

Flavonoids in Adaptation of *Begonia grandis* Dryander subsp. *grandis* Introduced in West Siberia (Novosibirsk)

Karpova E.A.*, Fershalova T.D., Petruk A.A.

Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,
Novosibirsk, 630090, Russia

*E-Mail: karyevg@mail.ru

Received June 8, 2016

The dynamics of flavonoids (flavones and flavonols) in leaves of *Begonia grandis* Dryander subsp. *grandis* plants introduced in Western Siberia (Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk) during the growing season in the greenhouse and the open ground were studied for the first time. The ranges of flavonoid fractions and individual flavonoids contents in a favorable environment and during periods of temperature drops and frost were established.

Under favorable conditions in the greenhouse and in the open ground *B. grandis* subsp. *grandis* leaves were characterized by relatively low content of the sum of flavonoids (up to 10.1 mg/g). During periods of temperature drops in the greenhouse it was decreased (down to 5.2 mg/g), and in conditions of more considerable temperature drops and frost in open ground it was increased by several times (up to 28.3 mg/g).

During the period of the action of stress factors content of the sum of flavonoid aglycones in the leaves was increased both in the greenhouse (including quercetin, luteolin) and in the open ground (including quercetin, kaempferol, luteolin), in the open ground content of major constituent, luteolin 8-C-glucoside (orientin), was increased. The most significant transformations during the growing season were observed in the O-glycosides and free aglycones fractions, their contents of compounds and composition were varied. Four O-glycosides, including isoquercitrin, are detected only in the leaves of open ground plants.

Key words: *Begonia grandis* subsp. *grandis*, flavonoids, orientin, quercetin, quercitrin

Begonia grandis Dryander subsp. *grandis* (секция *Diploclinium* (Lindl.) DC.), синонимы *B. discolor* R. Brown, *B. evansiana* Andrews, *B. grandis* subsp. *evansiana* (Andrews) Irmisch.) – единственный представитель рода *Begonia*, встречающийся в суббореальных летнезелёных лесах (Gu et al., 2007), в отличие от большинства представителей рода, в естественных условиях обитающих в тропической и субтропической зонах. Это позволяет выращивать растения таксона в летний период не только в оранжерее, но и в открытом грунте.

Условия интродукции *B. grandis* subsp. *grandis* в континентальном климате Западной Сибири (г. Новосибирск) существенно отличаются от естественных условий произрастания в муссонном климате провинций Китая и Японских островов наличием значительных суточных перепадов температуры. Оптимизация условий произрастания требует оценки адаптивного потенциала интродуцентов не только по морфологическим признакам, но и по биохимическим маркерам адаптации, важнейшими из которых являются флавоноиды. Флавоноиды представляют собой многочисленную группу метаболитов растений, обладающих радиопротекторными и антиоксидантными свойствами, в составе которой различают несколько десятков структурных типов.

Основными флавоноидными компонентами *B. grandis* subsp. *grandis* являются антоцианы. Красное антоциановое окрашивание абаксиальной стороны листьев, выраженное на всей поверхности или только по жилкам, является признаком этого таксона (Gu et al., 2007). В листьях теневыносливых растений, к которым

относится и *B. grandis* subsp. *grandis*, антоцианы обеспечивают рассеивание излишней солнечной радиации (Merzlyak et al., 2008). Несмотря на то, что для некоторых растений показано участие антоцианов и в адаптации к низкотемпературному стрессу, результаты большинства экспериментов не подтверждают их решающей роли в адаптивных реакциях при понижении температуры воздуха (Chupakchina et al., 2011).

Изучение динамики антоцианов листьев *B. grandis* subsp. *grandis* показало, что в условиях воздействия низкой температуры их содержание увеличивается, но листья оранжерейных растений, находящихся в более благоприятных условиях и имеющих более высокий физиологический статус, чем растения открытого грунта, содержат значительно больше антоцианов. Снижение содержания антоцианов при повышении стрессовой нагрузки может свидетельствовать о том, что синтез антоцианов в листьях *B. grandis* subsp. *grandis* замедляется, в то время как увеличивается содержание более эффективных компонентов защиты (Karpova, Fershalova, 2016).

Таким образом, возросла актуальность исследования других флавоноидных компонентов *B. grandis* subsp. *grandis*, флавонов и флавонолов, решающая роль которых в адаптации к различного рода стрессам показана в значительном числе исследований (Gould, Lister, 2006; Morales et al., 2010; Ballizany, 2012; Di Ferdinando, 2012).

В литературе нами обнаружены единичные работы, посвященные химическому составу *B. grandis* subsp. *grandis*, в которых сообщается об идентификации 6-С-глюкозида апигенина, изовитексина (Zhang et al.,

1997, Iwashina et al., 2008). В листьях растений других представителей секции *Diploclinium*, *Begonia fenicis* Merr. и *Begonia picta* Smith, обнаружены также рутин (Iwashina et al., 2008), витексин, ориентин и изоориентин (Joshi, 2015).

В листьях и цветках других представителей рода *Begonia* обнаружены также лютеолин, 7-О-глюкозид лютеолина (цинарозид), кверцетин, кверцитрин, изокверцитрин, 3-О-ксилозид кверцетина, 3-О-глюкозид кемпферола (астрагалин), 3-метиловый эфир кемпферола (изокемпферид) и его 7-О-глюкозид, 3-метиловый эфир кверцетина и его 7-О-глюкозид, 3, 7, 3'-триметиловый эфир кверцетина и 3,7,8,3'-тетраметиловый эфир госсипетина (Harborn, Hall, 1964; Ensemeyer, Langhammer, 1982; Ensemeyer, Langhammer, 1984; Vereskovskii et al., 1987a; Vereskovskii et al., 1987b; Zhang et al., 1997; Ramesh, 2002).

