

类黄酮化合物在植物胁迫反应中作用的研究进展

邹凤莲, 寿森炎, 叶纨芝, 卢 钢*

(浙江大学农业与生物技术学院细胞与分子生物学实验室, 杭州 310029)

摘要: 植物胁迫发生时, 一个明显的特征是在植物器官中积累红色与紫色类黄酮化合物。文章讨论了类黄酮化合物在植物胁迫保护中作用, 如类黄酮化合物在抗植物UV-B辐射、抗病性以及铝毒害耐性等多方面的作用, 也讨论了植物受胁迫时类黄酮积累的分子基础。

关键词: 类黄酮; 胁迫反应; UV-B; 抗病性

中图分类号: Q945.78 文献标识码: A 文章编号: 0253-9977 (2004)01-39-06

类黄酮化合物是植物合成的一种次生代谢产物, 目前已知化学结构的有6000多种, 其基本结构由两个芳香环(C6)和一个C3单位联接成的15碳化合物组成。根据C3单位氧化程度不同, 又分成不同类型, 如黄酮醇、黄烷酮、异类黄酮以及花色素苷。近年来由于发现黄酮类化合物具有人体保健与疾病治疗功能受到普遍重视, 如类黄酮可软化血管、抗癌、抗氧化及消除体内自由基等^[1]。同时类黄酮化合物对植物体本身具有多种生物学功能, 其不仅作为植物组织红色、蓝色以及紫色花青素的各种色素, 而且在植物繁殖过程中也具有重要作用。最近研究表明植物类黄酮对植物胁迫具有保护作用^[2], 目前对于类黄酮在紫外线辐射、病原菌感染以及铝中毒等胁迫过程的作用研究已取得重要进展。本文着重讨论类黄酮化合物在植物胁迫保护中作用的新进展。

1 类黄酮化合物与植物胁迫保护

1.1 类黄酮与UV-保护反应

紫外线辐射一般分成3类, 每一类有不同的能级与生态学特性。其中, UV-B (280-315nm) 的紫外线波长最短, 能级最大, 它可以穿透臭氧层而引起植株损伤。其危害主要表现为高强度的紫外线辐射可导致植物体叶绿素chl_a、chl_b含量下降, 进而影响植物的光合作用效率; 并破坏生物细胞膜结构物质, 使其透性发生变化, 导致细胞自溶。植物UV-B抗性就是指植物对到达地面的紫外线强度增加的适应性, 即对穿越臭氧空洞到达地面高强度UV-B射线产生的危害具有保护与适应能力。植物UV抗性可以有多种形式存在, 其中最主要的一种

方式依赖于植物叶片中广泛存在的类黄酮化合物。类黄酮具有UV吸收特性。这一点从类黄酮在植物组织中的分布特性得以证实。类黄酮主要分布在植物体近茎叶表皮细胞层、叶蜡、叶茸毛以及对UV-照射敏感的组织与器官, 例如花粉、顶端分生组织等。例如, 拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的山奈黄素苷^[3]、水稻(*Oryza sativa*)的荭草苷^[4]、甘蓝型油菜(*Brassica napus*)的槲皮素苷^[5]等这些保护性黄酮均位于表皮细胞中, 圣栎(*Quercus ilex*)的山奈黄素苷^[6]位于叶茸毛上, 杂交鼠曲草(*Gnaphalium luteoalbum*)的毛蕊素在叶蜡上^[7]。这些类黄酮化合物可以吸收280-315nm波长的辐射, 起“UV过滤器(UV-filter)”的作用。可以保护植物体器官, 尤其是光合作用组织免受或少受辐射伤害。多项实验表明含有大量黄酮的器官和组织往往和植物体的UV-B辐射保护有关, 这些器官组织对维护高强度紫外辐射下植物光合作用的正常进行以及生物体的正常生长具有特殊意义。

许多早期的环境生理实验就已证实类黄酮包括花青苷, 参与UV-保护反应。最近10多年, 世界各地的不同实验室提供了更多可信的证据表明植物类黄酮合成途径的改变可直接导致植物对UV-B辐射反应敏感性的变化。Li等(1993)利用拟南芥的突变体研究发现查尔酮合成酶(CHS)与查尔酮合成酶同工酶(CHI)突变将导致UV超敏感表现型个体的出现^[8], 其中CHI突变型为UV光最敏感类型。能忍耐极高UV照

