

植物酚类化合物对UV-B辐射增强的响应

周应嫻, 李想, 盛建军, 祖艳群, 何永美, 李元*

云南农业大学资源与环境学院, 云南省农业污染控制与生态修复工程实验室, 昆明650201

摘要: 植物酚类化合物在抵御和适应UV-B (中波紫外线)辐射中扮演重要角色。UV-B辐射作为一种逆境因子, 可诱导酚类化合物合成。本文总结了UV-B辐射对酚类合成途径、酚类含量以及酚类抗氧化能力的影响的研究, 发现UV-B辐射通过诱导调控基因*MYB*、*bHLH*、*WD40*表达来调节结构基因, 从而影响酚类代谢途径和各种酚类物质含量; 并对酚类清除羟基自由基($\cdot\text{OH}$)、超氧阴离子($\text{O}_2^{\cdot-}$)、 H_2O_2 、1,1-二苯基-2-三硝基苯肼(DPPH)等自由基和抗氧化作用进行了归纳。通过研究UV-B辐射对酚类含量和抗氧化活性的影响, 明确植物酚类化合物对UV-B辐射增强的响应机制。

关键词: UV-B辐射; 酚类化合物; 调控基因; 结构基因; 抗氧化机制

人类开采资源和发展经济的同时导致全球环境恶化, 上世纪70年代氟氯烷化合物的广泛使用导致平流层臭氧浓度不断降低, 臭氧层衰减直接导致地表UV-B (ultraviolet B, 中波紫外线)辐射增强, 威胁到地表植物生长以及生态系统的稳定(Ball等2018)。太阳辐射能量范围很广, 而电磁光谱非电离部分是紫外辐射, 紫外辐射分为3个范围: UV-A (315~400 nm)、UV-B (280~315 nm)和UV-C (100~280 nm)。UV-B区大部分被臭氧吸收, 约20%到达地球表面。尽管UV-B是太阳光次要成分, 但其能量高, 其潜在的生物危害性成为人们关注的焦点。在过去几十年中, 生物圈中UV-B有所增加(Bais等2015)。UV-B传播主要由臭氧控制, 臭氧被诸如含氯氟烃(chlorofluorocarbon, CFC: CFC-11、CFC-12和CFC-113)之类的气体消耗。这些物质具有消耗臭氧的巨大潜力, 半衰期为50~150年(Chambers等2019)。生物圈中所有生物都暴露于紫外线中, UV-B辐射在植物分子、细胞、器官、个体甚至生态系统水平上都有影响, 能干预植物生理生化代谢过程及相关基因表达与调控(Gupta等2018)。UV-B辐射会诱导植物体内产生活性氧自由基(Hideg等2013)。植物响应UV-B辐射伤害的有效途径之一就是合成类黄酮等酚类化合物, 此类物质不仅对UV-B辐射有一定屏蔽作用, 更有清除植物体内活性氧自由基的功能(Sekowski等2018)。

酚类化合物是由带1个或多个羟基的芳香环(C₆)组成的化合物类别。酚羟基的氢原子由于芳

香环的存在而不稳定, 这是酚的弱酸特性所致。酚类化合物是植物界中最重要的族群之一, 是植物中含量最高的次生代谢产物, 通常以酯或糖苷形式存在。酚类化合物具有极强的清除自由基的能力和抗氧化功能, 可延缓机体氧化衰老、预防心血管疾病(范智义等2019)。低通量UV-B使合成酚类化合物的基因表达上调(Casati和Walbot 2003), 但高通量UV-B会使植物产生活性氧进而破坏DNA、脂质和蛋白质。植物暴露于UV-B引发两个有效的反应: 一个产生有效吸收UV-B辐射的酚类化合物, 另一个是抗氧化防御系统。植物酚类化合物有着巨大研究潜力, 不同强度UV-B辐射对酚类化合物含量以及抗氧化性能的影响将会成为未来研究的主要方向。

1 UV-B辐射增强对酚类化合物合成代谢的影响

酚类化合物代谢途径可以分为3个阶段: 第一阶段是苯丙氨酸阶段, 该阶段起点是从莽草酸途径产生的苯丙氨酸开始, 要经过3次酶促反应, 主要受苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL)、肉桂酸羟化酶(cinnamate 4-hydroxylase, C₄H)、4-香豆酰-CoA连接酶(4-coumaroyl-CoA ligase, 4CL)

收稿 2020-01-13 修定 2020-04-11

资助 国家自然科学基金(31760113、31460141和41565010)和云南省农田无公害生产创新团队项目(2017HC015)。

* 通讯作者(liyuan@ynau.edu.cn)。

调控(Hong等2012); 第二阶段是生成类黄酮的主要阶段, 该阶段主要的酶有查尔酮合成酶(chalcone synthase, CHS)、查尔酮异构酶(chalcone isomerase, CHI)、黄烷酮-3-羟化酶(flavanone-3-hydroxylase, F3H), 查尔酮构成了类黄酮的基本骨架(Nouhi 2016); 第三阶段主要合成花青素和原花青素, 该阶段主要受二氢黄酮醇还原酶(dihydroflavonol reductase, DFR)、无色花青素还原酶(colorless anthocyanin reductase, LAR)、花青素还原酶(anthocyanin reductase, ANR)、花青素合成酶(anthocyanin synthase, ANS)等调控, 在ANS氧化脱水作用下形成显色, 合成不稳定的花青素, 在ANR和LAR共同作用下生成原花青素(Ferrer等2008)。

UV-B调控酚类物质合成的基因可以分为两大类: 直接编码酚类代谢途径所需酶的结构基因(PAL、CHS、CHI、F3H、DFR和ANS等)和调控基因(MYB、bHLH和WD40)。调节基因编码的转录因子调控着结构基因表达与否及表达强度(Nie等2015)。在被子植物中, UV-B感光受体(UV resistance locus 8, UVR8)能调节植物对UV-B的响应(Clayton等2018; Morita等2014), UV-B强度相对较低时, UVR8感受器与组成型光形态建成蛋白1(constitutively photomorphogenic 1, COP1)发生作用, 开启UV-B信号通路, 调节各种基因表达(Yin等2015; Rizzini等2011) (图1)。在拟南芥中, 通过两个UV-B光形态发生的阻遏物(repressor of UV-B photomorphogenesis, RUP)——WD40重复蛋白的负反馈环调节UVR8反应, 它们的产生以UVR8和HY5 (elongated hypocotyl 5)依赖的方式转录激活, 取代COP1并触发UVR8的再分化。COP1的一个关键靶点是bZIP转录因子HY5及其同系物HYH (elongated hypocotyl5 homolog), UVR8主要通过COP1介导的泛素化引发降解释放HY5蛋白来促进HY5活性(Clayton等2018)。酚类合成代谢途径三个阶段的基因在UV-B诱导下有不同程度表达(表1)。

