

植物叶片中花青素的积累规律及生物学作用

张 佩 佩, 张 亮, 郑 凤 霞, 王 天 琪, 冯 娜 娜, 王 太 霞

(河南师范大学 生命科学学院, 河南 新乡 453007)

摘 要:植物幼叶呈红色而随着叶片的发育逐渐呈绿色的现象在自然界十分常见,该现象与花青素之间的关系以及花青素在营养器官中的作用等研究已持续有百年,但关于植物叶片中花青素的合成积累机理、花青素的生物学作用及作用机制至今尚未统一结论。为此,该研究就花青素在叶片的分布、发生机制和花青素合成与基因表达等方面进行了整理,结合不同环境下花青素的光保护和抗氧化等作用研究结果,认为花青素在逆境胁迫中有着一定保护作用。在此基础上,提出花青素分布和发生是否存在空间关系,花青素生物活性与分子构性和产生部位是否统一性等研究过程中存在的问题,并对今后的研究方向提出建设性意见。

关键词:花青素;叶片;分布;发生;保护

中图分类号:Q 945 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2014)20-0188-05

植物在从水生环境逐步进化到陆生环境的过程中,一直是绿色占据着重要地位,随着显花植物和受精的出现,花和果实为了从绿色的环境中突显出来,从而进化出不同的颜色以便吸引传粉者和种子传播者^[1]。其中花青素是赋予植物花瓣和果实颜色的一种主要色素,是

植物次级代谢产物类黄酮中的一种重要的水溶性色素,具有 C6-C3-C6 结构(2 个芳香环之间由 1 个成环或不成环的 C3 单元相联接)^[2]。花青素位于植物细胞的液泡中,在不同的 pH 值条件下可以使花瓣和果实呈现出多种颜色,在酸性条件下以内盐形式呈红色,在碱性条件下则以醌式呈现蓝色,且其颜色的深浅与花青素呈正相关性^[3-5]。近几年除了研究果实中花青素的代谢途径、分子调控、生理功能及应用技术外,营养器官中花青素的分布、发生机制和生理作用也成为研究的热点。该研究主要从花青素的合成积累规律和生理功能作用 2 个方面,总结叶片中花青素在植物进化和适应环境中的具体生理功能,旨在为植物叶片中花青素的研究提供系统的理论依据。

第一作者简介:张佩佩(1989-),女,河南新乡人,硕士研究生,现主要从事植物形态解剖学等研究工作。E-mail: zpp198904@163.com.

责任作者:王太霞(1964-),女,河南新乡人,博士,教授,现主要从事植物结构学等教学与科研工作。E-mail: wtaixia@sina.com.

基金项目:国家自然科学基金资助项目(31300163,31270225);河南师范大学科研启动基金资助项目(qd12133)。

收稿日期:2014-05-19

[29] Xu H N, Sun X D, Wang X F, et al. Involvement of a cucumber MAPK gene(CsNMAPK) in positive regulation of ROS scavengence and osmotic adjustment under salt stress[J]. Scientia Horticulturae, 2011, 127: 488-493.

[30] 曹士亮,王成波,史桂荣,等.利用花粉管通道法将 BcWRKY2 抗旱基因导入玉米的研究[J].作物杂志,2013(1):32-36.

Research Progress on Common Plant Transgenic Technology and Method

XU Li-ping, LIU Shu-ying, YU Miao, LIU Hong-zhang

(College of Life Science, Jilin Agricultural University, Changchun, Jilin 130118)

Abstract: The study discussed the genetic transformation principle of some common plant transgenic methods by far: particle bombardment, agrobacterium mediated method, pollen tube pathway method, polyethylene glycol mediated method, virus mediated method, the scope and examples of its application and the development process. Advantages and disadvantages of each method were summarized.