收稿日期: 2003-04-01; 修回日期: 2003-05-06

基金项目: 国家“863”项目(No.2002AA207013)

资助。

* 通讯作者, E-mail: glu@zju.edu.cn

射的拟南芥突变体植株具有较高水平的酚类, 包括类黄酮^[3]。其他植物的突变体研究也得到了类似结果。以玉米为例^[9], 野生型玉米为蓝叶玉米(内含花色苷), 栽培变种为绿叶玉米(不含花色苷)。经UV-B辐射后测定DNA, 发现蓝叶玉米DNA损伤程度远远小于突变型, 其中黄酮矢车菊苷元与抗UV-B辐射有剂量-效应关系。Reuber等(1996)发现经UV-B处理的大麦突变体光合作用效率明显下降, 而野生型则保持正常, 且植物体内皂草苷、大麦黄苷等次生黄酮分别提高了30%和50%^[10]。进一步研究表明植物体的UV-B保护作用是通过改变类黄酮合成的途径来完成的。经过苯丙酸合成的抑制剂(AIP, 2-氨基-碘-2-磷酸)处理后的植物体更易于遭受UV-B辐射的影响。利用50 $\mu\text{mol/L}$ 的AIP处理紫甘蓝幼苗, 花色苷合成被完全阻断, 而苯丙氨酸前体芥子酸酯却没有改变, 药物处理后的植株对UV-B敏感性提高了2倍^[11]。

对于类黄酮化合物的UV-B辐射保护作用, 目前认为可能有两种作用机制。一种认为类黄酮的保护作用是基于其具有自由基清除剂的功能。UV-B辐射后生物体内保护性黄酮明显增加。体外研究表明类黄酮可以直接清除活性氧, 如超氧化物(O_2^-)、氢氧根离子(OH^-)或单氧($-\text{O}_2$)。在生物体内, UV-B辐射后4-羟基黄酮等转变成保护性黄酮, 主要为3, 4-二羟基黄酮(如异构-荳草苷、槲皮素、毛地黄苷等), 能清除氧化自由基, 从而起到UV-B防护作用^[12]。紫外线辐射处理十字花科植物甘蓝型油菜后, 耐受型植株中三种异构荳草苷的含量有所增加, 而4'-羟基黄酮异牡荊苷的含量下降^[5]。而在UV-B敏感型植株中, 则没有发现3, 4-二羟基黄酮等保护性黄酮的增加。但在矮牵牛与拟南芥植株中, UV-光照会导致更高羟基化水平的黄酮醇生物合成。因为羟基化并不影响到UV-吸收特性, 但却影响其抗氧化特性^[13]。所以, 黄酮醇在UV胁迫反应中, 有着尚未探明的其他功能。

另一种观点认为, 类黄酮化合物在UV-B辐射的波长范围内具有光吸收作用, 从而可减少对核酸、蛋白质等大分子的破坏作用, 保护生物体的正常功能。例如叶蜡中的黄酮类化合物, 与位于表皮细胞内水溶性黄酮葡萄糖苷相比, 其主要为游离状态, 表现为O-甲基化和亲脂性等特性。这种O-甲基化特性可使化合物紫外吸收特性偏向更短的波长范围, 以至于在230—320nm处具有明显的特异吸

收短波长紫外线的的能力, 从而保护植物叶片免遭紫外线伤害。例如在鼠曲草杂交系(*Gnaphalium viravira*)中叶片表面存在两种O-甲基化黄酮, 即araneol(5, 7-二羟基-3, 6, 8-三甲氧基黄酮)与7-O-araneol。UV-B辐照20天后, 后者含量从 $0.42\mu\text{g} \cdot 10\text{g}^{-1}$ 提高到 $0.52\mu\text{g} \cdot 10\text{g}^{-1}$ 。在另一杂交系*G. luteo-album*中, 表皮细胞内的黄酮为鼠曲草素(5, 7-二羟基-3, 8-二甲氧基黄酮)和毛蕊素(5, 4'-二羟基-3, 6, 7, 8-四甲氧基黄酮)等。UV-B辐照21天后, 黄酮含量有所提高, 并发现同样具有紫外吸收作用的内源性酚类化合物(主要为咖啡酸酯)增加了2倍以上^[7]。这些结果都表明植物的UV-B保护作用与分布在叶表面或组织外层细胞内的类黄酮化合物合成有关。

