

УДК 581.1

DOI: 10.25688/2076-9091.2023.52.4.02

**Людмила Владимировна Назаренко<sup>1</sup>,**  
**Наталья Викторовна Загоскина<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Московский городской педагогический университет,  
Москва, Россия

<sup>2</sup> Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева РАН,  
Москва, Россия

## БИОФЛАВОНОИДЫ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

**Аннотация.** Одними из наиболее распространенных растительных метаболитов являются флавоноиды, которые в последние годы часто называют биофлавоноидами. В обзоре представлены данные по их классификации, биологической активности, распространению и компартментации, а также по практическому применению для здоровьесбережения населения. Отмечены антиоксидантные свойства биофлавоноидов, выраженные не только в растениях, для которых характерен их биосинтез и накопление, но и в организме человека, куда они поступают по пищевым цепям. Благодаря высокой биологической активности эти соединения вторичного метаболизма находят широкое применение в медицине и фармакологии при лечении заболеваний различной этиологии.

**Ключевые слова:** высшие растения, фенольные соединения, биофлавоноиды, биологическая активность, практическое применение

**Благодарности:** работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (ИФР РАН, № 122042600086-7).

UDC 581.1

DOI: 10.25688/2076-9091.2023.52.4.02

**Lyudmila Vladimirovna Nazarenko<sup>1</sup>,**  
**Natalya Viktorovna Zagoskina<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Moscow City University,  
Moscow, Russia

<sup>2</sup> Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS,  
Moscow, Russia

## BIOFLAVONOIDS OF HIGHER PLANTS

**Abstract.** Some of the most common plant metabolites are flavonoids, which in recent years are often called bioflavonoids. The review presents data on their classification, biological activity, distribution and compartmentation, as well as practical application for preserving public health. The antioxidant properties of bioflavonoids are noted,

expressed not only in plants, which are characterized by their biosynthesis and accumulation, but also in the human body, where they enter through the food chain. Due to their high biological activity, these compounds of secondary metabolism are widely used in medicine and pharmacology in the treatment of diseases of various etiologies.

**Keywords:** higher plants, phenolic compounds, bioflavonoids, biological activity, practical application

**Acknowledgements:** the work was carried out within the framework of the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (IGF RAS, No. 122042600086-7).

## Введение

Наряду с фотосинтезом, для растений характерно образование различных вторичных метаболитов (алкалоиды, терпеноиды, фенольные соединения и др.), функциональная роль которых ранее считалась не столь необходимой в поддержании их жизнедеятельности, в отличие от первичных метаболитов (углеводы, аминокислоты, белки и др.) [7].

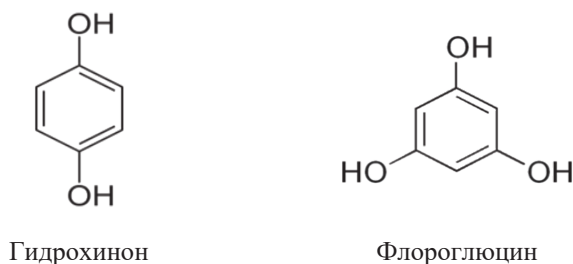
Первые термин «вторичные метаболиты» был использован в 1910 году немецким биологом, лауреатом Нобелевской премии Альбрехтом Косселем [19]. Этот термин до сих пор широко распространен в литературе, хотя в последние годы для обозначения подобных веществ начали использовать другое название — «специализированные метаболиты» [5].

К числу наиболее распространенных вторичных метаболитов принадлежат фенольные соединения или полифенолы, которые присутствуют практически во всех клетках растений [7, 23]. Известно, что на образование полифенолов направляется около 20 % углерода, поступившего в растения в результате процесса фотосинтеза [7].

В настоящее время известно более 10 000 соединений фенольной природы, из которых более 50 % приходится на долю флавоноидов [23, 32]. Поскольку образование этих соединений является неотъемлемой частью метаболизма растений, то в последнее время их часто называют «биофлавоноидами». Этот термин успешно используется не только в научной литературе, но и на практике. Его употребляют в фармакологии, косметологии, пищевой промышленности, когда сообщается о присутствии флавоноидов в рекомендуемых препаратах и промышленных продуктах [4, 14].

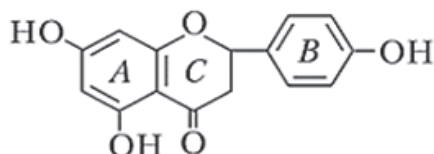
## Строение, классификация и свойства биофлавоноидов

Для всех фенольных соединений характерно наличие бензольного кольца и свободных гидроксильных групп (см. рис. 1).



**Рис. 1.** Структурные формулы простых по структуре фенольных соединений

Для флавоноидов характерно наличие двух бензольных колец, обозначаемых буквами *A* и *B* (рис. 2). Они объединены тремя атомами углерода, которые при участии атома кислорода формируют гетероцикл, или третье кольцо, обозначаемое буквой *C*. Эта аббревиатура используется как в отечественной, так и в зарубежной литературе в отношении структурных формул флавоноидов [7, 32].