Исследование сезонной динамики флавоноидов в различных условиях произрастания позволяет оценить их влияние на состав флавоноидов и выявить компоненты, содержание которых наиболее значительно изменяется при увеличении стрессовой нагрузки.

Целью исследования является изучение динамики состава флавоноидов (флавонов и флавонолов) в листьях растений *B. grandis* subsp. *grandis*, интродуцированных в условиях оранжереи и открытого грунта, в течение вегетационного периода.

MATERIALS AND METHODS

В качестве образцов использованы листья растений *B. grandis* subsp. *grandis*,

интродуцированных в условиях оранжереи и открытого грунта Центрального сибирского ботанического сада Сибирского Отделения Российской академии наук (ЦСБС СО РАН) в г. Новосибирске, в различные фазы вегетационных периодов 2013–2015 гг.

Основными стрессовыми факторами при культивировании *B. grandis* subsp. *grandis* являются низкая температура воздуха и высокая освещенность. Новосибирск находится в лесостепной зоне Западной Сибири с континентальным климатом, главной особенностью которого является наличие заморозков уже с третьей декады августа (Kiseleva, 1975). Почвенный покров участка культивирования представлен дерновоподзолистыми почвами. В открытом грунте период вегетации длится с момента высадки растений в грунт в мае до отмирания надземной части в третьей декаде сентября.

В оранжерее клубни высаживают в феврале в почвосмесь, аналогичную почве участка культивирования. Период вегетации длится от прорастания в марте до перехода к состоянию покоя в конце ноября. Температурный режим в оранжерее зависит от времени года и характеризуется перепадами температур в период отсутствия работы стационарной системы отопления (июнь, август, сентябрь) (Karpova, Fershalova, 2016).

Образцы для исследования флавоноидов представляли собой средние пробы, состоящие из фрагментов центральной части (между крупными жилками) вызревших листьев среднего яруса, не имеющих повреждений, отобранных с 5-10 растений. Листья для анализа собирали 1 раз в месяц (с 15 по 20

число каждого месяца) в первой половине дня.

Состав и содержание флавонов и флавонолов листьев изучали до и после гидролиза водно-спиртовых экстрактов методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ). Точную навеску воздушно-сухого растительного материала (0,1 г) исчерпывающе экстрагировали 70%-ным этанолом на водяной бане при температуре 60-70°C. Гидролиз проводили 2 N соляной кислотой на кипящей водяной бане в течение 2 ч.

Анализ проводили на аналитической ВЭЖХ-системе, состоящей из жидкостного хроматографа «Agilent 1200» с диодноматричным детектором и системы для сбора и обработки хроматографических данных «ChemStation». Разделение проводили на колонке «Zorbax SB-C18» размером 4,6×150 мм с диаметром частиц 5 мкм при градиентном режиме метанола, подкисленного водным раствором ортофосфорной кислоты (0,1%): для экстрактов – от 32% до 100% метанола за 54 мин., для гидролизатов – от 50% до 100% метанола за 17 мин. Температура колонки 26° С. Объем вводимой пробы 5 мкл.

Скорость подачи элюента 1 мл/мин. Детектирование осуществляли при 255, 270, 290, 325, 340, 360 и 370 нм. Идентификацию известных соединений осуществляли при сопоставлении времени удерживания и УФ-спектров пиков и стандартных образцов кверцетина, кемпферола, ориентина, лютеолина, изорамнетина («Sigma-Aldrich»), гиперозида, изокверцитрина, астрагалина («Fluka»). Расчет содержания неидентифицированных компонентов производили по стандартным площадям пиков гиперозида (для О-гликозидов флавоноидов),

ориентина (для С-гликозидов флавоноидов) и кверцетина (для агликонов флавонолов). Содержание компонентов вычисляли в мг/г абсолютно сухой массы.

Для каждого показателя вычисляли среднее арифметическое и стандартную ошибку среднего арифметического из показателей трех лет исследования (Зайцев, 1991).

RESULTS

Суммарное содержание флавоноидов (флавонов и флавонолов). В листьях растений открытого грунта содержание флавоноидов варьировало более значительно, чем в листьях оранжерейных растений. Максимумы содержания флавоноидов в листьях в оранжерее и в открытом грунте наблюдались в июне (15,17 и 28,30 мг/г соответственно). К июлю содержание флавоноидов уменьшалось и в оранжерее (до 10,11 мг/г), и более значительно в открытом грунте (до 3,39 мг/г). В листьях оранжерейных растений уменьшение содержания флавоноидов продолжалось вплоть до сентября (5,16 мг/г), а в листьях растений открытого грунта в сентябре наблюдался второй максимум (24,55 мг/г) (рис. 1). Таким образом, после высадки растений в грунт в мае содержание флавоноидов в листьях возрастало к июню более чем в 2 раза, а в сентябре соотношение между этими показателями в оранжерее и в открытом грунте превышало 4.