显然尚有许多问题有待进一步探索, 包括特定类黄酮与其他酚类化合物的合成是如何受UV辐照调节的; 类黄酮与其他酚类相比较在UV胁迫保护的机制上有何区别; 是否除UV辐射吸收外尚有其他功能等。

1.2 类黄酮与植物抗病性

类黄酮与相关酚类物质所具有的一个无可争议的功能是它们具有保护植物免受微生物侵染的作用^[14]。这不仅表现为它们既可作为植物的结构组成成分, 更重要的是当植物受到微生物侵染时, 它们也可作为植保素在植物体内积累^[15]。由于其具有广泛的阻止植株真菌孢子发芽的功能, 所以它们也被建议用于人类对抗真菌病原。利用植物类黄酮防治人类疾病越来越引起人们的兴趣, 特别是针对引起艾滋病之类的免疫缺失病毒的控制。

高丽抗素是众所周知的一种在豆科树木心材中含有的组成型抗真菌因子, 也是草本豆类植物(例如菜豆)中的一种诱导型植保素。最近Stevenson等(1999)^[16]发现在*Cier bijugum*(一种鹰嘴豆的野生亲缘种)中同时存在两种抗菌素。*C. bijugm*的两个品系, 具有抗灰葡萄孢真菌(*Botrytis cinerea*)感染的特性, 叶片中类黄酮的含量高达200~300 $\mu\text{g/g}$, 而对于敏感性的豆类品种, 例如在鹰嘴豆中其含量小于70 $\mu\text{g/g}$ 。当*C. bijugum*植株接种灰葡萄孢病菌时, 高丽抗素的浓度增加到400 $\mu\text{g/g}$ 。这一浓度可以严格地控制真菌孢子萌发。他们认为在鹰嘴豆中, 高丽抗素是其抗真菌的主要成分。

另外一个已知的豆类植物抗菌素是7, 3'-二羟基-2', 4'-二甲氧基异黄烷(mucronulatol), 由黄芪属植物受到真菌侵染时所形成的。Martin等(1994)^[17]

分析了该属的41个种, 结果在叶片中诱导产生了五种化合物, 分别为 mucronulatol, 高丽抗素, 异黄烷以及2个异黄酮。在41个种中均可检测到所有五种化合物, 但其浓度相差12倍以上。

植物中的组成型抗真菌因子的类黄酮绝大多数为异黄酮、黄酮或黄烷。通常认为天然类黄酮化合物中, 一些酚类基团具有抗微生物活性, 附加另外一些酚类基团会加强这种活性。在许多试验中表明, 含有这些基团的类黄酮化合物具有较强的抗真菌活性。例如在 *Myrica cerrata* 植株叶片中两个查尔酮化合物可阻止瓜疮痂枝孢霉菌 (*Cladosporium cucumerinum*) 的生长。它们是 2', 4'-二羟基-6'-甲氧基-3', 5'-二甲基查尔酮与 2', 4'-二羟基-6'-甲氧基-5'-甲基查尔酮^[18]。但是比较不同类黄酮对轮枝菌 (*Verticillium alba-atrum*) 病原菌的菌丝体生长影响表明, 抑制真菌生长作用最强的是黄酮与黄烷酮, 分别在 1ppm 与 5ppm 浓度下作用有效。而一般羟基化类黄酮化合物需达到 5ppm 以上才有效。有的甚至达到 200ppm 尚无效果^[19]。事实上, 在该试验中发现随羟基、甲氧基以及糖苷基等亚基的数目的增加, 抗真菌活性逐步丧失。轮枝菌所具有的这种反应虽然可能是个特例, 但足以说明异类黄酮化合物植保素诱导与积累在植物防御反应中的作用机制非常复杂。