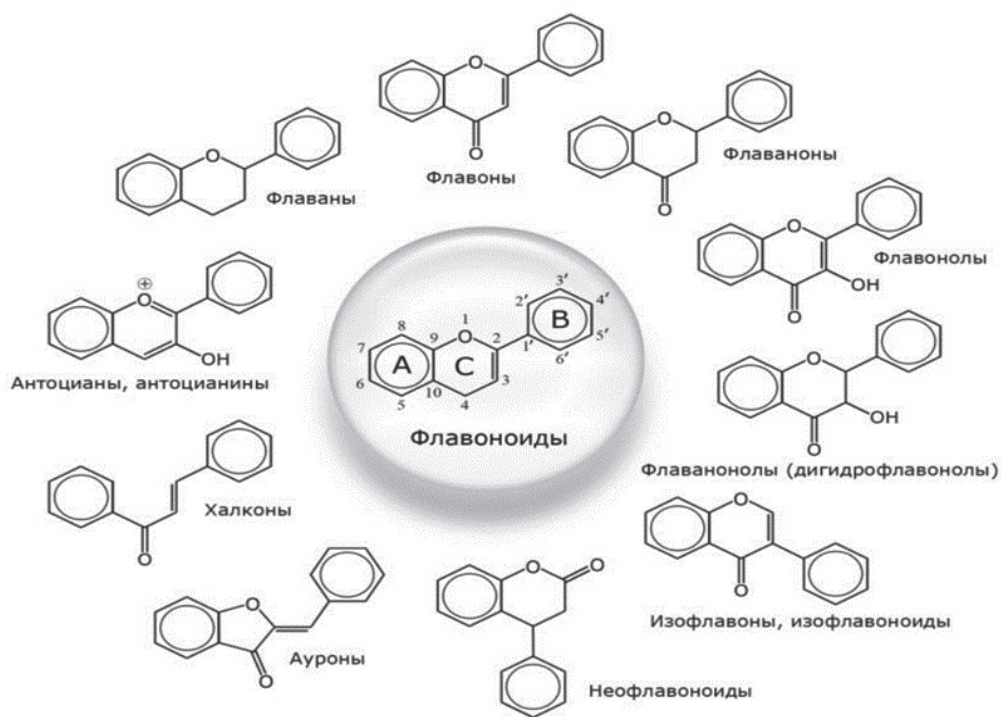
**Рис. 2.** Структурная формула одного из флавоноидов — нарингенина

В составе флавоноидов присутствует 15 атомов углерода, то есть они содержат высокое количество этого важного и значимого для растений элемента. Эти соединения вторичного метаболизма обозначают как С6–С3–С6 соединения [7, 23].

Флавоноиды, число которых в настоящее время превышает 6000 соединений, подразделяют на десять классов (рис. 3). Это флавоны, флаваны, антоцианы, халконы, ауроны, неофлавоноиды, изофлавоны (изофлавоноиды), флаванолы, флавонолы, флаваноны.

Классификация всех соединений флавоноидной природы основана на степени окисленности/восстановленности кольца *C* (объединяет ароматические кольца *A* и *B*), то есть на особенностях структуры молекул в области атомов углерода 2, 3 и 4. Эта группа атомов может формировать между собой двойные связи, присоединять гидроксильные группы, создавать пяти- или шестичленное гетероциклическое кольцо *C* [23]. Кроме того, дополнительные бензольные кольца могут быть присоединены к последним атомам углеродной цепи кольца *C* в положении 3.

В настоящее время достигнут существенный прогресс в изучении строения и химических свойств различных флавоноидов. Этому посвящено значительное число научных исследований [4, 17, 25]. Некоторые вопросы,



**Рис. 3.** Основные классы флавоноидов  
(по: Тараховский и др., 2013, с изменениями и дополнениями) [23]

касающиеся получения этих соединений вторичного метаболизма и изучения их свойств, отражены в учебниках [6, 16, 19, 23].

В большинстве случаев флавоноиды — это кристаллические вещества, без запаха [8]. Многие из них не имеют окраски (бесцветны). Однако желтый цвет характерен для флаванолов, халконов, флавонов и ауронов. Широко распространенным в растениях антоцианидинам и антоцианам присущ синий или красный цвет, который обусловлен рН среды: кислая среда — красный цвет, щелочная среда — синий цвет. Такое цветовое многообразие соединений флавоноидной природы обуславливает различную окраску цветков растений, а также их листьев.

Одним из характерных для флавоноидов свойств является их способность к окислению, что является предметом значительного внимания исследователей к изучению этого процесса [31, 32, 40]. В результате способности к окислению происходит формирование разнообразных веществ, в том числе сложных полимеров фенольной природы [8].

Важным свойством фенольных соединений, в том числе флавоноидов, является способность к взаимодействию с тяжелыми металлами [8, 32, 35]. Эффективными комплексообразователями являются флавоны и флаванолы. Разнообразие антоциановой окраски растительных тканей, особенно их цветков,

также является следствием взаимодействия этих метаболитов с ионами металлов (преимущественно Fe, Al и в меньшей степени — Mg, Ca).

Таким образом, флавоноиды или биофлавоноиды — это многочисленный класс природных соединений фенольной природы, характеризующийся значительным структурным разнообразием и высокой биологической активностью.

## Биосинтез флавоноидов

Флавоноиды синтезируются двумя основными путями: шикиматным и ацето-малонатным (поликетидным), которые хорошо изучены [7, 8, 22, 23, 32].

При шикиматном пути из фосфоенолпирувата и эритрозо-4-фосфата через несколько промежуточных стадий происходит образование шикимовой кислоты, которая и дала ему это название (рис. 4). В результате ее последующих превращений образуется *L*-фенилаланин — основной предшественник фенольных соединений, синтезирующихся в растении. Именно из него образуются оксикоричные кислоты — необходимые метаболиты для последующего образования флавоноидов [32].