Keywords: genetically modified (gm) method; gene marksmanship; agrobacterium mediated method; pollen tube channel method; polyethylene glycol (peg) mediated method; virus mediated method

1 花青素在叶片中的分布规律和发生机制

1.1 花青素在叶片中的分布

营养器官中以叶片出现红色的现象最为普遍,叶片呈现红色多是由于甜菜红碱或花青素的存在,前者多发现于石竹目植物中^[6],后者则发现于其它所有被子植物中,且2种色素互相排斥,尚未在同一植株中同时检测到^[7]。花青素可以赋予植物粉红、紫色、红色或蓝色等不同的色泽,其分布部位除了花瓣和果实外,也可以积累于叶、茎等营养器官中,常见的部位有幼枝^[8]、幼叶、扩展中的叶片或老叶中^[9]。花青素存在于液泡中,多积累于上、下表皮细胞、皮下细胞和叶肉细胞中^[10],后发现在叶表面的腺毛上也有花青素的分布,如悬铃木(*Platanus orientalis*)^[11]。就目前的研究来看,花青素分布的位置与植物的分类和发生的季节之间不存在特别的联系,同一科内花青素的分布也千差万别,如杜英科(Elaeocarpaceae)的 *Aristotelia serrata*,其绿色型植株的花青素主要分布于下表皮,而其红色型植株的花青素除了分布于下表皮外,也存在于栅栏组织和海绵组织^[10]。

其中植物体上幼叶呈现红色而随着叶片的发育逐渐呈现绿色的现象在自然界最为常见,如月季(蔷薇科)、构骨(冬青科)和紫薇(千屈菜科),由于花青素的存在而使幼叶呈现红色一般只发生在发芽后的几个小时或几天内,Redbud的花青素积累于上、下表皮中,而在Sweetgum和Red maple中,其花青素在表皮细胞和栅栏细胞均存在^[12],随着叶片的生长和伸展,上表皮细胞的花青素先于下表皮细胞消失,随后下表皮细胞或(和)栅栏组织中的花青素逐渐消失,直到叶片完全呈现绿色。Manetas^[13]曾指出,花青素也普遍存在于成熟的绿色叶片中,只是因其含量较低被叶绿素的颜色所遮盖,不易被察觉。后在绿色叶片中也检测到花青素的吸收值,从而证实成熟的绿色叶片中也有花青素的存在^[14]。随着学者对其形态解剖的研究,对花青素在植物营养器官中的作用和成因等相关研究也日益变得急迫和需要。

1.2 花青素的发生机制

通常叶片呈现红色或紫色有2种原因:一是由于叶片中叶绿素在幼嫩期的合成不足或衰老期合成衰弱^[15-16],二是在受到低/高温、UV-B辐射或机械损伤等胁迫时,叶片中通过苯丙氨酸代谢途径大量合成花青素^[17]。在花青素合成的代谢途径中,苯丙氨酸是黄酮类生物合成的直接前体,花青素分子的一个芳香环及其C3侧链来自苯丙氨酸,其它部分由乙酰-CoA经聚酮途径而产生,在细胞质中经过一系列酶促反应下的羟基化、糖基化、甲基化和酰基化修饰后被转移至液泡内,并在汇集于液泡内储存^[5]。该合成途径主要经历3个阶段:苯丙氨酸在苯丙氨酸解氨酶(PAL)作用下生成香豆酰-CoA;香豆酰-CoA在查尔酮合成酶(CHS)和黄烷酮-

3-羟化酶(F3H)转化为二氢黄酮醇;由花青素合成酶/无色花青素双加氧酶(ANS/LDOX)催化多种花青素的合成^[17-19]。

此外,叶片受到环境因素的影响也会积累花青素,此类环境因子包括强光、UV-B辐射、低温、高温和干旱。在拟南芥(*Arabidopsis*)^[20]、玉米(Maize)^[21]等绿色植物中,低温则会诱导查尔酮合成酶和花青素合成酶等酶活性,其叶片合成花青素呈现出红色或紫色,从而促使植物体提高其抗寒性或耐冻性。另外如氮或磷的缺失^[22]、微量元素的增加(如锌^[23])、激素胁迫(如细胞分裂素^[24]、茉莉酸^[23])、机械伤害^[25]或病原菌感染^[26]等都可以引起花青素的产生或增加。