最近的报道表明, 类黄酮化合物普遍存在抗细菌活性。甘草查尔酮 C (4,4'-二羟基-2'-甲氧基-3'-异戊二烯基) 具有抗金黄色葡萄球菌的活性, 其最小生长抑制浓度 (MIC) 为 6.25 $\mu\text{g}/\text{mL}$ ^[20]。同样地, 5, 7-二羟基-3, 8-二甲氧基黄酮抗表皮葡萄球菌的活性, MIC 为 50 $\mu\text{g}/\text{mL}$ ^[21]。而 5, 7, 2', 6'-四羟基-6-异戊二烯基-8-熏衣草基-4'-甲氧基黄烷酮, 浓度为 1.56~6.25 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 即可完全抑制金黄色葡萄球菌病菌的生长, 其对已产生抗生素抗性的金黄色葡萄球菌特别有效, 可用于临床治疗^[22]。目前有关类黄酮化合物与植物细菌性病害的作用关系报道很少。

最近研究较为深入的是有关类黄酮化合物抗病活性。其中最引人注目的是有关其抗人类免疫缺陷病毒 (HIV) 的报道。一些类黄酮化合物可以直接抑制该病毒活性。从黄芩 (*Scutellaria baicalensis*) 中分离的黄芩苷 (5, 6, 7-三羟基-黄酮-7-葡萄糖苷酶) 就明显具有这种功能。另外一些类黄酮化合物可以阻碍病毒复制酶的活性。大叶桉双黄酮与桉黄酮具

有抑制 HIV 逆转录酶活性的功能, 其 IC₅₀ 值为 65n mol/L^[23]。从朝鲜五角枫 (*Acero kanatoanum*) 中分离的一种槲皮素具有抗 HIV-I Integrase 酶活性作用, 其 IC₅₀ 为 18.1 $\mu\text{g}/\text{mL}$ ^[24]。国外对于类黄酮化合物抑制番茄环斑病毒病的研究表明^[25], 许多普通黄酮与一种橙酮均具有较强的活性。事实上使用 5 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 的槲皮素就可以减少植株 70% 以上的病斑形成。

1.3 类黄酮与铝毒害抗性

有证据表明, 类黄酮在提高玉米抗铝中毒上有重要作用。玉米根培养在铝溶液中会渗出高浓度的酚类化合物。一个耐铝品种预先用硅处理后, 比没有预处理的植株渗出的类黄酮高 15 倍^[26]。Kidd 等 (2001)^[27] 的研究表明耐铝毒害玉米品种在 Al 诱导条件下, 可在 10mm 根尖处分泌类黄酮化合物儿茶精与槲皮素。这种类黄酮化合物的分泌积累与其抗铝中毒保护根系伸长的作用相一致。在耐铝品种 “Sikuani” 中, Al 诱导分泌的儿茶素每个根尖可高于 100 nmol/h。Al 敏感品种的根大量分泌五羟基黄酮与儿茶素等类黄酮化合物, 并以固定比例与 Al 结合。尽管有些研究者认为在酸性环境中, 由于与 H⁺ 离子的竞争, 类黄酮不可能有效地结合金属离子。但足以证明类黄酮在玉米抗铝中毒中有特定的作用。他们还认为五羟基黄酮 (桑色素) 可用于根尖端铝的染色。Barcelo 等 (2002)^[26] 最近指出对于铝胁迫的解毒机制, 人们将更注重探讨植物细胞内外分布的类黄酮所发挥的作用。

2 类黄酮化合物对胁迫保护作用的分子机制

2.1 类黄酮化合物合成的转录调控

研究类黄酮化合物生物合成途径的表达调控方式是阐明其在胁迫中作用机制的一条重要途径。最近利用遗传方法分离了一些转录因子, 例如矮牵牛的花色素苷 1 基因与拟南芥的 tt8 基因调节突变体。这两个转录因子是最基本的螺旋-环-螺旋 helix-loop-helix (bHLH) 结构家族的新成员^[28,29]。拟南芥 TT2 基因目前也已被克隆, 其编码一个 R2R3 myb 显性蛋白, 主要功能是在发育种子中作为花青素前体的一个关键调节因子^[30]。这个基因被证实是种子作物工程花青素合成的一个有用工具。利用草莓的 R2R3 myb 在烟草中超量表达研究表明其可能是一个类黄酮基因表达的负调节因子^[31]。Wade 等 (2001)^[32] 利用 CHS 基因, 提出了一个各种光信息通道相互作