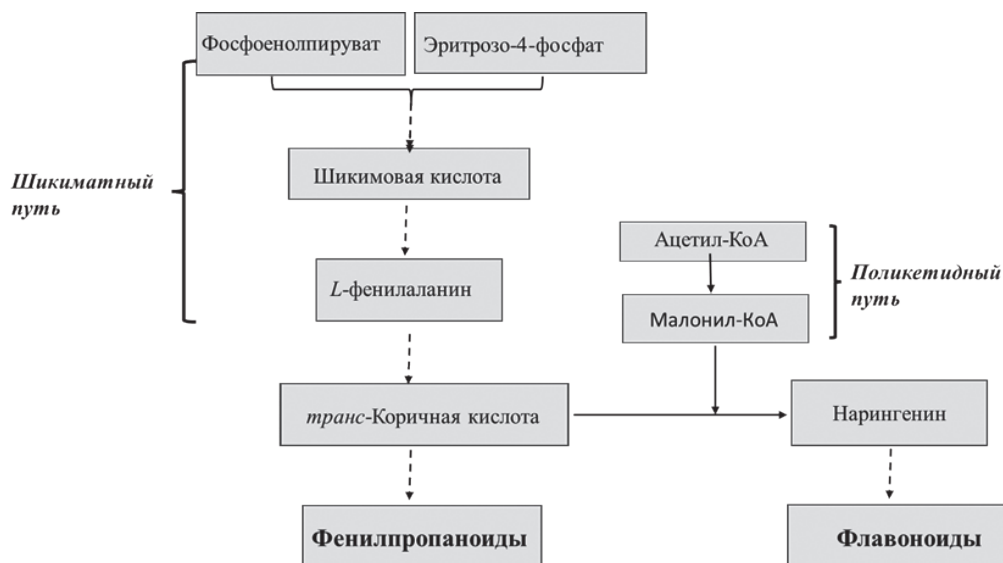
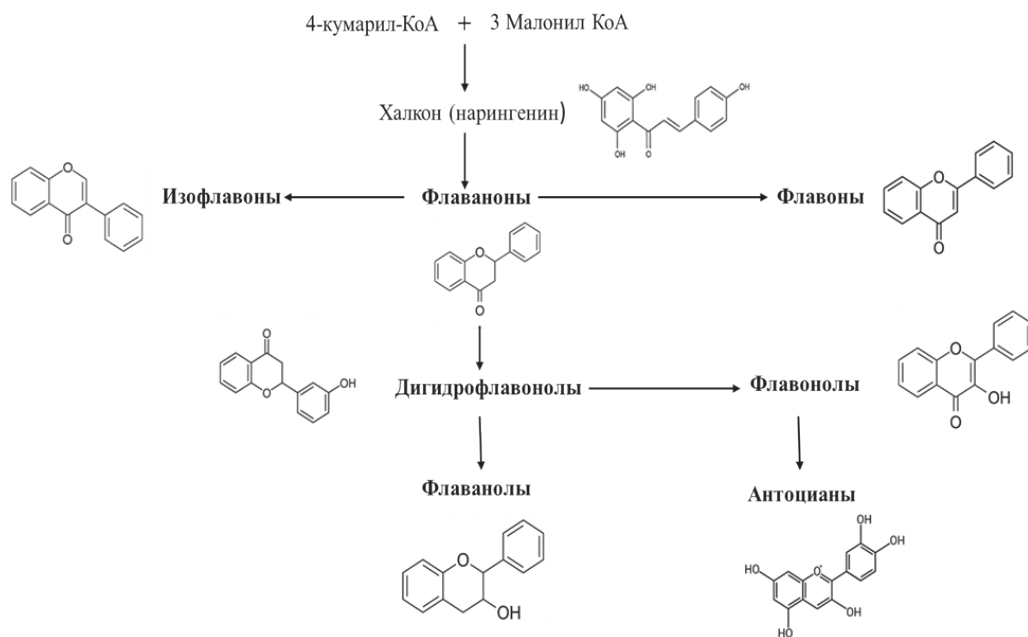


Рис. 4. Основные этапы биосинтеза различных классов фенольных соединений

При образовании флавоноидов важная роль принадлежит халконсинтазе, при участии которой из метаболитов фенилпропаноидного (*p*-кумарил-КоА) и поликетидного (ацетато-малонатного) путей, образуется халкон — предшественник всех соединений флавоноидной природы (рис. 4 и 5).

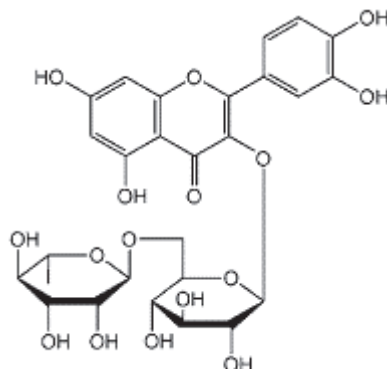
Достигнуты большие успехи в изучении генов фенольного метаболизма, а также известно о молекулярных маркерах, по которым можно идентифицировать растения-продуценты этих специализированных метаболитов [7, 27, 40].



**Рис. 5.** Биосинтез основных классов флавоноидов (по: Dias et al., 2021; с изменениями и дополнениями) [32]

### Распространение флавоноидов

Флавоноиды встречаются практически во всех высших растениях [5, 7, 23]. В большинстве случаев их содержание составляет 0,5–5 %, но может достигать и 30 % (цветки софоры японской, молодые листья чая). При этом флавоноиды могут находиться либо в так называемом свободном состоянии, то есть в виде агликонов, либо в связанном — в комплексе с другими растительными метаболитами, чаще всего углеводами. К их числу относится рутин, который представляет собой гликозид флавоноида кверцетина (рис. 6).



**Рис. 6.** Структурная формула рутина (кверцетин-3-О-рутинозид)

Биофлавоноиды широко распространены в растениях следующих семейств: астровые (расторопша пятнистая, бессмертник песчаный, пижма обыкновенная, душица обыкновенная); бобовые (софора японская, солодка голая, астрагал шерстистоцветковый, донник лекарственный); розоцветные (различные виды шиповников, лапчаток и боярышников, кровохлебка, манжетка, черемуха, малина, вишня); яснотковые (мята перечная, пустырник сердечный, шалфей лекарственный); гречишные (ревень пальчатый, различные виды горцев, гречиха); рутовые (лимон, апельсин, мандарин, рута душистая); крыжовниковые (черная смородина) [20]. Все они успешно используются в качестве компонентов пищевого рациона человека, а также фармакологически ценных метаболитов для здоровьесбережения населения [32].

Флавоноиды накапливаются преимущественно в надземных органах растений (листья, цветки, плоды) и в значительно меньших количествах — в стеблях и подземных органах [19, 40]. Особенно богаты флавоноидами плоды шиповника, боярышника, кофе, софоры, а также листья чая, фиалки, руты, душицы. В корнях и корневищах их количество в большинстве случаев невелико, но есть и исключения. Так, в подземных органах шлемника байкальского, солодки голой, родиолы розовой, щитовника мужского отмечено высокое содержание различных флавоноидов [2].

Необходимо отметить, что содержание флавоноидов зависит от вида и сортовой принадлежности растений [24]. Данные о количественном содержании флавоноидов в растениях пищевого назначения (овошах, зелени, фруктах, ягодах и др.) приведены в таблице 1.