Количество флавоноидных компонентов выше в листьях растений открытого грунта, чем в листьях оранжерейных растений, в течение всего периода вегетации выявлено 18 и 14 компонентов соответственно (рис. 1, 2). При этом в листьях оранжерейных растений оно на протяжении почти

всего периода вегетации изменялось незначительно (8-10 компонентов), за исключением мая (12-14 компонентов). После высадки растений в открытый грунт к июню количество компонентов возратало до 15-16, в июле, также как и в оранжерее, оно уменьшалось до минимума, а к сентябрю снова возрастало до максимума, аналогичного июньскому.

Содержание С-гликозидов флавонов. С-гликозиды флавонов являются доминирующими компонентами листьев *B. grandis* subsp. *grandis*, главным из которых у всех растений и во всех фазах является ориентин (8-С-гликозид лютеолина) (табл. 1).

Содержание и доля ориентина в сумме флавоноидов значительно варьировали, наиболее значительно – в листьях растений открытого грунта. Динамика этих показателей была аналогичной – при возрастании содержания ориентина возрастало и его относительное содержание (рис.3). Доля ориентина в сумме флавоноидов в листьях оранжерейных растений с апреля по июнь незначительно возрастала (32,17–38,10%), затем до августа она существенно не изменялась и уменьшалась к сентябрю (до 29,52%). В листьях растений открытого грунта с мая по июль доля ориентина уменьшалась с 34,86% до 9,49%, к августу она увеличивалась до 22,58% и до сентября существенно не изменялась.

Таким образом, динамика этих показателей была аналогичной динамике суммы флавоноидов с одним максимумом в листьях оранжерейных растений и двумя максимумами в листьях растений открытого грунта. Для листьев растений открытого грунта характерны более низкие величины минимумов этих показателей.

Состав С-гликозидов флавонов в течение всего периода вегетации не изменялся, варьировало только их содержание. Содержание изовитексина, компонентов 10 и 13 варьировало незначительно.

Агликоновый состав экстрактов. В гидролизатах *B. grandis* subsp. *grandis* в течение сезона вегетации обнаружено от двух до пяти агликонов (рис. 4). Доминирующим агликоном является кверцетин. Его гликозиды присутствуют в листьях на протяжении всей вегетации. Наиболее значительное его содержание найдено в листьях растений открытого грунта в сентябре (4,01 мг/г). В листьях оранжерейных растений содержание кверцетина во много раз ниже по сравнению с листьями растений открытого грунта, наиболее существенные показатели выявлены в апреле и мае (1,35 и 0,47 мг/г).

В существенных количествах в гидролизатах листьев растений открытого грунта обнаружен также кемпферол, содержание которого максимально в сентябре (1,92 мг/г). В листьях оранжерейных растений его содержание, также как и кверцетина, было значительно ниже, чем в листьях растений открытого грунта, в апреле он вообще не был выявлен, а в июле – выявлен в следовых количествах. В открытом грунте в июле содержание кемпферола в листьях также было минимальным.

Характер динамики агликона 2 (t_r 7,4 мин) аналогичен динамике кемпферола. В листьях растений открытого грунта его содержание было значительно выше, чем в листьях оранжерейных растений, и имело максимум в сентябре (1,30 мг/г).

Содержание лютеолина в листьях растений в

оранжерее и открытом грунте существенно не различалось. Также как и кверцетин, он обнаруживался в течение всего периода вегетации, однако его содержание было в несколько раз ниже. В листьях оранжерейных растений в некоторые фазы (апрель, август, сентябрь) содержание лютеолина приближалось к содержанию кверцетина.

В незначительных количествах в мае и июне в гидролизатах листьев выявлен апигенин (0,05-0,17 мг/г).

Содержание суммы агликонов в оранжерее варьировало с минимумом в июле (0,18 мг/г) и максимумами в апреле и в сентябре (2,43 и 1,22 мг/г соответственно). При высадке растений в открытый грунт содержание агликонов возрастало в несколько раз – с 0,94 мг/г до 3,09 мг/г, затем уменьшалось к июлю (до 1,88 мг/г) и снова возрастало к сентябрю (до 7,73 мг/г).

Динамика агликонового состава листьев аналогична в открытом грунте и в оранжерее. При этом состав агликонов в оранжерее отличается значительной редукцией в июле, когда О-гликозиды присутствуют в листьях в следовых количествах. Наиболее полный состав агликонов наблюдается в мае-июне. Май и сентябрь характеризуются также наличием кверцетина и лютеолина в свободном виде.

Состав и содержание О-гликозидов флавоноидов. В составе экстрактов листьев оранжерейных растений обнаружено 8 О-гликозидов флавоноидов, в различные фазы вегетации от четырех (сентябрь) до семи (май) (рис. 2, 5). Постоянными О-гликозидными компонентами, выявленными во всех фазах вегетации, являются компоненты 14 (t_r 14,2 мин), 12 (t_r 9,2 мин) и 17 (t_r 19,2 мин). Максимумы содержания этих

компонентов приходились на июнь (компоненты 14 и 12) и апрель (компонент 17).

Содержание суммы О-гликозидов флавоноидов в течение апреля (4,69 мг/г) и мая (4,63 мг/г) существенно не изменялось, к июню оно возрастало до 5,68 мг/г, затем в июле снижалось почти в 2 раза и до сентября существенно не изменялось (рис. 5).

В составе экстрактов листьев растений открытого грунта обнаружено 12 О-гликозидов флавоноидов, в различные фазы вегетации от шести (июль) до десяти (июнь). Постоянными являются компоненты 12 (t_r 9,2 мин), 17 (t_r 19,2 мин) и 20 (t_r 25,3 мин) (рис. 2).