1.1 UV-B辐射增强对酚类合成结构基因的影响

PAL是苯丙氨酸代谢阶段起始酶, 也是连接初级代谢和催化苯丙烷类代谢的酶。果实发育与

PAL相关。在UV-B诱导下, 胡萝卜(*Daucus carota*) (Formica-Oliveira等2017)、蓝莓(*Vaccinium* spp.) (杨乐等2015)、葡萄(*Vitis vinifera*) (李昌亨等2014)等植物中PAL活性提高。

CHI活性与黄酮含量呈正相关, 但高强度UV-B辐射下, CHI活性会下降(Li等2010)。查尔酮异构酶样蛋白(chalcone isomerase-like, CHIL)可能与CHI相互作用协助黄酮合成, 在19个完整的类黄酮途径基因中, 有9个基因与CHIL共同表达(Yonekura-Sakakibara等2008)。高强度UV-B辐射抑制被子植物中CHIL表达从而使类黄酮含量减少(Jiang等2015)。UV-B辐射强度与酚类化合物合成酶活性的相关关系可以拟合成一元二次方程, 表明UV-B辐射对植物酚类化合物的影响可以用数学思维和比较定量的方式去解释(Si等2015)。

CHS是合成类黄酮的关键酶, 也是类黄酮代谢阶段的关键酶, 如果植物中的CHS缺失, 所有类黄酮化合物合成都不能进行。大量研究表明, 拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) (Brown和Jenkins 2008)、矮牵牛(*Petunia hybrida*) (Koes等1989)、青甘蓝(*Brassica napobrassica*) (齐艳等2014)等植物的CHS经UV-B诱导活性增强。CHS表达的信号传递途径与Ca²⁺有关。当UV-B触及细胞的光感受器, Ca²⁺主动运输进入细胞质中, 使细胞中Ca²⁺浓度升高, 作为Ca²⁺受体的钙调素表达随之升高, Ca²⁺和钙调素调节着CHS的编码基因, 最终使CHS活性增强(Frohnmeier等1999)。此外, UV-B辐射会促进苹果类黄酮途径中CHS、DFR、F3H基因表达, 这表明UV-B辐射增强会诱导类黄酮合成途径中相关酶作出积极响应(Ubi等2006)。

1.2 UV-B辐射增强对酚类合成调控基因的影响

结构基因和调控基因共同控制植物酚类化合物合成, 调控基因编码转录因子能够激活或抑制结构基因表达。MYB蛋白、bHLH蛋白和WD40蛋白是参与调控的三大类转录因子(Lloyd等2017)。原花青素和花青素苷的积累主要通过由WDR、bHLH和一个R2R3-MYB转录因子组成的异源三聚体复合物(MBW)在转录水平进行调节, 通过与黄酮类化合物合成基因的目标启动子相互作用, 在转