Таблица 1

### Содержание флавоноидов в растениях пищевого назначения

(по: Тутельяну и Лашневой, 2013; с дополнениями) [24]

| Растение  | Содержание флавоноидов, мг / 100 г |
|---|------------------------------------|
| Каперсы   | 500                                |
| Шафран  | 200                                |
| Петрушка  | 200                                |
| Укроп   | 70                                 |
| Капуста кале (листовая)   | 70                                 |
| Листья кориандра  | 50                                 |
| Красный лук   | 35                                 |
| Лук репчатый  | 20                                 |
| Бузина  | 27                                 |
| Брокколи, репа зеленая, лук-батун, лук-резанец, перец острый, салат латук, спаржа, шпинат, цикорий, горошек зеленый | 10–20                              |
| Голубика, брусника, клюква  | 7,4–15,8                           |
| Артишок, брюква, перец сладкий зеленый, сельдерей, душица, розмарин, мята перечная, тимьян обыкновенный, шалфей     | 2–20                               |

| Растение   | Содержание флавоноидов, мг / 100 г |
|--|------------------------------------|
| Яблоки, груши, абрикосы, инжир, сливы, вишня, черешня, черный виноград | 1,5–5,5                            |
| Виноград красный, киви, дыня, лимон, манго, грейпфрут розовый          | 0,2–1,9                            |
| Малина   | 1                                  |
| Баклажаны, кабачки, помидоры, морковь, свекла, огурцы                  | Менее 1 мг                         |

Кроме того, немаловажное значение имеют происхождение, условия и место и т. д. выращивания самих растений, а также лабораторные методы выделения этих соединений. Сведения о распространении биофлавоноидов в растениях и их количестве, а также об их структуре и свойствах можно найти в базах данных Министерства сельского хозяйства США (USDA; USDA Database for the Flavonoid Content of Selected Foods, выпуск 3.2, 2015 г.) и Phenol-Explorer (PE; [www.phenol-explorer.eu](http://www.phenol-explorer.eu)).

Важное значение имеет не только общее содержание флавоноидов в растениях, но и их состав [2, 5, 7]. Такие биофлавоноиды, как кверцетин, катехины, кверцитрин и кемпферол, встречаются в значительных количествах в листьях чая. Антоцианами, такими как керацианин, цианин, богаты плоды бузины, черники, вишни, цветки васильков, трава фиалки трехцветной. Флавоны и флавонолы (гесперидин, диосцин, рутин, кверцетин, апигенин) содержатся в плодах боярышника и рябины черноплодной, кожуре цитрусовых, цветках бессмертника. Флавононы и халконы (ликвиритин, изоликвиритин, лакризид, глаброзид) содержатся в корне солодки.

Некоторые флавоноиды могут рассматриваться в качестве своеобразной визитной карточки отдельных видов растений. Например, в молодых листьях гречихи — это фагопирины, в листьях чая — катехины, в алоэ — алоэнин и алоэ-эмодин [3, 9, 10, 12].

Некоторые представители флавоноидов придают окраску тканям и органам растений. В определенной степени это может быть следствием их накопления в клетках эпидермиса (в среднем до 85 % от суммы флавоноидов), что характерно для тканей и органов растений, имеющих различную окраску [5].

При накоплении антоцианов лепестки цветков могут иметь красный (шиповник) или синий (василек) цвет. Желтая окраска определяется не только наличием в них каротиноидов, но и гликозидами флавонолов, ауронами и халконами (бессмертник песчаный, пижма обыкновенная).

## Фенольные биоантиоксиданты и их роль

Биофлавоноиды могут выполнять в растениях множество различных жизненно важных функций [7, 31, 34, 39]. Они принимают непосредственное участие в процессах роста и развития; отвечают за репродукцию и энергетический



обмен; обуславливают окраску цветков, плодов и семян; являются хелаторами тяжелых металлов; защищают растения от воздействия неблагоприятных факторов внешней среды, в том числе и от вирусов [30, 36, 37]. Особая роль принадлежит им как низкомолекулярным антиоксидантам, участвующим в защитных механизмах при окислительном стрессе, который развивается в ответ на действие разнообразных биотических и абиотических факторов [16, 38].

Как уже отмечалось ранее, высокая реакционная активность фенольных соединений связана с особенностями их строения, а именно наличием гидроксильных групп в молекуле [7]. Биофлавоноиды быстро вступают в свободно радикальные реакции, которые развиваются при окислительном стрессе, тем самым они могут нейтрализовать активные формы кислорода и тормозить окисление липидов клеточных мембран [18, 34]. Например, катехин и рутин могут работать как ловушки гидроксил-радикала, обрывая дальнейшее развитие цепных реакций; кверцетин обладает способностью замедлять продукцию супероксидного анион-радикала [28]. Следовательно, биофлавоноиды, взаимодействуя с гидроксильным и супероксидным радикалами, предотвращают развитие перекисного окисления липидов в клетках растений.

Все вышеизложенное свидетельствует о том, что биофлавоноиды могут выступать в роли полифункциональных протекторов растений — низкомолекулярных антиоксидантов, осмопротекторов, хелаторов тяжелых металлов; могут экранировать солнечную инсоляцию и УФ-лучи, а также, вероятно, передавать клеточные сигналы. При этом увеличение их содержания в ответ на воздействие стрессоров — это неспецифическая реакция растений [35].

## **Применение биофлавоноидов**

Как уже отмечалось выше, антиоксидантная активность биофлавоноидов определяется их способностью поглощать свободные радикалы и уменьшать их образование. Это привело к тому, что эти малотоксичные растительные метаболиты применяются на практике для профилактики и лечения заболеваний, вызванных окислительным стрессом [23, 28, 43]. Они замедляют и предупреждают атеросклероз сосудов, ишемическую болезнь сердца, гипертонию, а также диабет II типа, катаракту, ревматоидный артрит, то есть различные формы свободнорадикальной патологии. Отмечено их антиаллергенное, противовирусное, антиканцерогенное, противовоспалительное и сосудорасширяющее действие [16, 39, 42]. Их рассматривают в качестве эффективных иммуномодуляторов для поддержания жизнедеятельности человека [26, 29]. Показано участие флавоноидов в активации иммунного ответа клеток человека на заражение коронавирусом (SARS-CoV-2) [33, 41].