Состав гликозидов постоянно изменялся. Компоненты 14 (t_r 14,2 мин) и 16 (гиперозид, t_r 17,6 мин), в существенных количествах представленные в весенний период и в конце лета, не были обнаружены в июле. Астрагалин (t_r 32,2 мин) найден с июня по август, компонент 26 – с июня по сентябрь. Изокверцитрин и компонент 19 были обнаружены только в июне, компонент 24 – только в сентябре, компонент 22 – в июне и в июле, компонент 23 (t_r 36,2 мин) – в апреле и в сентябре.

Содержание суммы О-гликозидов флавоноидов в листьях после высадки в открытый грунт к июню возросло почти в 5 раз за счет компонента 17, изокверцитрина, астрагалина и компонента 22. К июлю оно упало более чем в 10 раз до минимального уровня, затем в августе возросло до 4,79 мг/г и к сентябрю еще увеличилось до 14,13 мг/г (рис. 5).

Таким образом, состав О-гликозидов флавоноидов и их динамика в листьях растений *B. grandis* subsp. *grandis* в оранжерее и в открытом грунте значительно

различались. В листьях оранжевых растений не были обнаружены изокверцитрин и компоненты 19, 22 и 26, выявленные в листьях растений открытого грунта.

Максимум содержания О-гликозидов флавоноидов в обоих вариантах выращивания приходился на июнь,

но в открытом грунте состав компонентов был намного богаче, а их содержание – в несколько раз выше. После июльского минимума к сентябрю при незначительных перепадах температур в оранжерее содержание О-гликозидов существенно не изменялось, а при воздействии низких температур в открытом грунте – возрастало многократно.

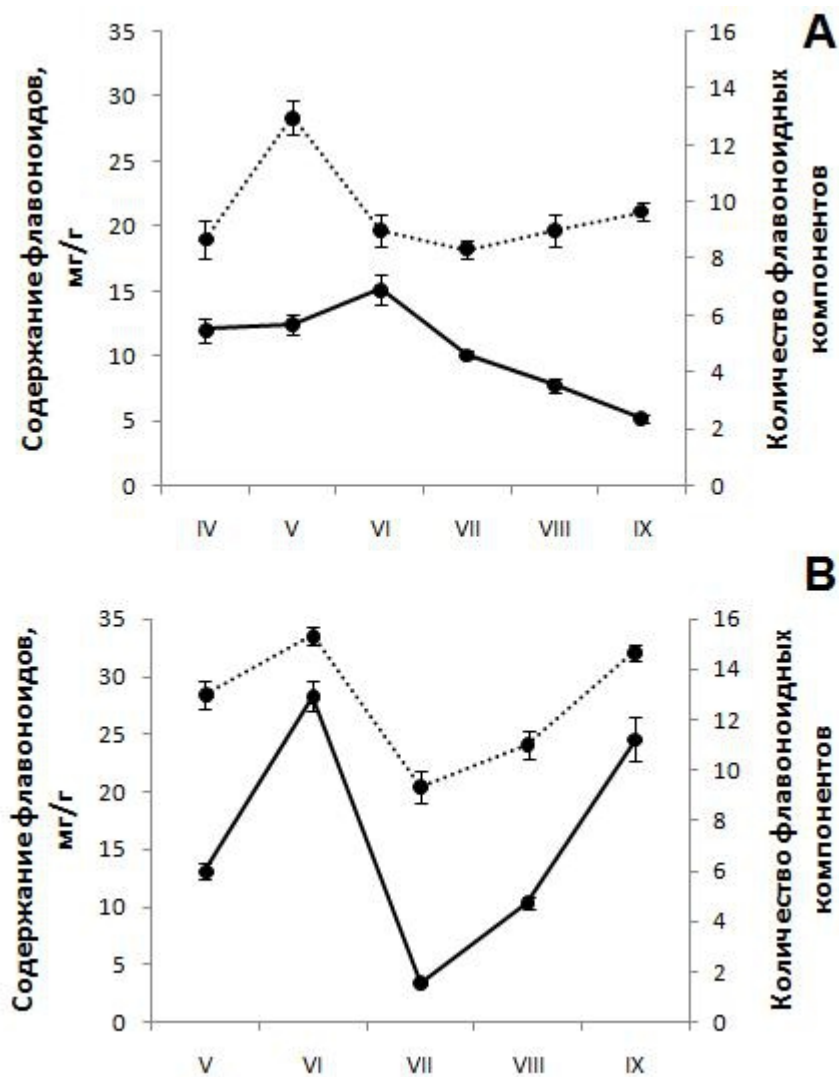


Figure 1. Динамика содержания суммы флавоноидов (—) и количества флавоноидных компонентов (..... по вспомогательной оси) в листьях *Begonia grandis* subsp. *grandis* в течение вегетационного периода в оранжерее (А) и в открытом грунте (В)