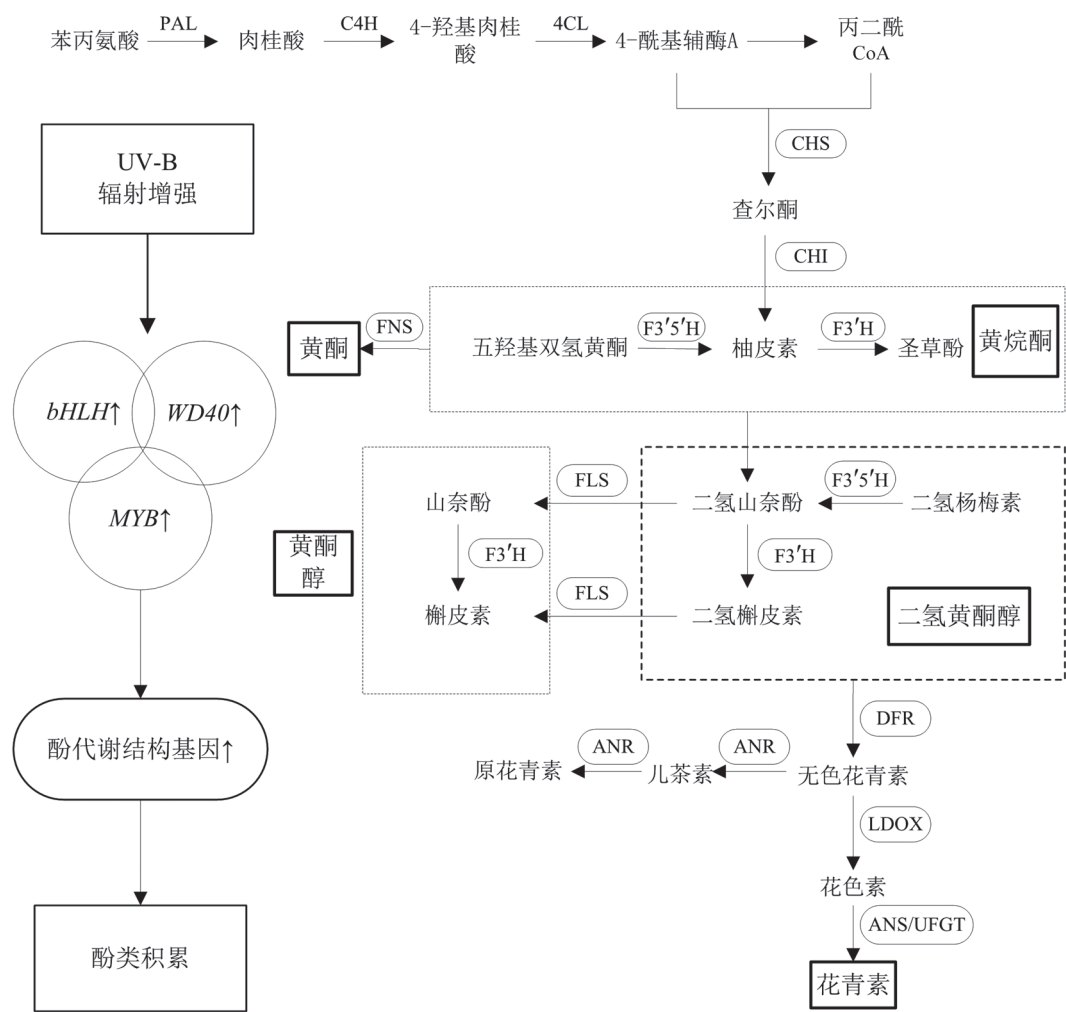


图1 UV-B辐射增强对酚类化合物合成途径的影响

Fig.1 Effect of enhanced UV-B radiation on the synthesis of phenolic compounds

ANR: 花青素还原酶; ANS: 花青素合成酶; CHI: 查尔酮异构酶; CHS: 查尔酮合酶; DFR: 二氢黄酮醇还原酶; PAL: 苯丙氨酸解氨酶; C4H: 肉桂酸羟化酶; FLS: 黄酮醇合酶; FNS: 黄酮合成酶; F3'H: 黄烷酮-3'-羟化酶; F3'5'H: 类黄酮-3',5'-羟化酶(flavonoid-3',5'-hydroxylase); F3'5'H: 类黄酮-3',5'-羟化酶(flavonoid-3',5'-hydroxylase); LAR: 无色花青素还原酶; LDOX: 无色花青素双加氧酶; PAL: 苯丙氨酸解氨酶; 4CL: 4-香豆酰-CoA连接酶; UFGT: 类黄酮葡萄糖苷转移酶; ↑: 表达上调。

录水平上调类黄酮合成(张刚等2017)。MBW相互作用调控矮牵牛和拟南芥等植物类黄酮合成,植物MYB蛋白可以精确结合到DNA序列上,这些基因表达受UV-B辐射诱导上调,使类黄酮含量升高(Jiang等2015),如拟南芥中MYB基因家族PAP1基因过表达促进花青素的积累(刘轶等2017)。

UV-B诱导MpMYB14 (分别为Mapoly0014s-0211和Mapoly0021s0159)过表达,从而激活PAL和CHS基因(Albert等2018),但只针对PAL和CHS基因

家族中的特异性成员(Bowman等2017; Cheng等2018)。蓝莓中VcMBY21经UV-B诱导后表达上调,同时体内花青素含量大量增加(刘中帅等2017)。bHLH基因转录是UV-B诱导下参与酚类合成的另一个调控基因。bHLH转录因子响应UV-B辐射,番茄(Lycopersicon esculentum)中bHLH基因过表达诱导花青素合成(庄维兵等2018)。单独的WD40没有较强的转录作用,其在UV-B辐射下只是组成型表达,与其他两个转录因子共同作用调控酚类合成。

表1 UV-B辐射对不同植物合成酚类相关酶基因表达的影响

Table 1 Effects of UV-B radiation on gene expression of phenol-related enzymes in different plants

植物	相关酶基因表达情况	辐射强度/mW·m ⁻²	参考文献
胡萝卜(<i>Daucus carota</i>)	PAL活性提高7.6倍	17.4	Formica-Oliveira等2017
蓝莓(<i>Vaccinium</i> spp.)	PAL、CHI (DFR、UFGT)活性升高	4 600	杨乐等2015
拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	CHS活性升高	120	Brown和Jenkins 2008
葡萄(<i>Vitis vinifera</i>)	PAL活性升高	1 000	李昌亨等2014
	PAL、F3H、LAR、ANS活性升高	41.7	Sheng等2018
矮牵牛(<i>Petunia hybrida</i>)	CHS-A、CHS-B、CHS-G活性升高	120	Koes等1989
青甘蓝(<i>Brassica napobrassica</i>)	DFR、CHS (CHI、F3H)活性升高	5 000	齐艳等2014
菊花(<i>Chrysanthemum</i>)	C4H活性提高14.8%	4 000	Si等2015
荞麦(<i>Fagopyrum esculentum</i>)	芦丁糖苷酶含量增加363%	12.6	Suzuki等2005
大豆(<i>Glycine max</i>)	PAL、CHS活性升高	150	陈旭等2016
红砂(<i>Reaumuria soongrica</i>)	F3H、DFR活性升高	3 000	刘美玲等2014
茄(<i>Solanum melongena</i>)	CHS、DFR活性升高	200	Toguri等1993

2 UV-B辐射增强对植物酚类化合物含量的影响

酚类化合物及其衍生物是植物体内重要的紫外吸收物质。植物在酚类化合物(尤其是类黄酮和羟基肉桂酸)合成和积累方面对UV-B辐射表现出极强的抵御作用(Chambers等2019; Li等2018), 这是酚类化合物合成途径中酶基因对UV-B辐射做出的积极响应(图2)。

虽然一定剂量UV-B辐射使植物体内酚类化合物含量上升, 但长时间、高强度UV-B辐射会降低植物光合作用, UV-B辐射增强后叶绿体结构会被破坏, 叶绿素合成也会受阻, 叶绿素含量和核酮糖二磷酸羧化酶(ribulose diphosphatecarboxylase, RuBPCase)会降低, 以致光合速率下降, 光合产物

积累减少, 还原糖含量降低, 合成酚类前体物质减少, 最后直接影响植物酚类化合物的积累(Álvarez-Gómez等2019)。

2.1 UV-B辐射增强对类黄酮的影响

UV-B辐射是陆生植物面临的主要非生物胁迫。UVR8能调节植物对UV-B的响应, 包括诱导类黄酮的生物合成(Clayton等2018)。在对UVR8突变株进行低强度UV-B辐射实验中, 证实了UVR8介导类黄酮化合物合成和编码酶基因光修复DNA损伤的功能(Hideg等2013)。UVR8在拟南芥中作为一种非活性二聚体存在(Jenkins 2017; Yin和Ulm 2017)。在吸收UV-B辐射后, 活性单体核积累被促进, 该单体通过与E3泛素连接酶结合触发反应途径(Yin等2016; Yin和Ulm 2017)。近几年研究发现UV-B辐射增强对类黄酮化合物具有显著影响(Neugart等