Большое внимание уделяется изучению антимикробных свойств флавоноидов. Установлено ингибирующее действие кверцетина на грамположительные бактерии, а флавонов и халконов — на стафилококк [23]. Такое соединение флавоновой природы, как эпигаллокатехин-галлокатехин, присутствующий в высоких количествах в растениях чая, проявляет антимикробные свойства в отношении стафилококков, стрептококков и *Escherichia coli* [11].

Различные представители флавоноидов проявляют Р-витаминную капилляроукрепляющую активность (от *лат.* *permeare* — проникать). Они укрепляют кровеносные капилляры и нормализуют их проницаемость, а эффективность этого процесса возрастает при одновременном употреблении аскорбиновой кислоты [1, 7, 13]. В этом случае в качестве лекарственных средств обычно используют кверцетин или его гликозидованную форму — рутин. При этом для катехинов, лейкоантоцианов и антоцианов установлена даже более высокая их активность [23].

У флавонов и флавонолов Р-витаминная активность ниже, хотя при их поступлении в организм человека отмечено уменьшение количества холестерина в крови [21]. Следовательно, эти соединения флавоноидной природы проявляют гипохолестеринемическое и противоатеросклеротическое действие. Флавоны, кумарины и антрахиноны оказывают выраженный спазмолитический эффект, а их воздействие на гладкую мускулатуру кишечника и бронхи было сравнимо с эффектом папаверина.

Все вышеизложенное свидетельствует о значительном разнообразии биологической активности флавоноидов, что может быть показателем существенных отличий в структуре этих веществ и, как следствие, физико-химических свойств. Благодаря их многостороннему воздействию на организм человека (свыше 40 видов биологической активности), нетоксичности и широкой распространенности в природе эти соединения вторичного метаболизма считают регуляторами многих биохимических процессов, а также факторами-модификаторами биологического ответа в организме.

Согласно литературным данным, перспективными источниками биофлавоноидов являются лекарственные растения, изучение и применение которых в настоящее время можно отнести к одним из перспективных направлений в области фармакогнозии, фармации и медицины.

## Заключение

Флавоноиды являются уникальными вторичными метаболитами, образование которых характерно для большинства высших растений. Им принадлежит важная роль в жизнедеятельности многих биологических систем, в том числе и человека. Благодаря характерной для флавоноидов высокой

антиоксидантной активности, они все более успешно и широко используются в различных областях народного хозяйства. Их рассматривают как эффективные непитательные компоненты некоторых пищевых продуктов, чая, вина и других напитков, а также специй, эфирных масел, многих косметических субстанций. Несмотря на то что биосинтез фенольных соединений, в том числе флавоноидов, достаточно полно изучен, их функциональная роль в высших растениях выяснена, вопросы изучения их биологической активности до сих пор остаются предметом оживленной дискуссии и пристального внимания как ученых, так и практиков.

Подводя итог данному обзору, хотелось бы подчеркнуть необходимость изучения и уточнения функциональной роли флавоноидов не только в растениях, но и в других организмах, куда они поступают по пищевым цепям и участвуют в регуляции метаболических процессов.

Эти исследования особенно важны и необходимы при разработке/создании новых лекарственных препаратов для лечения и профилактики заболеваний, протекающих на фоне окислительного стресса. Это направление можно рассматривать в качестве приоритетного направления сохранения жизнедеятельности человека.

Исследование биологической активности, структурно-функциональных характеристик и физико-химических свойств растительных полифенолов, в том числе биофлавоноидов, необходимо не только для углубления фундаментальных знаний об их химии и физиологических функциях, но и для расширения области их применения как в качестве лекарственных препаратов, так и в качестве пищевых и технологических добавок.

#### Список источников

1. Базарнова Ю. Г., Иванченко О. Б. Исследование состава биологически активных веществ экстрактов дикорастущих растений // Вопросы питания. 2016. № 85 (5). С. 100–107.
2. Бахтенко Е. Ю., Курапов П. Б. Многообразие вторичных метаболитов высших растений. Вологда: МакросПринт, 2008. 265 с.
3. Высочина Г. И. Фенольные соединения в систематике и филогении семейства гречишных. Новосибирск, 2004. 240 с.
4. Гучко, А. С., Жерносек, А. В., Поддубная, О. В. Химические аспекты биофлавоноида — витамина Р // Химия и жизнь: сб. статей Междунар. науч.-практ. конф. Новосибирск: Новосибирский государственный аграрный ун-т., 2022. С. 78–82.
5. Загоскина Н. В., Назаренко Л. В. Вторичные метаболиты растений и биотехнология. М.; Ярославль: Филигрань, 2019. 155 с.
6. Загоскина Н. В. Биотехнология: учебник и практикум для бакалавриата. 4-е изд. / Н. В. Загоскина [и др.]. М.: Юрайт, 2023. 285 с.
7. Запрометов М. Н. Фенольные соединения: распространение, метаболизм и функции в растениях. М.: Наука, 1993. 271 с.
8. Запрометов М. Н. Основы биохимии фенольных соединений. М.: Высшая школа, 1974. 214 с.