用的模型。

由于CHS为类黄酮化合物生物合成的关键酶,所以人们深入研究了环境条件对其转录活性的影响。越来越多的证据表明CHS基因表达参与调控类黄酮化合物与异类黄酮化合物生物合成对环境条件的反应。CHS活性可由诸如UV、机械损伤与病原菌侵染等环境胁迫所诱导。在大多数豆类植物中,例如菜豆、毛豆、豌豆等的CHS由4~8个复杂基因家族所编码,相反地,大多数非豆科植物,例如拟南芥等每个二倍体基因组只有1个或2个CHS基因。令人感兴趣的是CHS数目较多的种类同时合成较多类黄酮与异类黄酮化合物。在菜豆上进行子叶接种有毒或脱毒的刺盘孢菌,或者进行损伤子叶的处理,结果所有处理都会引起CHS活性暂时增加,异类黄酮化合物植物菌素随之积累。一个异肽CHS17在豌豆子叶中,可通过诱发处理,损伤处理或病原菌接种所诱导。这表明CHS可在许多胁迫条件下诱导产生,所以被认为是新的胁迫诱导CHS基因。Gandikota等(2001)^[33]在水稻中表达玉米花色素苷2基因(编码CHS),结果转基因植株对稻瘟病菌的抗性增强。Fofana等(2002)^[34]最近的实验证实了CHS与CHI基因表达活性增强与黄瓜的诱导抗性直接相关,明确了类黄酮化合物在该种植物复杂的防御体系中所扮演的重要角色。

绝大多数类黄酮生物合成的酶由小基因家族编码。Kimura等(2001)^[35]最近报道甘草含有两个CHI同工酶,其中一个同工酶可以利用6-羟基查尔酮与6'-脱氧查尔酮,其可能参与豆科作物特定拟类黄酮化合物合成的途径。利用引发试验可诱导该基因的表达,所以推测其在胁迫中的功能与受伤有关。而另一个同工酶只能利用6'-羟基查尔酮,可能是在普通类黄酮化合物合成途径中发挥作用。令人感兴趣的是:是否另外的豆科作物可以利用相似的基因诱导方式进行类黄酮化合物胁迫诱导合成?

2.2 类黄酮与植物生长调节剂生长素的极性运输

近10年的研究表明类黄酮与植物生长调节剂生长素的极性运输有关。生长素通过控制气孔的开启以及在不利生长条件下对能源的再分配从而在胁迫反应中发挥作用。类黄酮与生长素结构很少相似,但与合成的生长素转运抑制剂NPA(萘酚-氨基型苯甲酸)相似,而NPA被认为是结合了与生长素流动载体有关的调节蛋白^[36]。生长素极性运输抑制剂(如NPA、TIBA等)通过与输出载体调节

亚基的结合而抑制运输。Muday等(2001)^[37]提供的证据表明,类黄酮、部分芹菜配基与黄酮醇槲皮素可同NPA竞争,干扰生长素运输。拟南芥的一种“transparent testa”突变体,缺乏CHS活性,而生长素运输增强,相应地表现型发生变化^[38]。这种突变体也比野生型在上层根部积累了更多的IAA,IAA似乎从该突变体根尖渗漏。类黄酮生物合成部位主要位于根生长区域的表层细胞上层末端。然而,Saslowsky等(2001)发现类黄酮在子叶节,下胚轴-根过渡区以及拟南芥幼苗根尖组织中积累^[39]。如何解释类黄酮的合成与积累部位的变化,在细胞内特定类黄酮的合成与积累是否改变生长素运输的方向与速率?这些问题都有待进一步探索。类黄酮物质的亚细胞分布的研究将有助于揭开这一系列谜团。最近通过分析拟南芥tt12突变体发现,tt12基因编码一个MATE家族的转运蛋白,具有控制种子表层内类黄酮的液泡分隔^[40]。在玉米中,发现了“bronze 2”位点编码一个谷胱苷肽运输蛋白,这是一个液泡吸收类黄酮的关键因子。这一结果也表明,不同种类植物有着不同的类黄酮亚细胞分布,或者说在同一种类中,存在多种的分布机制^[41]。这方面所见报道目前还很少,但明显是以后研究热点。