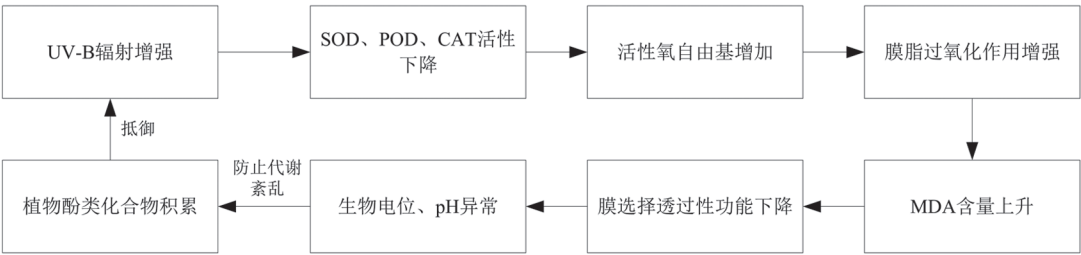


图2 植物酚类物质在一定UV-B辐射强度下的积累过程

Fig.2 Accumulation process of plant phenolic substances under certain UV-B radiation intensity

SOD: superoxide dismutase, 超氧化物歧化酶; POD: peroxidase, 过氧化物酶; CAT: catalase, 过氧化氢酶; MDA: malondialdehyde, 丙二醛。参考Clayton等(2018)并略作修改。

2019; Ji等2016)。类黄酮合成基因受UV-B辐射诱导, 会在植物细胞壁、液泡、叶绿体、腺体等一些特殊部位积累。虽然类黄酮在UV-B辐射增强胁迫下会产生一定积极响应, 但是响应幅度会因不同植物、不同品种和UV-B不同辐射强度而变化, 也并非是以相同速率和比例增加(梁滨和周青2007)。每一类植物类黄酮对UV-B辐射都有特定吸收波长。用高效液相色谱仪分析UV-B辐射下3种小麦(*Triticum aestivum*)叶片甲醇提取物中的类黄酮变化, 发现胁迫主要引起4,5,7-三羟黄酮醇、香豆素、5,7-二羟黄酮和花青素苷变化(Sharma等1998)。

2.2 UV-B辐射增强对植物花色素苷的影响

植物花色素苷与其他酚类物质一样大多分布在植物表皮细胞中, 转录因子和结构基因在其合成方面有重要作用(Sun等2019)。UV-B辐射增强破坏植物DNA结构, 矢车菊花色素苷能够防御这种破坏作用, 睡茄(*Withania somnifera*)花色素苷含量会在UV-B辐射增强下积累升高(Kalidhasan等2013)。一定UV-B辐射强度诱导莴苣叶子中 CHS 、二氢黄酮醇-4-还原酶基因、 $F3'H$ 基因表达上调, 从而使得花色素苷含量升高(Sharma等1998)。

3 植物酚类化合物对UV-B辐射增强的抵御机制

3.1 酚类化合物对UV-B辐射增强的屏蔽作用

黄酮类物质不仅能强烈吸收UV-B辐射, 还能清除自由基。位于类黄酮物质结构的3位点处有一个羟基基团, 使得类黄酮类物质可以与金属螯合, 有效抑制活性氧自由基累积(蒲晓宏等2017; Reyes等2018)。对矮牵牛和突变矮牵牛提供一个去除 $F3'H$ 基因的梯度, 以建立UV-B辐射与 $F3'H$ 表达水平之间的可能相关性, 结果表明, 在UV-B胁迫下, 突变植株体内积累了大量类黄酮来抵御伤害(Ryan等2002)。另外, 采用代谢分析和转录分析相结合的基因组序列分析方法, 对内向系种群进行调查, 从而确定黄酮醇-苯基转移酶(flavonol-phenylacyltransferase, $FPT2$)可用于生产赛金醇, 有助于催化黄酮类物质的产生, 并使植物具有更强的紫外

光耐受性(Tohge等2016)。在低强度UV-B照射下, PAL 作为次生代谢的起始酶, 活性变化趋势与类黄酮含量呈正相关关系(李元等2010)。植物通过增加 PAL 活性, 诱导类黄酮等紫外吸收物质合成, 抵御UV-B辐射对植物的伤害。大量研究还发现银杏(*Ginkgo biloba*)类黄酮代谢途径中抵御UV-B辐射的基因被克隆和验证, 这些基因分别是 $GbANS$ (Xu等2008)、 $GbPAL$ 、 $GbCHI$ 和 $GbF3'H$ (李琳玲等2015)。

3.2 酚类化合物的抗氧化机制

由于氧化应激, 随着线粒体跨膜电位消失, 细胞色素释放和代谢酶反应加速, 最终导致细胞凋亡(Fraikin 2018)。虽然植物依靠其角质层、蜡质层、表皮毛能屏蔽大部分UV-B辐射, 但UV-B辐射增强仍会对叶肉细胞造成直接或间接伤害。叶表因吸收UV-B辐射产生的活性氧也可穿过内皮层进入叶肉。酚类化合物在UV-B光谱中具有较宽的主吸收峰, 具有吸收UV-B辐射光子和清除活性氧的双重功能(Di Ferdinando等2014)。酚类化合物的抗氧化作用是向脂质过氧化自由基提供一个电子(氧)使之成为较稳定的过氧化脂质, 自身则成为酚氧自由基或其同系物。酚类化合物抗氧化能力取决于酚羟基的氢原子转移(hydrogen-atom transfer, HAT)能力以及苯氧自由基的稳定性, 这与酚羟基的数量、位置以及由此引起的共轭效应和氢键形成有密切关系。酚类抗氧化机制一是通过直接清除机体内的自由基来起到抗氧化的药理作用, 二是通过调节氧化酶和抗氧化酶活性以及金属离子含量间接地降低体内自由基, 达到抗氧化作用(马莹莹等2018)。

3.2.1 抑制和清除自由基

当UV-B辐射植物后, 植物细胞膜膜脂过氧化, 产生过量活性氧自由基, 如羟基自由基($-OH$)、超氧阴离子(O_2^-)、 H_2O_2 等, 严重影响植物生长发育(卢光照等2017)。细胞内 $-OH$ 除由过氧化氢与二价金属离子(如 Fe^{2+} 、 Cu^{2+})反应生成外, UV-B辐射也会使 H_2O_2 均裂生成 $-OH$ 。 $-OH$ 是毒性最大的自由基, 它可与细胞中任何分子快速反应对植物造成损害(向丽等2009)。酚类化合物分子上酚羟基