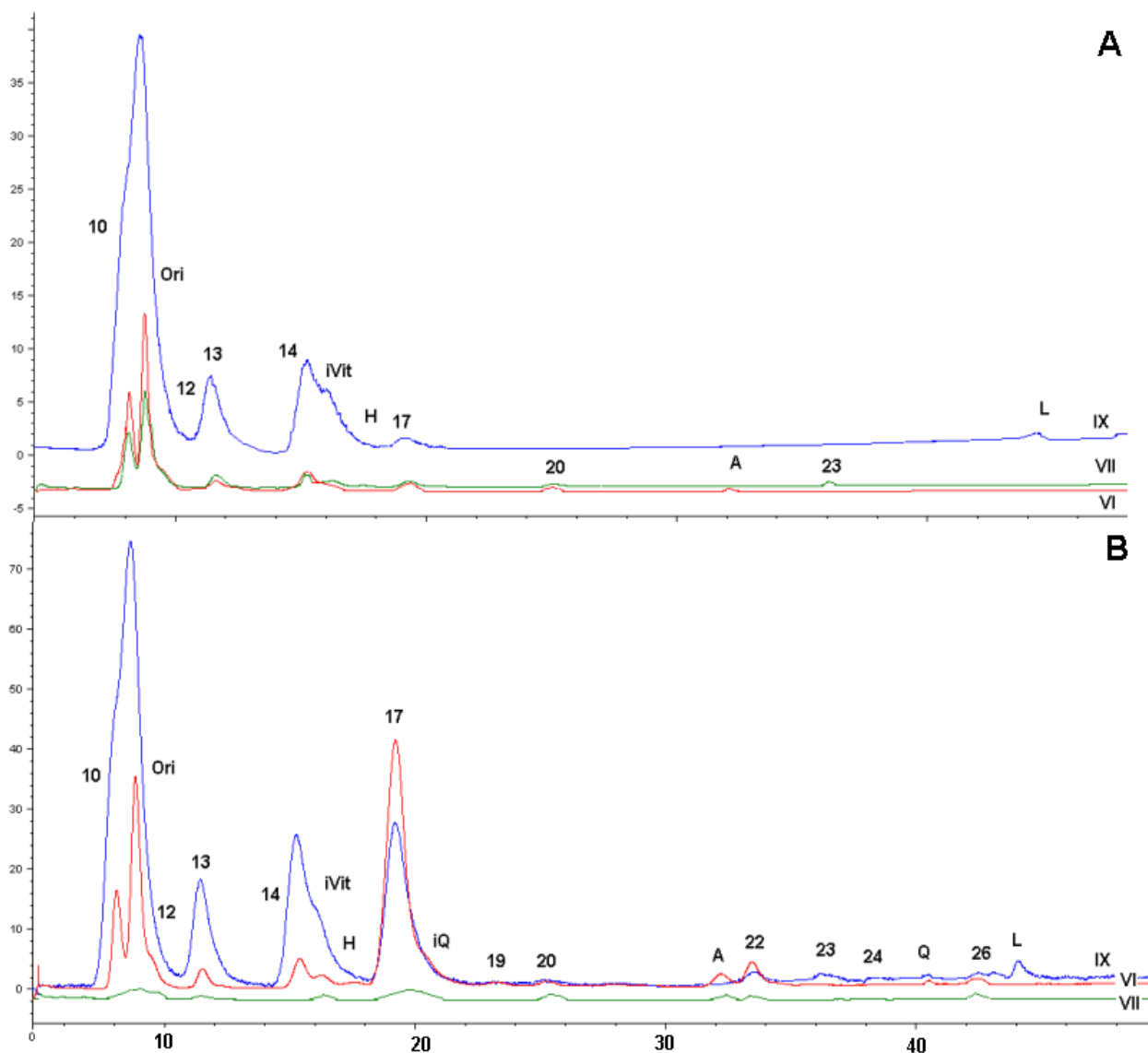
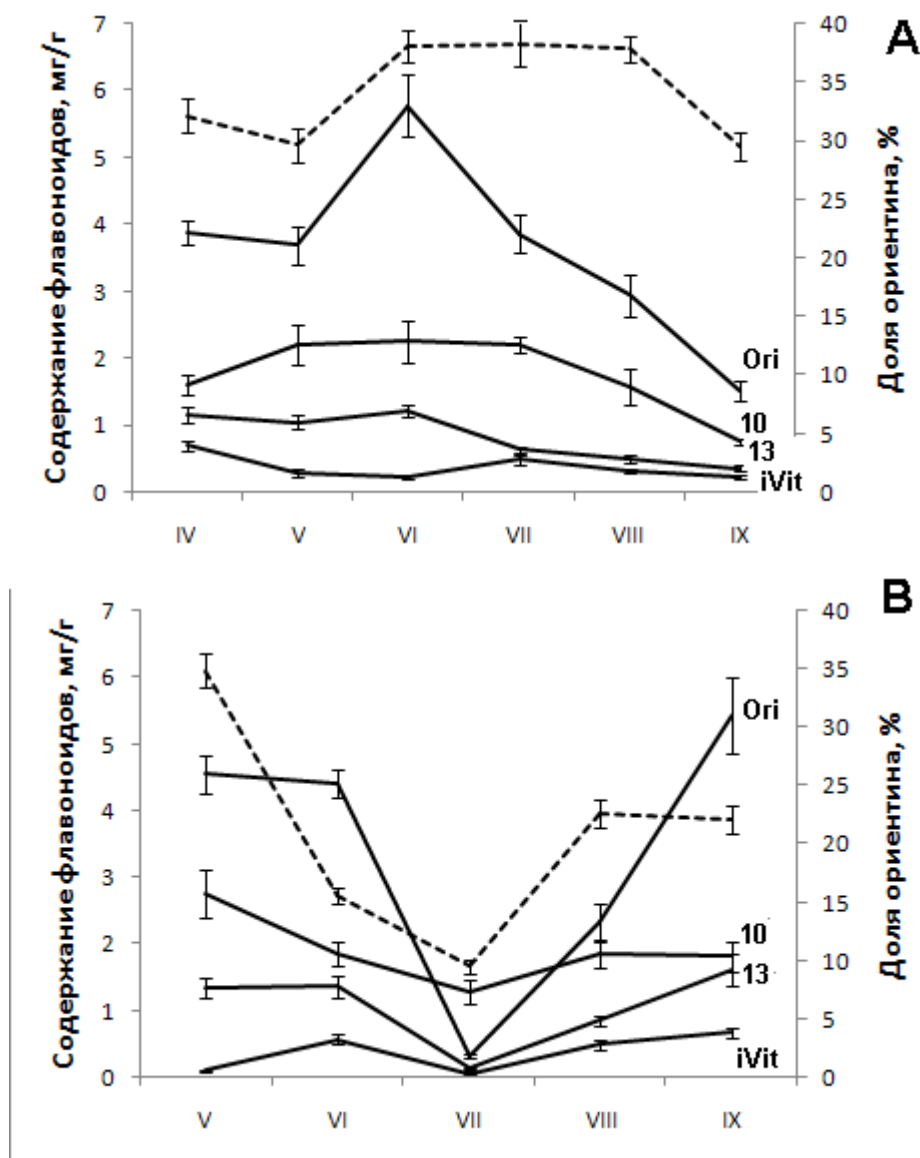