2 花青素的保护作用

2.1 花青素的光过滤和光吸收作用

花青素多积累于叶片的表皮细胞或栅栏组织中,根据其分布的位置,研究者多认为花青素具有过滤可见光和紫外线等减轻光胁迫植物的作用。早在1914年Haberlandt^[27]就提出幼枝和幼苗叶片中的瞬时呈现红色是为了屏蔽可见光,以免强光伤害幼嫩叶片中的叶绿素。Markham^[28]发现花青素有2个吸收高峰,1个吸收峰位于270~290 nm紫外区域,另一吸收高峰在500~550 nm可见光区域。依据花青素所具有的光学特性,学者进一步认为花青素具有过滤或吸收可见光和紫外光的保护作用。

花青素的保护主要是通过降低光抑制现象,所谓光抑制是指光能的电子通量超过了叶片光合系统中所能利用的数量时,叶片可能吸收过量的光能,引起光合作用能力下降的现象^[29],甚至光氧化等伤害。因此在幼叶和伸展的叶片中,多因叶绿体发育不完全,对光的利用能力相对较低,光抑制现象在幼叶和伸展叶中较常发生^[15]。有大量试验证明,花青素具有抵御过量可见光保护植物的能力,尤其是位于表皮中的花青素通过光衰减降低过饱和光对植物的胁迫作用^[30-31],起着非常重要的作用。当 *Quintinia serrata* 叶片处于光过饱和状态时,含有花青素的红叶对CO₂的吸收率可以降低23%,同时降低了光饱和的临界点^[32]。葡萄(*V. vinifera*)幼叶的表皮细胞中的花青素,可以吸收或反射500~630 nm处的可见光,来减轻幼叶对光抑制的敏感性^[33],Steyn等^[34]和Hughes等^[12]以相似的结论表明花青素可以通过对蓝-绿光的吸收降低过量光能所引起的光抑制,从而起到对植物叶片的光保护作用。

UV是太阳光中到达地球表面的一种特殊光能,UV可以诱导花青素的产生以及花青素在紫外区域的吸收峰,普遍认为花青素也有抵御UV辐射的作用。在锦紫苏(*Coleus*)的红叶和绿叶对强可见光和UV胁迫响应

的研究中,Burger 等^[35]发现具有花青素的红色在 UV-B 和 UV-C 胁迫时受到的伤害低于绿叶,证明表皮组织中的花青素对叶片起到了保护作用,然而红叶和绿叶受到强可见光胁迫时,光抑制现象差别不明显。植株中花青素的含量较高时,其对 UV-B 敏感性相对迟钝^[36],甚至有研究发现在肉质植物 *Pinguicula vulgaris*^[37]、农作物 *Vigna mungo* (L.) Hepper^[38] 和 *Phaseolus trilobus*^[39] 中,增强 UV-B 会加快花青素的生物合成并诱发其含量增加,降低光抑制作用,从而减轻增强 UV-B 辐射对植株的生长发育造成的胁迫影响。