9. Зубова М. Ю. Влияние микроэлементов на накопление биофлавоноидов в растениях чая / М. Ю. Зубова [и др.] // Вестник МГПУ. Серия: Естественные науки. 2023. № 1 (49). С. 47–56. DOI: 10.25688/2076-9091.2023.49.1.4
10. Казанцева В. В. Особенности образования фенольных соединений в проростках гречихи (*Fagopyrum esculentum* Moench) различных сортов / В. В. Казанцева [и др.] // Сельхоз. Биология. 2015. Т. 50. № 5. С. 611–619. DOI: 10.15389/agrobiology.2015.5.611rus
11. Караулов, А. В., Калюжин О. В. Иммуноterapia инфекционных болезней: проблемы и перспективы // Терапевтический архив. 2013. Т. 85. № 11. С. 100–108.
12. Лапшин П. В., Назаренко Л. В., Загоскина Н. В. Изменения в содержании фенольных соединений в листьях *Aloe vera* и *Aloe arborescens* при действии низкой температуры // Субтропическое и декоративное садоводство. 2021. № 79. С. 125–133. DOI: 10.31360/2225-3068-2021-79-125-132
13. Леонтьева, Н. В., Ветровой О. В. Сравнительная характеристика антиоксидантной активности дигидрохверцетина, витамина С, нефромона плюс, валемидина плюс, полиоксидония // Актуальные проблемы теоретической и клинической медицины. 2022. № 36 (2). С. 41–47.
14. Макеева И. М., Байкулова С. Б. Биофлавоноид CITROX: свойства, способы применения, перспективы // Международный научно-исследовательский журнал. 2021. № 1–3 (103). С. 43–45. DOI: 10.23670/IRJ.2021.103.1.061
15. Назаренко Л. В., Загоскина Н. В. Активные формы кислорода и антиоксидантная система растений // Вестник МГПУ. Серия «Естественные науки». 2016. № 2 (22). С. 9–23.
16. Назаренко Л. В., Загоскина Н. В. Вторичные метаболиты растений: распространение, история изучения, практическое применение // Вестник МГПУ. Серия «Естественные науки». 2019. № 2. С. 8–19. DOI: 10.25688/2076-9091.2019.34.2.1
17. Назарова, В. Д., Саликова, Н. С., Бектемисова А. Выделение и идентификация флавоноидов из растения *Linosyris villosa* // Химический Журнал Казахстана. 2020. Т. 3 (7). С. 236–246.
18. Никерова К. М. Активные формы кислорода и компоненты антиоксидантной системы — участники метаболизма растений. Взаимосвязь с фенольным и углеводным обменом / К. М. Никерова [и др.] // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 2021. № 3. С. 5–20. DOI: 10.17076/eb1312
19. Носов А. М. Вторичный метаболизм // Физиология растений. учебник для вузов / А. М. Носов [и др.]; под ред. И. П. Ермакова. М.: Академия, 2005. С. 588–619.
20. Пояркова Н. М., Сапарклычева С. Е. Физиологическая роль фенольных соединений // Аграрное образование и наука. 2019. № 4. С. 1–6.
21. Сидоренко Д. В., Деннер В. А., Федюнина П. С. Биохимическое действие флавоноидов на организм человека, и перспектива в изучении отдельных видов растительного сырья на Южном Урале // Новая наука: Теоретический и практический взгляд. 2016. № 8. С. 46–49.
22. Стрыгина К. В. Синтез флавоноидных пигментов в зерновке у представителей Роасаеа: общие закономерности и исключения в гомологических рядах Н. И. Вавилова // Генетика. 2020. № 56 (11). С. 1304–1319. DOI: 10.31857/S0016675820110090
23. Тараховский Ю. С. Флавоноиды: биохимия, биофизика, медицина / Ю. С. Тараховский [и др.]. Пушино: Synchronobook, 2013. 310 с.

24. Тутельян В. А., Лашнева Н. В. Биологически активные вещества растительно-го происхождения. Флавонолы и флавоны: распространенность, источники в рационе питания и потребление // Вопросы питания. 2013. № 82 (1). С. 4–22.
25. Усманов И. Ю. Комплексы флавоноидов *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench олиготрофных болот средней Оби / И. Ю. Усманов [и др.] // Вестник Нижегородского государственного университета. 2019. № 2. С. 59–71. DOI: 10.36906/2311-4444/19-2/08
26. Хаитов Р. М. Современные иммуномодуляторы, классификация, механизм действия // Российский аллергологический журнал. 2005. № 4. С. 30–35.
27. Хлесткина Е. К. Молекулярные маркеры в генетических исследованиях и в селекции // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013. Т. 17. № 4 (2). С. 1044–1054.
28. Чупахина Г. Н. Антиоксидантные свойства культурных растений Калининградской области: монография / Г. Н. Чупахина [и др.]. Калининград: БФУ им. И. Канта, 2016. 145 с.
29. An H. H., Bischoff F. A., Vochum B. S. Immunosuppressive activity of buxidin and E-buxenone from *Buxus hyrcana* // Phytochemistry. 2015. № 6. P. 487–491. DOI: 10.1111/j.1747-0285.2009.00906.x
30. Bidel L. P. R. Biological activity of phenolics in plant cells / L. P. R. Bidel [et al.] // Recent Advances Polyphenol Research / Eds C. Cantos-Buelga, M. T. Escrivá-Bailón, V. Lattanzio. USA, Iowa: Wiley-Blackwell, 2010. V. 2. P. 163–205. DOI: 10.1002/9781444323375.ch6
31. Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K. V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review // Ann. Bot. 2003. Vol. 91. P. 179–194. DOI: 10.1093/aob/mcf118
32. Dias M. C., Pinto D. C., Silva A. M. Plant flavonoids: Chemical characteristics and biological activity // Molecules. 2021. № 26 (17). P. 5377. DOI: 10.3390/molecules26175377
33. El-Missiri M. A. Polyphenols are potential nutritional adjuvants for targeting COVID-19 / M. A. El-Missiri [et al.] // Phytotherapy Research. 2021. № 35 (6). P. 2879–2889. DOI: 10.1002/ptr.6992
34. Gill S. S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants // Plant Physiol. and Biochem. 2010. Vol. 48. P. 909–930. DOI: 10.1016/j.plaphy.2010.08.016
35. Goncharuk, E. A., Zagorskina, N. V. Heavy Metals, Their Phytotoxicity, and the Role of Phenolic Antioxidants in Plant Stress Responses with Focus on Cadmium // Molecules. 2023. № 28 (9). P. 3921. DOI: 10.3390/molecules28093921
36. Harborne, J. B., Williams, C. A. Advances in flavonoid research since 1992 // Phytochemistry. 2000. № 55. P. 481–504. DOI: 10.1016/s0031-9422(00)00235-1
37. Mierziak J., Kostyn K., Kulma A. Flavonoids as Important Molecules of Plant Interactions with the Environment // Molecules. 2014. Vol. 19. Iss: 10, P. 16240–16265. DOI: 10.3390/molecules191016240
38. Naikoo M. I. Role and regulation of plants phenolics in abiotic stress tolerance: an overview / M. I. Naikoo [et al.] // Plant signaling molecules. Woodhead Publ. 2019. P. 157–168. DOI: 10.1016/b978-0-12-816451-8.00009-5
39. Rio D. Polyphenols and health: what compounds are involved? / D. Rio [et al.] // Nutrition, Metabolism and Cardiovascular Diseases. 2010. № 20. P. 1–6. DOI: 10.1016/j.numecd.2009.05.015

