570163815666180521101136>
27. *Poljšak N., Kreft S., Kočevar Glavač N.* 2020. Vegetable butters and oils in skin wound healing: Scientific evidence for new opportunities in dermatology. – Phytother. Res. 34(2): 254–269. <https://doi.org/10.1002/ptr.6524>

28. Vlčková R., Sopková D., Andrejčáková Z., Lecová M., Fabian D., Šefčíková Z., et al. 2022. Dietary supplementation of flaxseed (*Linum usitatissimum* L.) alters ovarian functions of xylene-exposed mice. – *Life*. 12(8): 1152. <https://doi.org/10.3390/life12081152>
29. Sirotkin A.V. 2023. Influence of Flaxseed (*Linum usitatissimum*) on female reproduction. – *Planta Med.* 89(6): 608–615. <https://doi.org/10.1055/a-2013-2966>
30. Shama S.N., Sravanthi C., Pranitha D., Pavan D.P., Ravali V., Kumar P.S. 2022. Antidiabetic activity of ethanol extract of leaves of flax plant (*Linum usitatissimum* L.). – *World J. Biol. Pharm. Health Sci.* 12(03): 365–369. <https://doi.org/10.30574/wjbphs.2022.12.3.0275>
31. Mohamed H.H., Alomair N.A., Akhtar S., Youssef T.E. 2019. Eco-friendly synthesized α -Fe₂O₃/TiO₂ heterojunction with enhanced visible light photocatalytic activity. – *J. Photochem. Photobiol. A.* 382: 111951. <https://doi.org/10.1016/j.jphotochem.2019.111951>
32. Mohamed H.H., Besisa D.H.A. 2023. Eco-friendly and solar light-active Ti-Fe₂O₃ ellipsoidal capsules' nanostructure for removal of herbicides and organic dyes. – *Environ. Sci. Pollut. Res.* 30(7): 17765–17775. <https://doi.org/10.1007/s11356-022-23119-0>
33. Alfermann A., Petersen M., Fuss E. 2003. Production of natural products by plant cell biotechnology: Results, problems and perspectives. – In: *Plant Tissue Culture*. Springer, Vienna. P. 153–166. https://doi.org/10.1007/978-3-7091-6040-4_9
34. Hemmati S., Seradj H. 2016. Justicidin B: a promising bioactive lignan. – *Molecules*. 21(7): 820. <https://doi.org/10.3390/molecules21070820>
35. Kartal M., Konuklugil B., Indrayanto G., Alfermann A. 2004. Comparison of different extraction methods for the determination of podophyllotoxin and 6-methoxypodophyllotoxin in *Linum* species. – *J. Pharm. Biomed. Analysis*. 35(3): 441–447. <https://doi.org/10.1016/j.jpba.2004.01.016>