Figure 2. Фрагменты хроматограмм водно-спиртовых экстрактов листьев *Begonia grandis* subsp. *grandis* из оранжереи (А) и открытого грунта (В), полученных в июне, июле и сентябре.

Условные обозначения: Ori – ориентин, iVit – изовитексин, H – гиперозид, iQ – изокверцитрин, A – астрагалин, Q – кверцетин, L – лютеолин, компоненты 10 (t_r 7,8 мин), 12 (t_r 9,2 мин), 13 (t_r 10,9 мин), 14 (t_r 14,2 мин), 17 (t_r 19,2 мин), 19 (t_r 23,2 мин), 20 (t_r 25,3 мин), 22 (t_r 33,4 мин), 23 (t_r 36,2 мин), 24 (t_r 38,2 мин), 26 (t_r 42,4 мин)

Table 1. Краткая характеристика С-гликозидов флавонов, обнаруженных в экстрактах листьев *Begonia grandis* subsp. *grandis*

Номер пика	Компонент	t _r , мин	λ _{max} , нм
10	С-гликозид флавона	7,8	270, 350
11	Ориентин (8-С-глюкозиллютеолин)	8,4	256, 270, 350
13	С-гликозид флавона	10,9	250, 350
15	Изовитексин (6-С-глюкозилапигенин)	16,2	270, 340

**Figure 3.** Содержание С-гликозидов флавонов (– по основной оси) и доля ориентина в сумме флавоноидов (– – – по вспомогательной оси) в листьях *Begonia grandis* subsp. *grandis* в течение вегетационного периода в оранжерее (А) и в открытом грунте (В)

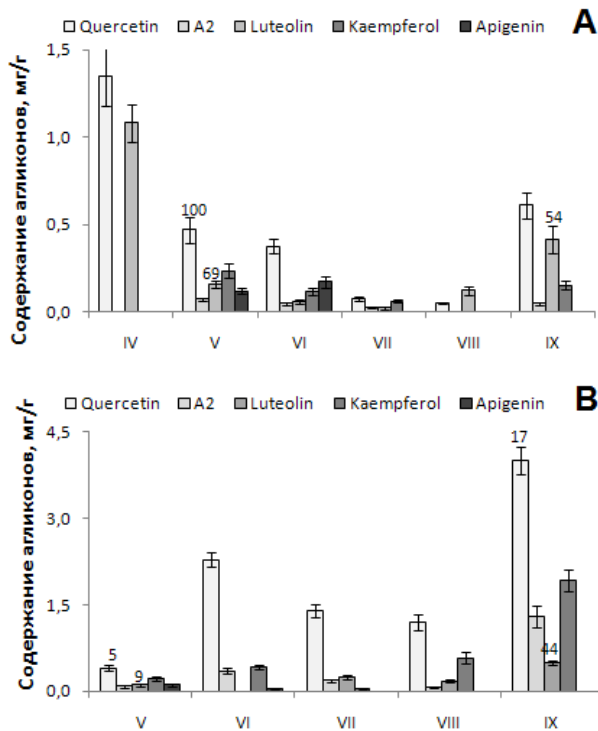


Figure 4. Динамика содержания агликонов в гидролизатах листьев *Begonia grandis* subsp. *grandis* в течение вегетационного периода в оранжерее (A) и в открытом грунте (B). Цифрами обозначены доли кверцетина и лутеолина в свободном виде (%).