40. Shen, N. Plant flavonoids: Classification, distribution, biosynthesis, and antioxidant activity / N. Shen [et al.] // Food Chemistry. 2022. P. 132531. DOI: 10.1016/j.foodchem.2022.132531
41. Solnier J., Fladerer J. P. Flavonoids: A complementary approach to conventional therapy of COVID-19? // Phytochemistry Reviews. 2021. № 20 (4). P. 773–795. DOI: 10.1007/s11101-020-09720-6
42. Tungmunnithum D. Flavonoids and other phenolic compounds from medicinal plants for pharmaceutical and medical aspects: an overview / D. Tungmunnithum [et al.] // Medicines. 2018. № 5. P. 93. DOI: 10.3390/medicines5030093
43. Ververidis F. Biotechnology of flavonoids and other phenylpropanoid-derived natural products. Part I: Chemical diversity, impacts on plant biology and human health / F. Ververidis [et al.] // Biotechnol. J. 2007. № 2. P. 1214–1234. DOI: 10.1002/biot.200700084

### References

1. Bazarnova Yu. G., Ivanchenko O. B. Study of the composition of biologically active substances in extracts of wild plants // Problems of nutrition. 2016. № 85 (5). P. 100–107. (In Russ.).
2. Bakhtenko E. Yu., Kurapov P. B. Variety of secondary metabolites of higher plants. Vologda: MakrosPrint, 2008. 265 p. (In Russ.).
3. Vysochina G. I. Phenolic compounds in the systematics and phylogeny of the buckwheat family. Novosibirsk, 2004. 240 p. (In Russ.).
4. Guchko, A. S., Zhernosek, A. V., Poddubnaya, O. V. Chemical aspects of the bioflavonoid — vitamin P // Chemistry and life: Collection. international articles scientific-practical conf. Novosibirsk: Novosib. state agrarian univ., 2022. P. 78–82. (In Russ.).
5. Zagoskina N. V., Nazarenko L. V. Secondary plant metabolites and biotechnology. M.; Yaroslavl: Filigran, 2019. 155 p. (In Russ.).
6. Zagoskina N. V. Biotechnology: textbook and workshop for undergraduate students. 4th edition / N. V. Zagoskina [et al.]. M.: Yurayt, 2023. 285 p. (In Russ.).
7. Zaprometov M. N. Phenolic compounds: distribution, metabolism and functions in plants. Moscow: Nauka, 1993. 271 p. (In Russ.).
8. Zaprometov M. N. Fundamentals of biochemistry of phenolic compounds. Moscow: Graduate School, 1974. 214 p. (In Russ.).
9. Zubova M. Yu. Influence of trace elements on the accumulation of bioflavonoids in tea plants / M. Yu. Zubova [et al.] // Vestnik MGPU. Series: Natural Sciences. 2023. № 1 (49). P. 47–56. (In Russ.). DOI: 10.25688/2076-9091.2023.49.1.4
10. Kazantseva V. V. Features of the formation of phenolic compounds in seedlings of buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) of various varieties / V. V. Kazantseva [et al.] // Selkhoz. Biology. 2015. V. 50. № 5. P. 611–619. (In Russ.). DOI: 10.15389/agrobiology.2015.5.611rus
11. Karaulov, A. V., Kalyuzhin O. V. Immunotherapy of infectious diseases: problems and prospects // Therapeutic archive. 2013. V. 85. № 11. P. 100–108. (In Russ.).
12. Lapshin P. V., Nazarenko L. V., Zagoskina N. V. Changes in the content of phenolic compounds in the leaves of *Aloe vera* and *Aloe arborescens* under the action of low temperature // Subtropical and ornamental gardening. 2021. № 79. P. 125–133. (In Russ.). DOI: 10.31360/2225-3068-2021-79-125-132