3 结束语

在植物组织器官中,类黄酮化合物的积累是植物胁迫的一个重要特性,类黄酮在植物中具有保护辐射伤害,结合植物毒素等功能。其他作用正在被人们逐渐认识,例如类黄酮化合物对于植物抗寒性、抗虫性等的增强具有重要的作用^[42,43]。通过对CHS基因家族表达特性研究表明,对于病原菌的侵染、光辐射等环境胁迫,不同生物体有着非常复杂的时空调节模式,在不同组织、不同时期具有表达的特异性。在不同胁迫间存在共同的植物调节因子,表明植物对不同胁迫反应的相互联系(crosstalk)^[44]。不同种类生物体在逆境胁迫条件下耐性有很大差异,这与其体内的类黄酮化合物含量、类型和结构等有密切关系。但目前对于类黄酮在胁迫反应中的作用机制知之甚少。类黄酮化合物的抗紫外辐射,抗过氧化以及增强对病原菌的抗性等的研究在国内外方兴未艾。阐明类黄酮化合物缓解胁迫所致伤害的分子机制,分离相应类黄酮生物合成的相关基因,进一步利用业已出现与行将发展的遗传与生化工具改良植株,以提高作物胁迫抗

性, 对农业生产有巨大的应用价值。

参 考 文 献

- [1] HEIM KE, TAGLIAFERRO A R, BOBILYA D J. Flavonoid antioxidants: chemistry, metabolism and structure-activity relationships [J]. *J Nutri Biochem*, 2002, **13**(10): 572—584.
- [2] CHALKE SL. Environmental significance of anthocyanins in plant stress responses [J]. *Photochem Photobiol*, 1999, **70**:1—9.
- [3] ORMROD D P, LANDRY L G, CONKLIN P L. Short term UV-B radiation and ozone exposure effects on aromatic secondary metabolite accumulation of flavonoid-deficient *Arabidopsis* mutants [J]. *Physiologia Plantarum*, 1995, **93**: 602—610.
- [4] MARKHAM K R, TANNER G J, CAASI LIT, *et al.* Protective role for 3',4'-dihydroxyflavones induced by UV-B in a tolerant rice cultivar [J]. *Phytochemistry*, 1998, **49**:1913—1919.
- [5] OLESSON LC, VEIT M, WEISSENBOCK G, *et al.* Flavonoid response to UV-B radiation in *Brassica napus* [J]. *Phytochemistry*, 1998, **49**: 1021—1028.
- [6] SKAL TSA II, VERYKOKIDON E, HARVALA C, *et al.* UV-B protective potential and flavonoid content of leaf hairs in *Quercus ilex* [J]. *Phytochemistry*, 1994, **37**: 987—990.
- [7] CUADRA P, HARBORNE J B, WATERMAN P G. Increases in surface flavonoids and photosynthetic pigments in *Gnaphalium luteoalbum* in response to UV-B radiation [J]. *Phytochemistry*, 1997, **45**: 1377—1383.
- [8] LI J, QU-LEE T M, RABA R, *et al.* *Arabidopsis* flavonoid mutants are hypersensitive to UV-B irradiation [J]. *Plant cell*, 1993, **5**: 171—179.
- [9] STAPLETON A E, WALBOT V. Flavonoids can protect maize DNA from the induction of UV radiation damage [J]. *Plant Physiol*, 1994, **105**: 881—889.
- [10] REUBER S, BORNMAN J F, WEISSENBOCK G. A flavonoid mutant of barley exhibits increased sensitivity to UV-B radiation in primary leaves [J]. *Plant cell Environ*, 1996, **19**: 593—599.
- [11] GITZ DC, LIU L, MCCLURE J W. Phenolic metabolism growth and UV-B tolerance in phenylalanine ammonia lyase inhibited red cabbage seedlings [J]. *Phytochemistry*, 1998, **49**:377—386.
- [12] HARBORNE J B, WILLIAMS C A. Advances in flavonoid research since 1992 [J]. *Phytochemistry*, 2000, **55**: 481—504.
- [13] RYAN KG, SWINNY EE, MARKHAM KR, *et al.* Flavonoid gene expression and UV photoprotection in transgenic and mutant *Petunia* leaves [J]. *Phytochemistry*, 2002, **59**: 23—32.
- [14] FAWA A, ABOU-ZAID M, MENZIES J G, *et al.* Silicon-mediated accumulation of flavonoid phytoalexins in cucumber [J]. *Phytopathology*, 1998, **88**(5): 396—401.
- [15] Harborne J B. The comparative biochemistry of phytoalexin induction in plants [J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, 1999, **27**: 335—368.