36. Ockendon D.J., Walters S.M. 1968. *Linum* L. – In: *Flora Europaea*. Cambridge. Vol. 2. P. 206–211.
37. McDill J., Replinger M., Simpson B.B., Kadereit J.W. 2009. The phylogeny of *Linum* and Linaceae subfamily Linoideae, with implications for their systematics, biogeography, and evolution of heterostyly. – *Syst. Bot.* 34(2): 386–405. <https://doi.org/10.1600/036364409788606244>
38. Schmidt T.J., Hemmati S., Klaes M., Konuklugil B., Mohagheghzadeh A., Ionkova I., et al. 2010. Lignans in flowering aerial parts of *Linum* species – Chemodiversity in the light of systematics and phylogeny. – *Phytochem.* 71(14–15): 1714–1728. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2010.06.015>
39. Schmidt T.J., Klaes M., Sendker J. 2012. Lignans in seeds of *Linum* species. – *Phytochem.* 82: 89–99. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2012.07.004>
40. Yuzepchuk C.V. 1949. [Flax family – Linaceae Dumort.]. – In: *Flora of the USSR*. Moscow; Leningrad. Vol. 14. P. 84–146. (In Russian)
41. Naumenko-Svetlova A.A. 2016. Taxonomic review of the genus *Linum* L. section *Adenolinum* (Rchb.) Juz. (Linaceae). – *Novitates systematicae plantarum vascularium*. 47: 40–84. <https://elibrary.ru/item.asp?id=27538770> (In Russian)
42. Sokolov P.D. 1988. [Family Linaceae S. F. Gray – Flax family]. – In: [Plant Resources of the USSR: Wild flowering plants, their component composition and biological activity. Family Rutaceae – Elaeagnaceae]. Vol. 4. Leningrad. P. 27–29. (In Russian)
43. Hajdav C., Altanchimeg B., Varlamova T.S. 1985. [Medicinal plants in Mongolian medicine. 2nd edition.]. Ulan-Bator. 380 p. (In Russian)
44. Velasco L., Goffman F. 2000. Tocopherol, plastochromanol and fatty acid patterns in the genus *Linum*. – *Plant Syst. Evol.* 221: 77–88. <https://doi.org/10.1007/BF01086382>
45. Stankov S.S. 1944. [Wild oil plants of the USSR and their common use]. Moscow. 78 p. (In Russian)
46. Sharapov N.I. 1956. [New oleaginous plants]. Moscow; Leningrad. 111 p. (In Russian)
47. Innes P., Gossweiler A., Jensen S., Tilley D., St. John L., Jones T., Kitchen S., Hulke B.S. 2022. Assessment of biogeographic variation in traits of Lewis flax (*Linum lewisii*) for use in restoration and agriculture. – *AoB Plants*. 14(2): plac005. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plac005>
48. Povydysh M.N., Bityukova N.V. 2010. [Order Linales]. – In: [Plant Resources of Russia: Wild flowering plants, their component composition and biological activity. Vol. 3. Family Fabaceae–Apiaceae]. St. Petersburg; Moscow. P. 111–112. (In Russian)

49. Vasilev N.P., Ionkova I. 2005. Cytotoxic activity of extracts from *Linum* cell cultures. – Fitoterapia. 76(1): 50–53. <https://doi.org/10.1016/j.fitote.2004.10.008>
50. Mohagheghzadeh A., Schmidt T.J., Alfermann A.W. 2002. Arylnaphthalene lignans from *in vitro* cultures of *Linum austriacum*. – J. Nat. Prod. 65(1): 69–71. <https://doi.org/10.1021/np0102814>
51. Hemmati S., Schmidt T.J., Fuss E. 2007. (+)-Pinoresinol/(–)-lariciresinol reductase from *Linum perenne* Himmelszelt involved in the biosynthesis of justicidin B. – FEBS Lett. 581(4): 603–610. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2007.01.018>
52. Jullian-Pawlicki N., Lequart-Pillon M., Huynh-Cong L., Lesur D., Cailleu D., Mesnard F., et al. 2015. Arylnaphthalene and aryltetralin-type lignans in hairy root cultures of *Linum perenne*, and the stereochemistry of 6-methoxypodophyllotoxin and one diastereoisomer by HPLC-MS and NMR spectroscopy. – Phytochem. Anal. 26(5): 310–319. <https://doi.org/10.1002/pca.2565>
53. Mascheretti I., Alfieri M., Lauria M., Locatelli F., Consonni R., Cusano E., et al. 2021. New insight into justicidin B pathway and production in *Linum austriacum*. – Int. J. Mol. Sci. 22(5): 2507. <https://doi.org/10.3390/ijms22052507>