的低解离能能够提供氢原子给自由基,变为相对稳定的苯氧自由基,从而达到淬灭自由基、切断自由基传递链、终止氧化反应的作用。酚羟基对位和邻位的致活取代基(electron donating group, EDG)如-OH、-CH₃和-OCH₃有助于降低氢氧键的解离能,并通过共振效应和超共轭效应稳定所生成的苯氧自由基提高酚类化合物抗氧化能力(范智义等2019)。

采用紫外可见吸收光谱(ultraviolet-visible spectroscopy, UV-Vis)法测定酚类物质对1,1-二苯基-2-三硝基苯肼(1,1-diphenyl-2-picrylhydrazyl, DPPH)和-OH自由基的清除作用,结果显示,在一定的浓度范围内酚类物质对这两种自由基都有较强清除作用(李雪莹等2017)。通过对表没食子儿茶素没食子酸酯[(-)-epigallocatechin gallate, EGCG]-DPPH模型中自由基-黄酮相互作用化学计量比的分析,发现1个EGCG分子被用来还原两个DPPH分子。理论计算表明, B环4'和5'位的羟基是最理想的H原子供体。因此,理论和试验数据表明, EGCG可以有效地保护植物免受UV-B所致的氧化损伤(Sekowski等2018)。在不同浓度咖啡酸清除DPPH试验中,发现一定浓度范围(0~0.035 mg·mL⁻¹)的咖啡酸对DPPH的清除率表现出线性增长趋势(范金波等2015),说明咖啡酸具有很强的抗氧化活性。

3.2.2 激活抗氧化酶系统

植物抗氧化酶系统能有效地清除自由基,是第一道防御系统,抗氧化酶包括超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)等。低强度UV-B辐射使抗氧化酶活性升高,但长时间照射就会抑制酶活性,使植物抗氧化性能降低(杨建明等2016)。研究发现酚类化合物能有效增强SOD和CAT活性,对抗氧化酶有极强的保护作用(魏晓雪等2011),从而提高了植物对UV-B辐射的抵御作用。一定强度的UV-B辐射增加芦丁含量,芦丁通过抑制产生活性氧防止氧化应激(段方娥和何强2019)。除了对活性氧的直接影响外,芦丁还通过提高Cu、Zn含量以及SOD、CAT和谷胱甘肽过氧化物酶(glutathione peroxidase, GSH-Px)活性来增强氧化能力(Annapurna等2013)。

4 小结与展望

UV-B辐射增强提高酚类代谢合成中相关基因的表达。酚类代谢途径主要受PAL、CHS、CHI、F3H、DFR、ANS等结构基因的调控,UV-B辐射通过调节MYB、bHLH、WD40表达来调控结构基因影响酚类代谢途径,以及影响各种酚类物质含量。这些酚类物质具有抵御UV-B辐射增强对植物的伤害以及清除-OH、O₂⁻、H₂O₂、DPPH等自由基的作用,保证植物免受氧化损伤。

目前,植物酚类化合物对UV-B辐射胁迫和酚类化合物合成途径已基本清楚,UV-B诱导酚类合成和积累也已有较大进展,但主要都是针对UV-B对不同植物酚类物质含量以及一些模式植物酚类代谢途径中几种酶的研究,所以接下来的研究工作可以从这几点进行:(1)系统研究UV-B对某一植物中某一种酚类的代谢酶;(2)利用基因组信息和各种组学技术诠释UV-B辐射对植物酚类代谢途径的调控,从反馈抑制方面入手,沉默或过表达各个关键基因,过表达目的基因,进而增加目的产物含量;(3)利用代谢组学、转录组学和基因组学对UV-B辐射强度与植物基因型、器官类型及发育阶段关系进行精确分析。UV-B辐射与植物酚类化合物相关关系的深入研究将对农业、医学、植物生理学、食品营养学以及环境生态学等领域具有深远的意义。

参考文献(References)

- Albert NW, Thrimawithana AH, McGhie TK, et al (2018). Genetic analysis of the liverwort *Marchantia polymorpha* reveals that R2R3MYB activation of flavonoid production in response to abiotic stress is an ancient character in land plants. *New Phytol*, 218 (2): 554–566
- Álvarez-Gómez F, Korb N, Figueroa FL (2019). Effects of UV radiation on photosynthesis, antioxidant capacity and the accumulation of bioactive compounds in *Gracilaria longissima*, *Hydropuntia cornea* and *Halopithys incurva* (Rhodophyta). *J Phycol*, 55 (6): 1258–1273
- Annapurna A, Ansari MA, Manjunath PM (2013). Partial role of multiple pathways in infarct size limiting effect of quercetin and rutin against cerebral ischemia-reperfusion injury in rats. *Eur Rev Med Pharmacol Sci*, 17 (4): 491–500
- Bais AF, McKenzie G, Bernhard PJ, et al (2011). Ozone depletion and climate change: impacts on UV radiation.