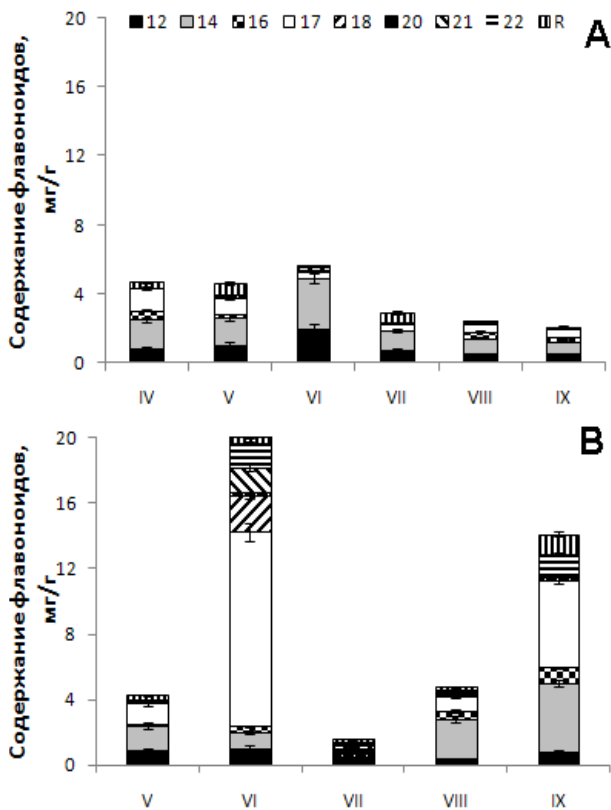


Figure 5. Динамика содержания О-гликозидов флавоноидов в экстрактах листьев *Begonia grandis* subsp. *grandis* в течение вегетационного периода в оранжерее (A) и в открытом грунте (B).

DISCUSSION

Сопоставление содержания флавоноидов в листьях *B. grandis* subsp. *grandis* в благоприятных

условиях (июль) и в условиях воздействия стрессовых факторов в оранжерее (июнь, сентябрь) и в открытом грунте (май, июнь, август, сентябрь) позволяет выявить

изменения в составе флавоноидов, вызванные адаптацией к неблагоприятным факторам среды.

Содержание суммы флавоноидов имеет максимум в июне как в оранжерее, так и в открытом грунте. При этом разница между показателями мая и июня в открытом грунте в несколько раз больше (рис.1).

После высадки растений в открытый грунт состав флавоноидов листьев становится богаче, а содержание некоторых компонентов значительно увеличивается. В то время как в оранжерее после июньского максимума содержание суммы флавоноидов в листьях постепенно уменьшается, в листьях растений открытого грунта оно достигает минимума в июле в наиболее благоприятных условиях, а затем многократно растёт при усилении стрессового фактора.

Таким образом, в листьях растений открытого грунта, находящихся в условиях более значительного стресса, выявлен более широкий диапазон изменения и более высокое содержание суммы флавоноидов. Наиболее существенно в условиях перепадов температуры в открытом грунте в июне возрастает содержание изокверцитрина, астрагалина и О-гликозидов 17 и 22. При понижении температуры воздуха в августе и сентябре повышается содержание ориентина, гиперозида, О-гликозидов 14, 17 и свободных кверцетина и лютеолина.

Следует отметить, что характер динамики суммы флавоноидов в листьях *B. grandis* subsp. *grandis* отличается от динамики антоцианов. Исследование динамики антоцианов показало, что их содержание в листьях растений открытого грунта в условиях более

выраженного стресса существенно ниже, чем в листьях оранжерейных растений, находящихся в относительно более благоприятных условиях (Karpova, Fershalova, 2016).

Условия интродукции *B. grandis* subsp. *grandis* в Западной Сибири существенно отличаются от условий произрастания в естественном ареале наличием резких перепадов температур, нехарактерных для муссонного субтропического климата провинций Китая и Японских островов Хонсю и Кюсю, где понижение температуры происходит постепенно в течение месяца. Это даёт основание предположить, что в местах естественного произрастания адаптация к неблагоприятным факторам в условиях понижения температуры происходит путём изменения содержания антоцианов. В природе они играют основную роль в адаптации *B. grandis*. Флавоны и флавонолы как более эффективные защитные компоненты (Chupakchina et al., 2011) накапливаются при значительном увеличении стрессовой нагрузки.

CONCLUSION

Впервые изучена динамика содержания флавоноидов (флавонов и флавонолов) в листьях растений *B. grandis* subsp. *grandis* в течение вегетационного периода при интродукции в оранжерее и открытом грунте Новосибирской области.

Основными флавоноидными компонентами листьев *B. grandis* subsp. *grandis* являются ориентин и гликозиды кверцетина. Обнаружены также изовитексин, гликозиды кемпферола (астрагалин) и лютеолина.

В благоприятных условиях в оранжерее и в открытом грунте листья растений *B. grandis* subsp.

grandis характеризовались относительно невысоким содержанием суммы флавоноидов (до 10,1 мг/г), в условиях перепадов температур в оранжерее оно уменьшалось (до 5,2 мг/г), а при более значительном понижении температуры в условиях открытого грунта – возрастало в несколько раз (до 28,3 мг/г).

Состав С-флавоногликозидов в течение периода вегетации не изменялся, варьировало только их содержание. Динамика этих компонентов аналогична динамике суммы флавоноидов – с одним максимумом в оранжерее в июне (5,8 мг/г) и двумя максимумами в открытом грунте в июне (4,4 мг/г) и сентябре (5,4 мг/г).

Содержание суммы агликонов и в оранжерее, и в открытом грунте уменьшалось в благоприятный период (0,17 и 1,88 мг/г соответственно) и возрастало в период перепадов температур (до 1,22 и 7,73 мг/г).

Наиболее значительные изменения в течение вегетации наблюдались во фракциях О-гликозидов и свободных агликонов: изменялся и состав, и содержание компонентов. В условиях перепадов температуры в июне как в оранжерее, так и в открытом грунте в листьях возрастало содержание астрагалина, в оранжерее увеличивалось содержание компонентов 12 и 14, в открытом грунте – компонента 17. При понижении температуры воздуха в августе и сентябре в открытом грунте повышалось содержание гиперозида, компонентов 14, 17 и свободных кверцетина и лютеолина.