2.2 花青素的抗氧化作用

植物组织在受到逆境刺激时会发生氧化胁迫,尤其是在生长发育的敏感时期,比如叶片发育初期^[9]、幼嫩期和衰老期叶片对逆境胁迫较敏感,一般认为花青素可以保护叶片降低其受到光抑制、光氧化或动物啃食等伤害程度^[40-41]。花色素属于黄酮类化合物,类黄酮分子结构上的酚羟基可以通过自身氧化释放电子,直接清除自由基,起到抗氧化的作用,所以花青素同样具有黄酮类化合物的抗氧化活性的能力^[42]。花青素具有抗氧化的生理功能大多是在花青素含量丰富的花瓣和果实中得到证实,如:扶桑(*Hibiscus*)^[43]、蓝莓(*Blueberry*)^[44]、黑加仑(*Corinthian currants*)^[45]、接骨木(*Sambucus*)等^[46-47]。叶片中花青素的积累往往限制于一定的时间内或受控于环境因子且其含量较低,花青素的初期研究主要集中在体外,Neill 等^[48]发现 *Elatostema rugosum* 红叶的抗氧化提取物(花青素、超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、羟基肉桂酸)清除自由基的能力明显高于绿叶,其中花青素的抗氧化能力高于其它酚类物质,并且随着叶片的发育,花青素的含量和抗氧化能力降低。为了排除其它抗氧化剂的干扰和进一步验证纯化的花青素是否具有抗氧化性,Neill 等^[30]将 *Lactuca sativa* L. 叶片中的花青素纯化,研究结果表明,花青素可以降低 33% 超氧阴离子产生速率,从而证实提取的花青素具有强烈的抗氧化作用。随后对其是否也能在体内发挥抗氧化的生理功能成为众多学者研究的热点,Gould 等^[49]利用在机械损伤后对细胞进行的 H_2O_2 成像发现,在 *Pseudowintera colorata* 叶片中,具有花青素的红色区域可以更快的从氧化状态恢复,证明花青素对 H_2O_2 有很好的清除能力。

2.3 花青素的渗透调节和防虫作用

尽管光保护是研究花青素保护机制的主要方面,但是储存在液泡中花青素(尤其是配糖基花青素)具有很强的水溶性,并且植物在干旱、高温、冷冻、涝害或盐渍的环境下,诱发花青素合成途径中相关酶的活性,将刺激营养器官中的糖类转化为花青素抵御逆境的胁迫^[9,50]。也有报道称在葡萄糖、甘露糖的渗透胁迫下可以诱发花青素的积累^[51],表明花青素还可以直接或间接

参与调节植物体内渗透压等活动。研究 2 种常绿被子植物 *Galax urceolata* 和 *Gaultheria procumbens* 的叶片渗透势与花青素积累之间的相互关系时发现,花青素有益于叶片的渗透调节,但该调节作用只能是花青素的次级作用^[52]。

花青素也是植物与食草昆虫、真菌之间协同进化的重要产物,早在 1989 年 Coley 等^[53]就发现在热带植物中,即使含有少量花青素的幼叶,其对切叶蚁的繁殖也是不利的。一般认为昆虫和真菌的数量、多样性繁殖率在有色的叶片中较绿叶中低,植物有色叶片可以直接防止食草昆虫的啃食,或者间接的破坏昆虫的伪装和保护,让其容易被捕食^[54-55]。

3 花青素研究存在的问题及研究展望

营养器官中的花青素多积累于幼叶、扩展叶片和衰老叶片中,其在叶片的形成过程中有着重要的保护和防御作用。尽管花青素在营养器官中的分布和生理作用的研究有很多,表明花青素具有抗氧化、抗虫、光保护和渗透调节等保护作用,但在不同植物之间、甚至同一科属植物内其叶片上的花青素分布仍有着一定的区别,例如杜英科(*Elaeocarpaceae*)的 *Aristotelia serrata*^[10],其叶片中积累的花青素是伴随着幼叶的发生而存在的;而不利的环境^[20,24-26]也将诱导叶片中花青素的发生,表现出不同程度的调节作用,2 种发生机制之间是否存在关联性,花青素的吸光能力和颜色特性,受其酰基化和糖基化的影响,B 环糖配基不仅会使花青素的吸收发生蓝移,也会在不同的 pH 值条件下使花青素呈现出不同的颜色^[56],但是相较于花瓣和果实的多彩颜色,为什么叶片中的花青素多呈现红色或紫色,鲜有其它颜色出现。另外在研究花青素的保护作用过程中,大多数研究是将花青素从叶片中提取后直接进行的或作用于其它植物后间接进行的,然而花青素在植物体内生理作用往往又受到其它因素的影响。即问题多集中于花青素的分布和发生机制与其分子构型是否遵循一定空间和时间上的关系、调控花青素产生的机理和体内花青素的具体生理作用之间的具体联系,这些问题都没有统一的定论,所以对叶片中花青素的存在意义仍需得到更深一步的研究。