- Photochem Photobiol Sci, 14 (1): 19–52
- Ball WT, Alsing J, Mortlock DJ, et al (2018). Evidence for a continuous decline in lower stratospheric ozone offsetting ozone layer recovery. *Atmos Chem Phys*, 18 (2): 1379–1394
- Bowman JL, Kohchi T, Yamato KT, et al (2017). Insights into land plant evolution garnered from the *Marchantia polymorpha* genome. *Cell*, 171 (2): 287–304
- Brown BA, Jenkins GI (2008). UV-B signaling pathways with different fluence-rate response profiles are distinguished in mature *Arabidopsis* leaf tissue by requirement for UVR8, HY5, and HYH. *Plant Physiol*, 146 (2): 576–588
- Casati P, Walbot V (2003). Gene expression profiling in response to ultraviolet radiation in maize genotypes with varying flavonoid content. *Plant Physiol*, 132 (4): 1739–1754
- Chambers LA, Goody DC, Binley AM (2019). Use and application of CFC-11, CFC-12, CFC-113 and SF₆ as environmental tracers of groundwater residence time: A review. *Geosci Front*, 10 (5): 1643–1652
- Chen X, Yang RQ, Gu ZX (2016). Cultivar selection for isoflavone accumulation and kinetics of soybean germination under UV-B radiation. *Food Sci*, 37 (13): 107–113 (in Chinese with English abstract) [陈旭, 杨润强, 顾振新 (2016). UV-B辐照下大豆发芽富集异黄酮品种筛选及发芽动力学. *食品科学*, 37 (13): 107–113]
- Cheng AX, Zhang X, Han XJ, et al (2018). Identification of chalcone isomerase in the basal land plants reveals an ancient evolution of enzymatic cyclization activity for synthesis of flavonoids. *New Phytol*, 217 (2): 909–924
- Clayton WA, Albert NW, Thrimawithana AH, et al (2018). UVR8-mediated induction of flavonoid biosynthesis for UVB tolerance is conserved between the liverwort *Marchantia polymorpha* and flowering plants. *Plant J*, 96 (3): 503–517
- Di Ferdinando M, Brunetti C, Agati G, et al (2014). Multiple functions of polyphenols in plants inhabiting unfavorable Mediterranean areas. *Environ Exp Bot*, 103: 107–116
- Duan FE, He Q (2019). Synergistic antioxidant effect of capsaicin with quercetin or rutin. *Food Sci Technol*, 44 (10): 294–299 (in Chinese with English abstract) [段方娥, 何强 (2019). 辣椒素与槲皮素、芦丁协同抗氧化作用研究. *食品科技*, 44 (10): 294–299]
- Fan JB, Cai XT, Feng XQ, et al (2015). Studies on the antioxidant activity in vitro of caffeic acid. *J Chin Inst Food Sci Technol*, 15 (3): 65–73 (in Chinese with English abstract) [范金波, 蔡茜彤, 冯叙桥等 (2015). 咖啡酸体外抗氧化活性的研究. *中国食品学报*, 15 (3): 65–73]
- Fan ZY, Yuan XJ, Jia BP, et al (2019). Research progress of inhibitory effect of natural-derived phenolic compounds on advanced glycation end products. *J Chin Inst Food Sci Technol*, 19 (3): 312–322 (in Chinese with English abstract) [范智义, 袁晓金, 贾本盼等 (2019). 天然酚类化合物对晚期糖基化末端产物抑制作用研究进展. *中国食品学报*, 19 (3): 312–322]
- Ferrer JL, Austin MB, Stewart JC, et al (2008). Structure and function of enzymes involved in the biosynthesis of phenylpropanoids. *Plant Physiol Bioch*, 46 (3): 356–370
- Formica-Oliveira AC, Martínez-Hernández GB, Díaz-López V, et al (2017). Effects of UV-B and UV-C combination on phenolic compounds biosynthesis in fresh-cut carrots. *Postharvest Boil Tec*, 127: 99–104
- Fraikin GY (2018). Signaling mechanisms regulating diverse plant cell responses to UVB radiation. *Biochemistry*, 83 (7): 787–794
- Frohnmeier H, Loyall L, Blatt MR, et al (1999). Millisecond UV-B irradiation evokes prolonged elevation of cytosolic-free Ca²⁺ and stimulates gene expression in transgenic parsley cell cultures. *Plant J*, 20 (1): 109–117
- Gupta S, Gupta V, Singh V, et al (2018). Extrapolation of significant genes and transcriptional regulatory networks involved in *Zea mays* in response in UV-B stress. *Genes Genom*, 40 (9): 973–990
- Hideg É, Jansen MAK, Strid Å (2013). UV-B exposure, ROS, and stress: inseparable companions or loosely linked associates? *Trends Plant Sci*, 18 (2): 107–115
- Hong L, Qian Q, Tang D, et al (2012). A mutation in the rice chalcone isomerase gene causes the *golden hull and internode 1* phenotype. *Planta*, 236 (1): 141–151
- Jenkins GI (2017). Photomorphogenic responses to ultraviolet-B light. *Plant Cell Environ*, 40 (11): 2544–2557
- Ji H, Tang W, Zhou X, et al (2016). Combined effects of blue and ultraviolet lights on the accumulation of flavonoids in tartary buckwheat sprouts. *Pol J Food Nutr Sci*, 66 (2): 93–98
- Jiang W, Yin Q, Wu R, et al (2015). Role of a chalcone isomerase-like protein in flavonoid biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *J Exp Bot*, 66 (22): 7165–7179
- Kalidhasan N, Bhagavan NB, Kannan ND (2013). Ultraviolet-B (280–320 nm) enhanced radiation induced changes in secondary metabolites and photosystem-II of medicinal plant *Withania somnifera* Dunal. *J Med Plant Res*, 7 (42): 3120–3128
- Koes RE, Spelt CE, Mol JNM (1989). The chalcone synthase multigene family of *Petunia hybrida* (V30): differential, light-regulated expression during flower development and UV light induction. *Plant Mol Biol*, 12 (2): 213–225
- Li CH, Jia YC, Zhang W, et al (2014). Effects of UV-B radiation on the content of polyphenol and the activity of PAL in the postharvest berries of grapevine cv. Cabernet Sauvignon. *Chin Hort Abstr*, 5: 10–12 (in Chinese with English abstract) [李昌亨, 贾杨超, 张伟等 (2014). 采后UV-B对葡萄果实中多酚及PAL活性的影响. *中国园艺*