54. Mohagheghzadeh A., Dehshahri S., Hemmati S. 2009. Accumulation of lignans by *in vitro* cultures of three *Linum* species. – Z. Naturforsch. C J. Biosci. 64(1–2): 73–76. <https://doi.org/10.1515/znc-2009-1-213>
55. Konuklugil B., Ionkova I., Vasilev N., Schmidt T.J., Windhövel J., Fuss E., Alfermann A.W. 2007. Lignans from *Linum* species of sections *Syllinum* and *Linum*. – Nat. Prod. Res. 21(1): 1–6. <https://doi.org/10.1080/14786410600798385>
56. Asad B., Khan T., Gul F.Z., Ullah M.A., Drouet S., Mikac S., et al. 2021. Scarlet flax *Linum grandiflorum* (L.) *in vitro* cultures as a new source of antioxidant and anti-inflammatory lignans. – Molecules. 26(15): 4511. <https://doi.org/10.3390/molecules26154511>
57. Bolsheva N.L., Melnikova N.V., Dvorianinova E.M., Mironova L.N., Yurkevich O.Y., Amosova A.V., et al. 2022. Clarification of the position of *Linum stelleroides* Planch. – Plants. 11(5): 652. <https://doi.org/10.3390/plants11050652>
58. Klaes M., Ellendorff T., Schmidt T.J. 2009. 6-Methoxypodophyllotoxin-7-O-n-hexanoate, a new aryltetralin lignan ester from seeds of *Linum flavum*. – Planta Medica. 76(7): 719–721. <https://doi.org/10.1055/s-0029-1240674>
59. Broomhead A.J., Dewick P.M. 1990. Aryltetralin lignans from *Linum flavum* and *Linum capitatum*. – Phytochemistry. 29(12): 3839–3844. [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(90\)85343-E](https://doi.org/10.1016/0031-9422(90)85343-E)
60. Zare Kh., Movafeghi A., Mohammadi S.A., Asnaashari S., Nazemiyeh H. 2014. New phenolics from *Linum mucronatum* subsp. *orientale*. – Bioimpacts. 4(3): 117–122. <https://doi.org/10.15171/bi.2014.004>
61. Vasilev N., Ebel R., Edrada R., Fuss E., Alfermann A.W., Ionkova I., Petrova A., Repplinger M., Schmidt T.J. 2008. Metabolic profiling of lignan variability in *Linum* species of section *Syllinum* native to Bulgaria. – Planta Med. 74(3): 273–280. <https://doi.org/10.1055/s-2008-1034298>
62. Alfieri M., Mascheretti I., Kentsop R. A. D., Consonni R., Locatelli F., Mattana M., Otolina G. 2021. Enhanced aryltetralin lignans production in *Linum* adventitious root cultures. – Molecules. 26(17): 5189. <https://doi.org/10.3390/molecules26175189>
63. Kranz K., Petersen M. 2003. β -Peltatin 6-O-methyltransferase from suspension cultures of *Linum nodiflorum*. – Phytochemistry. 64(2): 453–458. [https://doi.org/10.1016/s0031-9422\(03\)00196-1](https://doi.org/10.1016/s0031-9422(03)00196-1)
64. Berim A., Spring O., Conrad J., Maitrejean M., Boland W., Petersen M. 2005. Enhancement of lignan biosynthesis in suspension cultures of *Linum nodiflorum* by coronalon, indanoyl-isoleucine and methyl jasmonate. – Planta. 222(5): 769–776. <https://doi.org/10.1007/s00425-005-0019-9>
65. Al-Qudah M.A. 2012. Chemical composition and antimicrobial activity of the essential oil of *Linum pubescens* growing wild in Jordan. – Nat. Prod. Res. 27(12): 1141–1144. <https://doi.org/10.1080/14786419.2012.715291>
66. Rogers C.M. 1984. Linaceae S. F. Gray. – In: North American Flora. Series II. Part 12. New York. 58 p.
67. Mouna R., Kabouche Z., Bensouici C., Broisat A., Ahmed A., Ghezzi C. 2023. Phytochemical profiling and antioxidant activity of *Linum trigynum*. – Nat. Prod. Res. <https://doi.org/10.1080/14786419.2023.2218010>

68. Bayindir U., Alfermann A.W., Fuss E. 2008. Hinokinin biosynthesis in *Linum corymbulosum* Reichenb. — Plant J. 55(5): 810–820. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2008.03558.x>
69. Batorova S.M., Yakovlev G.P., Aseeva T.A. 2013. [Reference book of traditional Tibetan medicinal plants]. Novosibirsk. 292 p. (In Russian)
70. Ligaa U., Davaasuren B., Ninjil N. 2009. Medicinal plants of Mongolia used in Western and Eastern Medicine. Moscow. 378 p.