13. Leontieva, N. V., Vetrovoy O. V. Comparative characteristics of the antioxidant activity of dihydroquercetin, vitamin C, nephromone plus, valemidin plus, polyoxidonium // Actual problems of theoretical and clinical medicine. 2022. № 36 (2). P. 41–47. (In Russ.).
14. Makeeva I. M., Baikulova S. B. Bioflavonoid CITROX: properties, methods of application, prospects // International Scientific Research Journal. 2021. № 1–3 (103). P. 43–45. (In Russ.). DOI: 10.23670/IRJ.2021.103.1.061
15. Nazarenko L. V., Zagoskina N. V. Reactive oxygen species and the antioxidant system of plants // Bulletin of the Moscow State Pedagogical University. Series «Natural Sciences». 2016. № 2 (22). P. 9–23. (In Russ.).
16. Nazarenko L. V., Zagoskina N. V. Secondary plant metabolites: distribution, history of study, practical application // Bulletin of the Moscow State Pedagogical University. Series «Natural Sciences». 2019. № 2. P. 8–19. (In Russ.). DOI: 10.25688/2076-9091.2019.34.2.1
17. Nazarova, V. D., Salikova, N. S., Bektemisova A. Isolation and identification of flavonoids from the plant *Linosyris villosa* // Chemical Journal of Kazakhstan. 2020. Vol. 3 (7). P. 236–246. (In Russ.).
18. Nikerova K. M. Reactive oxygen species and components of the antioxidant system — participants in plant metabolism. Relationship with phenol and carbohydrate metabolism / K. M. Nikerova [et al.] // Proceedings of the Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. 2021. № 3. P. 5–20. (In Russ.). DOI: 10.17076/eb1312
19. Nosov A. M. Secondary metabolism // Plant physiology. Textbook for universities / A. M. Nosov [et al.]; edited by I. P. Ermakov. M.: Academy, 2005. P. 588–619. (In Russ.).
20. Poyarkova N. M., Saparklycheva S. E. Physiological role of phenolic compounds // Agrarian education and science. 2019. № 4. P. 1–6. (In Russ.).
21. Sidorenko D. V., Denner V. A., Fedyunina P. S. Biochemical effect of flavonoids on the human body and the prospect of studying certain types of plant materials in the Southern Urals // New Science: Theoretical and Practical View. 2016. № 8. P. 46–49. (In Russ.).
22. Strygina K. V. Synthesis of flavonoid pigments in caryopsis in representatives of Poaceae: general patterns and exceptions in homologous series *NI Vavilova*. // Genetics. 2020. № 56 (11). P. 1304–1319. (In Russ.). DOI: 10.31857/S0016675820110090
23. Tarakhovskiy Yu. S. Flavonoids: biochemistry, biophysics, medicine / Yu. S. Tarakhovskiy [et al.]. Pushchino, Sunchrobook, 2013. 310 p. (In Russ.).
24. Tutelyan V. A., Lashneva N. V. Biologically active substances of plant origin. Flavonols and flavones: prevalence, sources in the diet and consumption // Nutrition Issues. 2013. № 82 (1). P. 4–22. (In Russ.).
25. Usmanov I. Yu. Complexes of flavonoids *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench in oligotrophic swamps of the middle Ob / I. Yu. Usmanov [et al.] // Bulletin of the Nizhnevartovsk State University. 2019. № 2. P. 59–71. (In Russ.). DOI: 10.36906/2311-4444/19-2/08
26. Khaitov R. M. Modern immunomodulators, classification, mechanism of action // Russian Allergological Journal. 2005. № 4. P. 30–35. (In Russ.).
27. Khlestkina E. K. Molecular markers in genetic research and breeding // Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2013. V. 17. № 4 (2). P. 1044–1054. (In Russ.).
28. Chupakhina G. N. Antioxidant properties of cultivated plants of the Kaliningrad region: monograph / G. N. Chupakhina [et al.]. Kaliningrad: Izd. I. Kant, 2016. 145 p. (In Russ.).

29. An H. H., Bischoff F. A., Bochum B. S. Immunosuppressive activity of buxindin and E-buxenone from *Buxushyrcana* // *Phytochemistry*. 2015. № 6. P. 487–491. DOI: 10.1111/j.1747-0285.2009.00906.x
30. Bidel L. P. R. Biological activity of phenolics in plant cells / L. P. R. Bidel [et al.] // *Recent Advances Polyphenol Research* / Eds C. Cantos-Buelga, M. T. Escri-bano-Bailon, V. Lattanzio. USA, Iowa: Wiley-Blackwell, 2010. V. 2. P. 163–205. DOI: 10.1002/9781444323375.ch6
31. Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K. V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review // *Ann. Bot.* 2003. Vol. 91. P. 179–194. DOI: 10.1093/aob/mcf118
32. Dias M. C., Pinto D. C., Silva A. M. Plant flavonoids: Chemical characteristics and biological activity // *Molecules*. 2021. № 26 (17). P. 5377. DOI: 10.3390/molecules26175377
33. El-Missiri M. A. Polyphenols are potential nutritional adjuvants for targeting COVID-19 / M. A. El-Missiri [et al.] // *Phytotherapy Research*. 2021. № 35 (6). P. 2879–2889. DOI: 10.1002/ptr.6992
34. Gill S. S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants // *Plant Physiol. and Biochem.* 2010. Vol. 48. P. 909–930. DOI: 10.1016/j.plaphy.2010.08.016
35. Goncharuk, E. A., Zagorskina, N. V. Heavy Metals, Their Phytotoxicity, and the Role of Phenolic Antioxidants in Plant Stress Responses with Focus on Cadmium // *Molecules*. 2023. № 28 (9). P. 3921. DOI: 10.3390/molecules28093921
36. Harborne, J. B., Williams, C. A. *Advances in flavonoid research since 1992* // *Phytochemistry*. 2000. № 55. P. 481–504. DOI: 10.1016/s0031-9422(00)00235-1
37. Mierziak J., Kostyn K., Kulma A. Flavonoids as Important Molecules of Plant Interactions with the Environment // *Molecules*. 2014. Vol. 19. Iss: 10, P. 16240–16265. DOI: 10.3390/molecules191016240
38. Naikoo M. I. Role and regulation of plants phenolics in abiotic stress tolerance: an overview / M. I. Naikoo [et al.] // *Plant signaling molecules*. Woodhead Publ. 2019. P. 157–168. DOI: 10.1016/b978-0-12-816451-8.00009-5
39. Rio D. Polyphenols and health: what compounds are involved? / D. Rio [et al.] // *Nutrition, Metabolism and Cardiovascular Diseases*. 2010. № 20. P. 1–6. DOI: 10.1016/j.numecd.2009.05.015
40. Shen, N. Plant flavonoids: Classification, distribution, biosynthesis, and antioxidant activity / N. Shen [et al.] // *Food Chemistry*. 2022. P. 132531. DOI: 10.1016/j.foodchem.2022.132531
41. Solnier J., Fladerer J. P. Flavonoids: A complementary approach to conventional therapy of COVID-19? // *Phytochemistry Reviews*. 2021. № 20 (4). P. 773–795. DOI: 10.1007/s11101-020-09720-6
42. Tungmunnithum D. Flavonoids and other phenolic compounds from medicinal plants for pharmaceutical and medical aspects: an overview / D. Tungmunnithum [et al.] // *Medicines*. 2018. № 5. P. 93. DOI: 10.3390/medicines5030093
43. Ververidis F. Biotechnology of flavonoids and other phenylpropanoid-derived natural products. Part I: Chemical diversity, impacts on plant biology and human health / F. Ververidis [et al.] // *Biotechnol. J.* 2007. № 2. P. 1214–1234. DOI: 10.1002/biot.200700084