- 文摘, 5: 10–12]
- Li L, Wang XB, Yang L, et al (2010). Quantitative evaluation of 4-coumarate: CoA ligase (4CL) activity and correlated chemical constituents in four plant materials by chromatographic analysis. *Chin J Nat Med*, 8 (4): 274–279
- Li LL, Cheng H, Chen XL, et al (2015). Molecular cloning, characterization and expression of flavonoid 3' hydroxylase-like protein gene from *Ginkgo biloba*. *Acta Hort Sin*, 42 (4): 643–654 (in Chinese with English abstract) [李琳玲, 程华, 陈小玲等(2015). 银杏类黄酮3'羟化酶基因的克隆与表达分析. *园艺学报*, 42 (4): 643–654]
- Li X, He Y, Xie C, et al (2018). Effects of UV-B radiation on the infectivity of *Magnaporthe oryzae* and rice disease-resistant physiology in Yuanyang terraces. *Photochem Photobiol Sci*, 17 (1): 8–17
- Li XY, Yin H, Zhan SY, et al (2017). Effects of enhanced UV-B radiation on photosynthetic characteristics and anti-oxidation of rice flag leaves in filling stage. *J Shenyang Agr Univ*, 48 (3): 271–276 (in Chinese with English abstract) [李雪莹, 殷红, 战莘晔等(2017). 添加UV-B辐射对灌浆期水稻剑叶光合特性及抗氧化能力的影响. *沈阳农业大学学报*, 48 (3): 271–276]
- Li Y, Gao XX, Gao ZH, et al (2010). Effects of enhanced UV-B radiation and inoculated blast isolate (*Magnaporthe grisea*) on phenylalanine ammonia-lyase activity and flavonoid content in seedlings of two rice cultivars. *Chin J Eco-Agr*, 18 (4): 856–860 (in Chinese with English abstract) [李元, 高潇潇, 高召华等(2010). UVB辐射和稻瘟病菌胁迫对水稻幼苗苯丙氨酸解氨酶活性和类黄酮含量的影响. *中国生态农业学报*, 18 (4): 856–860]
- Liang B, Zhou Q (2007). Effect of enhanced UV-B radiation on plant flavonoids. *Chin J Eco-Agr*, 15 (3): 191–194 (in Chinese with English abstract) [梁滨, 周青(2007). UV-B辐射对植物类黄酮影响的研究进展. *中国生态农业学报*, 15 (3): 191–194]
- Liu ML, Cao B, Liu YB, et al (2014). Responses of the flavonoid pathway and antioxidant ability to UV-B radiation stress in *Reaumuria soongorica*. *J Desert Res*, 34 (2): 426–432 (in Chinese with English abstract) [刘美玲, 曹波, 刘玉冰等(2014). 红砂(*Reaumuria soongorica*)黄酮类物质代谢及其抗氧化活性对UV-B辐射的响应. *中国沙漠*, 34 (2): 426–432]
- Liu Y, Zheng TC, Dai LJ, et al (2017). Construction of plant expression vector and genetic transformation analysis of *Arabidopsis thaliana AtPAP1* gene in *Nicotiana tabacum*. *Plant Physiol J*, 53 (7): 1199–1207 (in Chinese with English abstract) [刘轶, 郑唐春, 代丽娟等(2017). 拟南芥 *AtPAP1* 基因植物表达载体构建及在烟草中遗传转化分析. *植物生理学报*, 53 (7): 1199–1207]
- Liu ZS, Yuan YH, Zhang T, et al (2017). Expression characteristics of the transcription factor *VcMYB21* in blueberry fruit coloration and response to UV in seedling. *Plant Physiol J*, 53 (1): 115–125 (in Chinese with English abstract) [刘中帅, 袁义杭, 张通等(2017). 蓝莓转录因子 *VcMYB21* 在果实着色及幼苗UV处理中的响应. *植物生理学报*, 53 (1): 115–125]
- Lloyd A, Brockman A, Aguirre L, et al (2017). Advances in the MYB-bHLH-WD repeat (MBW) pigment regulatory model: addition of a WRKY factor and co-option of an anthocyanin MYB for betalain regulation. *Plant Cell Physiol*, 58 (9): 1431–1441
- Lu GZ, Hou C, Zhong YQ, et al (2017). Recent progress of reactive oxygen species-responsive drug delivery systems. *Acta Pharm Sin*, 52 (2): 206–213 (in Chinese with English abstract) [卢光照, 侯成, 钟延强等(2017). 活性氧自由基响应给药系统研究进展. *药学学报*, 52 (2): 206–213]
- Ma YY, Yao JT, Zhang C, et al (2018). New progress in antioxidant action mechanism of tea seed oil phenolic compounds. *Chem Eng*, 32 (9): 47–51 (in Chinese with English abstract) [马莹莹, 姚金彤, 张超等(2018). 茶叶籽油酚类化合物抗氧化作用机制研究新进展. *化学工程师*, 32 (9): 47–51]
- Morita Y, Takagi K, Fukuchi-Mizutani M, et al (2014). A chalcone isomerase-like protein enhances flavonoid production and flower pigmentation. *Plant J*, 78 (2): 294–304
- Neugart S, Tobler M, Barnes PW (2019). Different irradiances of UV and PAR in the same ratios alter the flavonoid profiles of *Arabidopsis thaliana* wild types and UV-signaling pathway mutants. *Photochem Photobiol Sci*, 18 (7): 1685–1699
- Nie X, Zhao Y, Zhang L, et al (2015). Mechanisms of MYB-bHLH-WD40 complex in the regulation of anthocyanin biosynthesis in plants. *Agr Biotechnol*, 4 (3): 5–8, 13
- Nouhi AA (2016). Gene duplication assessment and sequence analysis of chalcone synthase gene in plants. *Pak J Agri Sci*, 53 (4): 827–831
- Pu XH, Yue XL, An LZ (2017). The response of plant to UV-B radiation. *Sci Sin Vitae*, 47 (8): 818–828 (in Chinese with English abstract) [蒲晓宏, 岳修乐, 安黎哲(2017). 植物对UV-B辐射的响应与调控机制. *中国科学: 生命科学*, 47 (8): 818–828]
- Qi Y, Xing YX, Zheng H, et al (2014). UV-A and UV-B involved in induction and regulation of anthocyanin biosynthesis in cabbage. *J China Agr Univ*, 19 (2): 86–94 (in Chinese with English abstract) [齐艳, 邢燕霞, 郑禾等(2014). UV-A和UV-B提高甘蓝幼苗花青素含量以及调控基因表达分析. *中国农业大学学报*, 19 (2): 86–94]
- Reyes TH, Scartazza A, Castagna A, et al (2018). Physiological effects of short acute UVB treatments in *Chenopodi-*