71. Shreter A.I. 1975. [Flax family – Linaceae]. — In: [Medicinal flora of the Soviet Far East]. Moscow. P. 169–170. (In Russian)
72. Sadikov H.H. 2017. [Wild medicinal plants of the Iskander river basin (Tadzhikistan)]. Dushanbe. 136 s. (In Russian)
73. Kotukhov Yu.A., Danilova A.N., Kubentaev S.A. 2015. [List of medicinal flora of the Kazakh Altai]. Ridder. 156 s. (In Russian)
74. Tóth G., Horváti K., Kraszni M., Ausbüttel T., Pályi B., Kis Z., et al. 2023. Arylnaphthalene lignans with Anti-SARS-CoV-2 and antiproliferative activities from the underground organs of *Linum austriacum* and *Linum perenne*. — J. Nat. Prod. 86(4): 672–682. <https://doi.org/10.1021/acs.jnatprod.2c00580>
75. The effect of *Linum album* on restoration of bone fracture. Identifier IRCT20180610040049N7. International Clinical Trails Registry Platform. 2021 <https://trialsearch.who.int/Trial2.aspx?TrialID=IRCT20180610040049N7>
76. Çoban T., Konuklugil B. 2005. Free radical scavenging activity of *Linum arboretum*. — Pharm. Biol. 43(4): 370–372. <https://doi.org/10.1080/13880200590951847>
77. Mouna R., Broisat A., Ahmed A., Debiossat M., Boumendjel A., Ghezzi C., Kabouche Z. 2022. Antiproliferative activity, cell-cycle arrest, apoptotic induction and LC-HRMS/MS analyses of extracts from two *Linum* species. — Pharm. Biol. 60(1): 1491–1501. <https://doi.org/10.1080/13880209.2022.2102196>
78. Kentsop R.A.D., Consonni R., Alfieri M., Laura M., Ottolina G., Mascheretti I., Mattana M. 2022. *Linum lewisii* adventitious and hairy-roots cultures as lignan plant factories. — Antioxidants. 11(8): 1526. <https://doi.org/10.3390/antiox11081526>
79. Tashlieva I.I., Gladkov E.A. 2019. Development of the method of introduction to cells culture and plant regeneration of decorative flax (*Linum grandiflorum*, *Linum perenne*). — Yu.A. Ovchinnikov bulletin of biotechnology and physical and chemical biology. 15(1): 22–24. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=38251785> (In Russian)
80. Goncharuk E.A., Borisova A.YU., Zhivukhina E.A. 2019. *Linum grandiflorum* L. reaction to cultivation conditions. — In: [Contemporary problems of biological and chemical ecology: Proceedings of the VI International Scientific and Practical Conference]. Moscow. P. 42–45. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=37276111> (In Russian)
81. Sasheva P., Ionkova I., Stoilova N. 2015. Methyl jasmonate induces enhanced podophyllotoxin production in cell cultures of thracian flax (*Linum thracicum* ssp. *thracicum*). — Nat. Prod. Commun. 10(7): 1225–1228. <https://doi.org/10.1177/1934578X1501000722>
82. Ibatulina Ju.V., Usmanova N.V. 2019. Biomorphological features of *Linum czernjaëvii* Klokov in natural communities and in the course of introduction in the Dinetski Botanical Garden. — In: [Research and conservation of biodiversity in botanical gardens and other introduction centres: Proceedings of scientific conference]. Donetsk. P. 156–162. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=41433788> (In Russian)
83. Morozova I.V., Radygina V.I. 2016. [Wild ornamental plants of the families Liliaceae, Violaceae, Campanulaceae, Linaceae in the flora of the Orel Region]. — Aktual'nye problemy estestvennonauchnogo obrazovaniya, zashchity okruzhayushchej sredy i zdorov'ya cheloveka. 2(2): 267–272. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=26231688> (In Russian)
84. Ibatulina Yu.V., Ostapko V.M. 2020. Dynamics of the introduced cenopopulations of *Linum nervosum* Waldst. et Kit. in artificial steppe phytocenoses in the Donetsk Botanical Garden. — Promyshlennaya Botanika. 20(1): 29–40. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=43076263> (In Russian)
85. Plants of the World Online. <https://powo.science.kew.org>