在植物长期的进化过程中,其本身很少会产生无目的的形态特征或生理反应,因此叶片中花青素的产生对植物的生存起到一定的作用是合乎逻辑的,故研究花青素在植物营养器官中的合成积累规律和生理作用对认识植物在自然环境中的进化和生存发生有着重要的意义。随着近年来人们逐渐重视花青素的抗氧化性、抗癌、缓解肝功能损伤和食品添加剂等医药和食品方面的应用,营养器官中花青素在食、医方面的应用性研究也将成为关注的热点;同时随着对营养器官中花青素研究

的不断深入,研究者对自然条件和胁迫条件下花青素发生的分子机制的认识也变得尤为迫切,必将深入研究花青素在营养器官中的发生机制和生理作用,进而大力推动和完善花青素的相关研究和应用。

参考文献

- [1] Faegri K, van der Pijl L. The Principles of Pollination Ecology[M]. Pergamon Press, Oxford, 1966:248.
- [2] Cuyckens F, Claeys M. Mass spectrometry in the structural analysis of flavonoids[J]. Journal of mass spectrometry, 2004, 39:1-15.
- [3] Cooper-Driver G A. Contributions of Jeffery Harborne and co-workers to the study of anthocyanins[J]. Phytochemistry, 2001, 56:229-236.
- [4] 石红旗, 郝林华, 赵贝贝. 盐生植物翅碱蓬花青素类物质研究[J]. 中国海洋药物杂志, 2005, 24(6):32-36.
- [5] 王辉, 龚淑英, 刘蕾. 花青素分布、合成和降解综述[J]. 茶叶, 2009, 35(4):203-206.
- [6] Brockington S F, Walker R H, Glover B J, et al. Complex pigment evolution in the Caryophyllals[J]. New Phytologist, 2011, 190:854-864.
- [7] Stafford H A. Anthocyanins and betalains; evolution of the mutually exclusive pathways[J]. Plant Science, 1994, 101(2):91-98.
- [8] Gould K S, Dudle D A, Neufeld H S. Why some stems are red; cauline anthocyanins shields photosystem against high light stress[J]. Journal of Experimental Botany, 2010, 61(10):2707-2717.
- [9] Juvany M, Müller M, Munné-Bosch S. Photo-oxidative stress in emerging and senescing leaves; a mirror image[J]. Journal of Experimental Botany, 2013, 64(11):3087-3098.
- [10] Gould K S, Quinn B D. Do anthocyanins protect leaves of New Zealand native species from UV-B[J]. New Zealand Journal of Botany, 1999, 37(1):175-178.
- [11] Ntefidou M, Manetas Y. Optical properties of hairs during the early growth stages of leaf development in *Platanus orientalis*[J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1996, 23(4):535-538.
- [12] Hughes N M, Morley C B, Smith W K. Coordination of anthocyanin decline and photosynthetic maturation in juvenile leaves of three deciduous tree species[J]. New Phytologist, 2007, 175:675-685.
- [13] Manetas Y. Why some leaves are anthocyanins and why most anthocyanic leaves are red[J]. Flora, 2006, 201:163-177.
- [14] Ibañez S, Rosa M, Hilal M, et al. Leaves of *Citrus aurantiifolia* exhibit a different sensibility to solar UV-B radiation according to development stage in relation to photosynthetic pigments and UV-B absorbing compounds production[J]. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 2008, 90:163-169.
- [15] Hughes N M, Vogelmann T C, Smith W K. Optical effects of abaxial anthocyanin on absorption of red wavelengths by understorey species; revisiting the back-scatter hypothesis[J]. Journal of Experimental Botany, 2008, 59(12):3435-3442.
- [16] Lee D W. Anthocyanins in autumn leaf senescence[J]. Advances in Botanical Research, 2002, 37:147-165.
- [17] 侯夫云, 王庆美, 李爱贤, 等. 植物花青素合成酶的研究进展[J]. 中国农学通报, 2009, 25(21):188-190.
- [18] 宫琰, 薛静, 张晓东. 植物花青素合成途径中的调控基因研究进展[J]. 生物技术进展, 2011(6):381-390.
- [19] 赵启明, 李范, 李萍. 花青素生物合成关键酶的研究进展[J]. 生物技术通报, 2012(12):25-32.
- [20] McKown R, Kuroki G, Warren G. Cold responses of *Arabidopsis* mutants impaired in freezing tolerance[J]. Journal of Experimental Botany, 1996, 47:1919-1925.