- um quinoa* Willd. Sci Rep, 8: 371
- Rizzini L, Favory JJ, Cloix C, et al (2011). Perception of UV-B by the *Arabidopsis* UVR8 protein. Science, 332 (6025): 103–106
- Ryan KG, Swinny EE, Markham KR, et al (2002). Flavonoid gene expression and UV photoprotection in transgenic and mutant *Petunia* leaves. Phytochemistry, 59 (1): 23–32
- Sekowski S, Terebka M, Veiko A, et al (2018). Epigallocatechin gallate (EGCG) activity against UV light-induced photo damages in erythrocytes and serum albumin—Theoretical and experimental studies. J Photochem Photobiol B, 356: 379–388
- Sharma PK, Anand P, Sankhalkar S, et al (1998). Photochemical and biochemical changes in wheat seedlings exposed to supplementary ultraviolet-B radiation. Plant Sci, 132 (1): 21–30
- Sheng K, Zheng H, Shui S, et al (2018). Comparison of postharvest UV-B and UV-C treatments on table grape: Changes in phenolic compounds and their transcription of biosynthetic genes during storage. Postharv Biol Technol, 138: 74–81
- Si C, Yao XQ, He XL, et al (2015). Effects of enhanced UV-B radiation on biochemical traits in postharvest flowers of medicinal chrysanthemum. Photochem Photobiol, 91 (4): 845–850
- Sun L, Li S, Tang X, et al (2019). Transcriptome analysis reveal the putative genes involved in light-induced anthocyanin accumulation in grape ‘Red Globe’ (*V. vinifera* L.). Gene, 728: 144284
- Suzuki T, Honda Y, Mukasa Y (2005). Effects of UV-B radiation, cold and desiccation stress on rutin concentration and rutin glucosidase activity in tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum*) leaves. Plant Sci, 168 (5): 1303–1307
- Toguri T, Umemoto N, Kobayashi O, et al (1993). Activation of anthocyanin synthesis genes by white light in eggplant hypocotyl tissues, and identification of an inducible P-450 cDNA. Plant Mol Biol, 23 (5): 933–946
- Tohge T, Wendenburg R, Ishihara H, et al (2016). Characterization of a recently evolved flavonol-phenylacyltransferase gene provides signatures of natural light selection in Brassicaceae. Nat Commun, 7: 12399
- Ubi BE, Honda C, Bessho H, et al (2006). Expression analysis of anthocyanin biosynthetic genes in apple skin: Effect of UV-B and temperature. Plant Sci, 170 (3): 571–578
- Wei XX, Yu JH, Li DW, et al (2011). Effects of elevated UV-B radiation on lipid peroxidation and antioxidant system in needles of *Pinus koraiensis* seedling. Sci Silv Sin, 47 (5): 54–59 (in Chinese with English abstract) [魏晓雪, 于景华, 李德文等(2011). UV-B辐射增强对红松幼苗针叶脂质过氧化及抗氧化系统的影响. 林业科学, 47 (5): 54–59]
- Xiang L, Zhou Q, Ye YX (2009). Effect of lanthanum on flavonoid restraining free radical in soybean seedling under ultraviolet-B stress. Chin Rare Earths, 30 (1): 86–89 (in Chinese with English abstract) [向丽, 周青, 叶亚新 (2009). La(III)对UV-B辐射胁迫下大豆幼苗类黄酮清除自由基影响. 稀土, 30 (1): 86–89]
- Xu F, Cheng H, Cai R, et al (2008). Molecular Cloning and function analysis of an anthocyanidin synthase gene from ginkgo biloba, and its expression in abiotic stress responses. Mol Cells, 26 (6): 536–547
- Yang L, Yang JF, Hou ZX, et al (2015). Effects of UV-B treatment on the major quality of blueberry and related enzyme activities in different developmental stages. Acta Bot Boreal Occident Sin, 35 (12): 2477–2482 (in Chinese with English abstract) [杨乐, 杨俊枫, 侯智霞等(2015). UV-B对不同发育时期离体蓝莓主要果实品质及相关酶活性的影响. 西北植物学报, 35 (12): 2477–2482]
- Yang JM, Zheng Y, Shen HY, et al (2016). The effects of tea polyphenols on the serum SOD activity and MDA content in ultraviolet irradiated mice. J Kali Univ, 34 (6): 68–70 (in Chinese with English abstract) [杨建明, 郑燕, 申海玉等(2016). 茶多酚对紫外线照射小鼠血清SOD活力和MDA含量的影响. 凯里学院学报, 34 (6): 68–70]
- Yin R, Arongaus AB, Binkert M, et al (2015). Two distinct domains of the UVR8 photoreceptor interact with COP1 to initiate UV-B signaling in *Arabidopsis*. Plant Cell, 27 (1): 202–213
- Yin R, Skvortsova MY, Loubéry S, et al (2016). COP1 is required for UV-B-induced nuclear accumulation of the UVR8 photoreceptor. Proc Natl Acad Sci USA, 113 (30): E4415–E4422
- Yin R, Ulm R (2017). How plants cope with UV-B: from perception to response. Curr Opin Plant Biol, 37: 42–48
- Yonekura-Sakakibara K, Tohge T, Matsuda F, et al (2008). Comprehensive flavonol profiling and transcriptome co-expression analysis leading to decoding gene-metabolite correlations in *Arabidopsis*. Plant Cell, 20 (8): 2160–2176
- Zhang G, Li JY, Li WJ, et al (2017). Metabolism and regulation mechanisms of flavonoids in tobacco. Genom Appl Biol, 36 (4): 1672–1681 (in Chinese with English abstract) [张刚, 李军营, 黎旺姐等(2017). 烟草黄酮类化合物的代谢及其调控机制. 基因组学与应用生物学, 36 (4): 1672–1681]
- Zhuang WB, Liu TY, Shu XC, et al (2018). The molecular regulation mechanism of anthocyanin biosynthesis and coloration in plants. Plant Physiol J, 54 (11): 1630–1644 (in Chinese with English abstract) [庄维兵, 刘天宇, 束晓春等(2018). 植物体内花青素苷生物合成及呈色的分子调控机制. 植物生理学报, 54 (11): 1630–1644]

Response of plant phenolic compounds to enhanced UV-B radiation

ZHOU Yingyuan, LI Xiang, SHENG Jianjun, ZU Yanqun, HE Yongmei, LI Yuan*

Yunnan Province Agricultural Pollution Control and Ecological Restoration Engineering Laboratory, College of Resources and Environment, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China

Abstract: Phenolic compounds in plant play an important role in resisting and adapting to ultraviolet B (UV-B) radiation. UV-B radiation as a stress factor can induce the synthesis of phenolic compounds. This review summarizes the study of UV-B radiation effects on phenol synthesis pathways, contents and antioxidant capacities. It was found that UV-B radiation could induce the expression of regulatory genes (*MYB*, *bHLH* and *WD40*) to regulate structural genes, thus affecting the metabolism of phenols and the contents of various phenols. The effects of phenols on scavenging free radicals, such as $\cdot\text{OH}$, O_2^- , H_2O_2 , DPPH, and anti-oxidation were summarized. The response mechanism of plant phenols to enhanced UV-B radiation was clarified by researching the effects of UV-B radiation on phenol content and antioxidant activity.

Key words: UV-B radiation; phenolic compounds; regulatory gene; structural gene; antioxidant mechanism

Received 2020-01-13 Accepted 2020-04-11

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31760113, 31460141 and 41565010), and Yunnan Agricultural Pollution-free Production Innovation Team (2017HC015).

*Corresponding author (liyuan@ynau.edu.cn).