Четыре компонента выявлены только в листьях растений открытого грунта (изокверцитрин и компоненты 19, 22 и 26), максимумы их содержания приходились на периоды выраженного стресса (июнь

и сентябрь).

REFERENCES

- Ballizany W.L., Hofmann R.W., Jahufer M.Z.Z., Barrett B.A. (2012) Multivariate associations of flavonoid and biomass accumulation in white clover (*Trifolium repens*) under drought. *Funct. Plant Biol.*, **39(2)**, 167-177.
- Chupakhina G.N, Maslennikov P.V, Skrypnik L.N. (2011) *Prirodnye antioksidanty (ekologicheskiy aspekt): monografiya [Natural antioxidants (ecological aspect)]*. University of Immanuel Kant Publ., Kaliningrad. (In Russian).
- Di Ferdinando M., Brunetti C., Fini A., Tattini M. (2012) Flavonoids as antioxidants in plants under abiotic stresses. In Ahmad P., Prasad M.N.V. (ed.), *Abiotic stress responses in plants. Metabolism, productivity and sustainability*. Springer, New York, Dordrecht, Heidelberg, London, pp. 159 - 180.
- Ensemeyer M., Langhammer L. (1982) Zwei lipophile Flavonoide aus *Begonia glabra*. *Planta med.*, **46**, 254-255.
- Ensemeyer M., Langhammer L. (1984) *Begoniaceae. V: Phytochemical investigation of Begonia fagifolia Fischer [Inhaltsstoffe von Begoniaceae. 5. Mitt. Phytochemische Untersuchung von Begonia fagifolia Fischer]*. *Arch. Pharm.*, **317(8)**, 692-695.
- Gould K.S., Lister C. (2006) Flavonoid functions in Plants. In Andersen Ø.M., Markham K.R. (ed), *Flavonoids: Chemistry, Biochemistry and Applications*. Boca Raton, Florida, USA, CRC Press, Taylor & Francis Group, pp. 397-443.
- Gu C., Peng C.I., Turland N.J. (2007) *Begoniaceae*. In

- Wu Z.Y., Raven P.H., Hong D.Y. (ed.) *Flora of China*. Vol. 13 (*Clusiaceae – Araliaceae*). Science Press, Beijing, and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, pp. 153-207.
- Harborne J.B., Hall E. (1964) Plant polyphenols. XIII. The systematic distribution and origin of anthocyanins containing branched trisaccharides. *Phytochem.*, **3(3)**, 453-463.
- Iwashina T., Saito Y., Peng C.-I., Yokota M., Kokobugata G. (2008) Foliar flavonoids from two *Begonia* species in Japan. *Bull. Natl. Mus. Nat. Sci., Ser. B.*, 34(4), 175-181.
- Karpova E. A., Fershalova T. D. (2016) Dynamics of leaf pigments content of *Begonia grandis* Dryander subsp. *grandis* introduced in West Siberia (Novosibirsk). *Tomsk State University Journal of Biology*. **1(33)**. 140-158. doi: [10.17223/19988591/33/9](https://doi.org/10.17223/19988591/33/9). (In Russian, English summary).
- Kiseleva A.P. Meteorologicheskie usloviya v rayone Tsentral'nogo sibirskogo botanicheskogo sada v 1966-1972 gg. (1975) In: *Ritmy razvitiya i produktivnosti poleznykh rasteniy sibirskoy flory*. Nauka Publ., Novosibirsk, pp. 164–176. (In Russian).
- Merzlyak M.N., Chivkunova O.B., Solovchenko A.E., Naqvi K.R. (2008) Light absorption by anthocyanins in juvenile, stressed, and senescing leaves. *J. Exp. Bot.*, **59(14)**, 3903-3911. doi: [10.1093/jxb/ern230](https://doi.org/10.1093/jxb/ern230)
- Morales L., Tegelberg R., Brosché M., Keinänen, M., Lindfors A., Aphalo P.J. (2010) Effects of solar UV-A and UV-B radiation on gene expression and phenolic accumulation in *Betula pendula* leaves. *Tree Physiol.*, **30**, 923-934.
- Ramesh N., Viswanathan M.B., Saraswathy A., Balakrishna K., Brindha P. (2002) Phytochemical and antimicrobial studies of *Begonia malabarica*. *J. Ethnopharmacol.*, **79**, 129-132.
- Vereskovskii V.V., Gorlenko S.V., Kuznetsova Z.P., Dovnar T.V. (1987a) Flavonoids of the leaves of *Begonia erythrophylla*. I. *Chem. Nat. Compd.*, **23(4)**, 505.
- Vereskovskii V.V., Kuznetsova Z.P., Dovnar T.V. (1987b). Flavon C-glycosides of *Begonia erythrophylla*. II. *Chem. Nat. Compd.*, **23(6)**, 763-764.
- Zhang J., Chen Y., Li B., Wang M. (1997) Chemical constituents of *Begonia evansiana* Andr. *Zhongguo Zhong Yao Za Zhi.*, **22(5)**, 295-6, 320.
- Joshi K.R., Devkota H.P., Nakamura T., Watanabe T., Yahara S. (2015). Chemical constituents and their DPPH radical scavenging activity of Nepalese crude drug *Begonia picta*. *Rec. Nat. Prod.*, **9(3)**, 446-450.