- [16] STEVENSON P C, HAWARE MP. Maackiain in *Cieer bijungum* associated with resistance to *Botrytis* [J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, 1999, **27**: 761—767.
- [17] MARTIN SS, TOWNSEND CE, Lenscen AW. Induced isoflavonoids in diverse population of *Astragalus cicer* [J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, 1994, **22**: 657—661.
- [18] PIEMAN AK, SCHNEIDER EF, PIEMAN J. Effect of flavonoids on mycelial growth of *Verticillium albo-atrum* [J]. *Biochemical Systematics and ecology*, 1995, **23**: 683—693.
- [19] GANFER S, WOLFENDER JL, MAVI S, *et al.* Antifungal and antibacterial chalcones from *Myrica serrata* [J]. *Planta Medica*, 1996, **62**: 67—69.
- [20] HARAGUCHI H, TANIMOTO K, TAMURA Y, *et al.* Mode of antibacterial action of retrochalcones from *Glycyrrhiza inflata* [J]. *Phytochemistry*, 1988, **48**: 125—129.
- [21] INIESTA-SANMARTIN E, BARBERAN FAT, GUIRADO A, *et al.* Antibacterial flavonoids from *Helichrysum picardii* and *H. italicum* [J]. *Planta Medica*, 1990, **56**: 648—649.
- [22] LINUMA M, TSUCHIYA H, SATO M, *et al.* Flavonones with antibacterial activity against *Ataphylo-coccus aureus* [J]. *J of Pharmacy and Pharmacology*, 1994, **46**: 892—895.
- [23] LIN Y M, ANDERSON H, FLAVIN M T, *et al.* In vitro anti-HIV activity of biflavonoids from *Rhus succedanea* [J]. *J of Natural Products*, 1997, **60**: 884—888.
- [24] KIM HJ, WOODER, SHIN CG, *et al.* A new flavonol gallate ester from *Acer* and its inhibitory activity against HIV-1 integrase [J]. *J of Natural Products*, 1998, **61**: 145—148.
- [25] MALHOTRA B, ONYILAGHA J C, BOHM B A, *et al.* Inhibition of tomato ringspot virus by flavonoids [J]. *Phytochemistry*, 1996, **43**: 1271—1276.
- [26] BARCELO J, POSCHENRIEDER C. Fast root growth responses, root exudates, and internal detoxification as clues to the mechanisms of aluminum toxicity and resistance: a review [J]. *Environ Exp Bot*, 2002, **48**: 75—92.
- [27] KIDD PS, LLUGANY M, POSCHENRIEDER C, *et al.* The role of root exudates in aluminum resistance and silicon-induced amelioration of aluminum toxicity in three variety of maize (*Zea mays* L.) [J]. *J Exp Bot*, 2001, **2**: 1339—1352.
- [28] Spelt C, Quattrocchio F, Mol JNM, *et al.* *Anthocyanin1* of petunia encodes a basic helix-loop-helix protein that directly activates transcription of structural anthocyanin genes [J]. *Plant Cell*, 2000, **12**: 1619—1631.
- [29] Nesi N, Debeaujon I, Jond C, *et al.* The *TT8* gene encodes a basic helix-loop-helix domain protein required for expression of *DFR* and *BAN* genes in *Arabidopsis* siliques [J]. *Plant Cell*, 2000, **12**: 1863—1878.
- [30] Nesi N, Jond C, Debeaujon I, *et al.* The *Arabidopsis TT2* gene encodes an R2R3 MYB domain protein that acts as a key determinant for accumulation in developing seed [J]. *Plant Cell*, 2001, **13**: 2099—2114.
- [31] Aharoni A, de Vos CHR, Wein M, *et al.* The strawberry *FaMYB1* transcription factor suppresses anthocyanin and flavonol accumulation in transgenic tobacco [J]. *Plant J*, 2001, **28**: 319—332.
- [32] Wade HK, Bibikova TN, Valentine WJ, *et al.* Interactions within a network of phytochrome, cryptochrome and