- [21] Christie P J, Alfenito M R, Walbot V. Impact of low-temperature stress on general phenylpropanoid and anthocyanin pathways; Enhancement of transcript abundance and anthocyanin pigmentation in maize seedlings[J]. Planta, 1994, 194:541-549.
- [22] Rajendran L, Ravishankar G A, Venkataraman L V, et al. Anthocyanin production in callus cultures of *Daucus carota* as influence by nutrient stress and osmoticum[J]. Biotechnology Letters, 1992, 14:707-712.
- [23] Rahimi A R, Babaei S, Mashayekhi K, et al. Anthocyanin content of coriander (*Coriandrum sativum* L.) leaves as affected by salicylic acid and nutrients application[J]. International Journal of Biosciences, 2013, 3(2):141-145.
- [24] Deikman J, Hammer P E. Induction of anthocyanin accumulation by cytokinins in *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant Physiology, 1995, 108:47-57.
- [25] Ferreres F, Gil M I, Castañer M, et al. Phenolic metabolites in red pigmented lettuce (*Lactuca sativa*). Changes with minimal processing and cold storage[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 1997, 45(11):4249-4254.
- [26] Dixon R A, Harrison M J, Lamb C J. Early events in the activation of plant defense responses[J]. Annual Review of Phytopathology, 1994, 32:479-501.
- [27] Haberlandt G. Physiological Plant Anatomy, Botanical Gazette[M]. The University of Chicago Press, Chicago, 1914:472-475.
- [28] Markham K R. Techniques of flavonoid identification[M]. Academic Press, London, 1982:113.
- [29] Long S P, Humphries S. Photoinhibition of photosynthesis in nature[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1994, 45:633-662.
- [30] Neill S O, Gould K S. Anthocyanins in leaves; light attenuators or antioxidants[J]. Functional Plant Biology, 2003, 30:865-873.
- [31] Tattini M, Landi M, Brunetti C, et al. Epidermal coumaroyl anthocyanins protect sweet basil against excess light stress; multiple consequence of light attenuation[J]. Physiologia Plantarum(online). doi:10.1111/ppl.12201.
- [32] Gould K S, Vogelmann T C, Han T, et al. Profiles of photosynthesis within red and green leaves of *Quintinia serrata*[J]. Physiologia Plantarum, 2002, 116:127-133.
- [33] Liakopoulos G, Nikolopoulos D, Klouvatou A, et al. The photoprotection role of epidermal anthocyanins and surface pubescence in young leaves of Grapevine (*Vitis vinifera*) [J]. Annals of Botany, 2006, 98:257-265.
- [34] Steyn W J, Wand S J E, Holcroft D W, et al. Anthocyanins in vegetative tissues; a proposed unified function in photoprotection[J]. New Phytologist, 2002, 155:349-361.
- [35] Burger J, Edwards G E. Photosynthetic efficiency, and photodamage by UV and visible radiation, in red versus green leaf *Coleus* varieties[J]. Plant Cell Physiology, 1996, 37:395-399.
- [36] Klaper R, Frankel S, Berenbaum M R. Anthocyanin content and UVB sensitivity in *Brassica rapa*[J]. Phytochemistry, 1996, 63:811-813.
- [37] Mende M, Jones D G, Manetas Y. Enhanced UV-B radiation under field conditions increases anthocyanin and reduces the risk of photoinhibition but does not affect growth in the carnivorous plant *Pinguicula vulgaris*[J]. New Phytologist, 1999, 144:275-282.
- [38] Shaukat S S, Farooq M A, Siddiqui M F, et al. Effect of enhanced UV-B radiation on germination, seedling growth and biochemical responses of *Vigna mungo* (L.) Hepper[J]. Pakistan Journal of Botany, 2013, 45(3):779-785.