- UV-B phototransduction pathways regulate chalcone synthase gene expression in *Arabidopsis* leaf tissue [J]. *Plant J*, 2001, **25**: 675 — 685.
- [33] GANDIKOTA M, DE KOCHKO A, CHEN L, *et al.* Development of transgenic rice plants expressing maize anthocyanin genes and increased blast resistance [J]. *Mol Breeding*, 2001, **7**(1): 73 — 83.
- [34] FOFANA B, MCNALLY DJ, LABBE C, *et al.* Milsana-induced resistance in powdery mildew-infected cucumber plants correlates with the induction of chalcone synthase and chalcone isomerase [J]. *Physiol Mol Plant Pathol.*, 2002, **61**(2): 121 — 132.
- [35] KIMURA Y, AOKI T, AYAE S. Chalcone isomerase isozymes with different substrate specificities towards 6'-hydroxy and 6'-deoxychalcones in cultured cells of *Glycyrrhiza echinata*, a leguminous plant producing 5-deoxyflavonoids [J]. *Plant Cell Physiol*, 2001, **42**: 1169 — 1173.
- [36] PALME K, GALWEILER L. PIN-pointing the molecular basis of auxin transport [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 1999, **2**: 375 — 381.
- [37] Muday GK, DeLong A. Polar auxin transport: controlling where and how much. *Trends plant Science*, 2001, **6**: 635 — 642.
- [38] Brown DE, Rashotte AM, Murphy AS, *et al.* Flavonoids act as negative regulators of auxin transport in vivo in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol*, 2001, **126**: 524 — 535.
- [39] Saslowsky D, Winkel-Shirley B. Localization of flavonoid enzymes in *Arabidopsis* roots. *Plant J*, 2001, **27**: 37 — 48.
- [40] Debeaujon I, Peeters AJM, Leon-Kloosterziel KM, *et al.* The *TRANSPARENT TESTA12* gene of *Arabidopsis* encodes a multidrug secondary transporter-like protein required for flavonoid sequestration in vacuoles of the seed coat endothelium. *Plant Cell*, 2001, **13**: 853 — 871.
- [41] Winkel-Shirley B. Biosynthesis of flavonoids and effects of stress. *Curr opin plant Biol*, 2002, **5**: 218 — 223.
- [42] ALEXIEVA V, SERGIEV I, MAPELLI S, *et al.* The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat [J]. *Plant Cell and Environ*, 2001, **24**(12): 1337 — 1344.
- [43] MICHEL H, KLAUS K. The protective functions of carotenoid and flavonoid pigments against excess visible radiation at chilling temperature investigated in *Arabidopsis npq* and *tt* mutants [J]. *Planta*, 2001, **213**: 953 — 966.
- [44] LOGEMANN E, HAHNBROCK K. Crosstalk among stress responses in plants: Pathogen defense overrides UV protection through an inversely regulated ACE/ACE type of light-responsive gene promoter unit [J]. *Proc Natl Acad Sci USA.*, 2002, **(4)**: 2428 — 2432.

Advances in the Research on Flavonoid Biosynthesis and Plant Stress Response

ZHOU Feng Lian, SHOU Sen Yan, YE Wan Zhi, LU Gang*

(*Plant cell and biotechnology Lab, College of Agronomy and Biotechnology, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China*)

Abstract: A hallmark of plant stress is the accumulation of the red or purple flavonoids. Many evidences proved that flavonoids played the important roles in plant stress protection. So the contribution of plant flavonoids to UV-B protection, disease resistances and resistances to aluminum toxicity were outlined. Progress on defining the mechanisms that controlled the amounts and varieties of flavonoids produced in plants in response to diverse environmental stress was also discussed.

Key words: flavonoid; plant stress; UV-B; disease resistance

Funds: National Project 863 No: 2002AA207013

*Author for correspondence, E-mail: glu@zju.edu.cn