- [39] Ravindran K C, Indrajith A, Balakrishnan V, et al. Determination of defense mechanism in seedlings treated under UV-B radiation[J]. African Crop Science Journal, 2008, 16(2): 111-118.
- [40] Lev-Yadun S, Gould K S. Role of anthocyanins in plant defence, Anthocyanins: biosynthesis, functions, and applications[M]. Springer: New York, 2009: 22-28.
- [41] Lev-Yadun S, Yamazaki K, Holopainen J K, et al. Spring versus autumn leaf colors: Evidence for different selective agents and evolution in various species and floras[J]. Flora, 2012, 27: 80-85.
- [42] Agati G, Azzarello E, Pollastri S, et al. Flavonoids as antioxidants in plants: Location and functional significance[J]. Plant Science, 2012, 196: 67-76.
- [43] Yamasaki H, Uefuji H, Sakihama Y. Bleaching of the red anthocyanin induced by superoxide radical[J]. Archives of Biochemistry and Biophysics, 1996, 332: 183-186.
- [44] Smith M A L, Marley K A, Seigler D, et al. Bioactive properties of wild blueberry fruits[J]. Journal of Food Science, 2002, 65(2): 352-356.
- [45] Chiou A, Panagopoulou E A, Gaezali F, et al. Anthocyanins content and antioxidant capacity of Corinthian currants (*Vitis vinifera* L. var. Apyrena) [J]. Food Chemistry, 2014, 146: 157-165.
- [46] Wang H, Cao G H, Prior R L. Oxygen radical absorbing capacity of anthocyanins[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 1997, 45: 304-309.
- [47] Wu X L, Gu L W, Prior R L, et al. Characterization of anthocyanins and proanthocyanidins in some cultivars of Ribes, Aronia, and Sambucus and their antioxidant capacity[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2004, 52: 7846-7856.
- [48] Neill S O, Gould K S, Kilmartin P A, et al. Antioxidant activities of red versus green leaves in *Elatostema rugosum* [J]. Plant, Cell and Environment, 2002, 25: 539-547.
- [49] Gould K S, Mckelvin J, Markham K R. Do anthocyanins function as antioxidants in leaves? Imaging of H₂O₂ in red and green leaves after mechanical injury[J]. Plant, Cell and Environment, 2002, 25: 1261-1269.
- [50] 张开明. 四季秋海棠(*Begonia semperflorens*)叶片中花色素苷的光保护作用 and 低温诱导机理[D]. 杭州: 浙江大学, 2010.
- [51] Tholalakabavi A, Zwiazek J J, Thorpe T A. Effect of mannitol and glucose-induced osmotic stress on growth, water relations, and solute composition of cell suspension cultures of poplar (*Populus deltoids* var. *Occidentalis*) in relation to anthocyanin accumulation[J]. In Vitro Cellular and Developmental Biology-Plant, 1994, 30(3): 164-170.
- [52] Hughes N M, Carpenter K L, Cannon J G. Estimating contribution of anthocyanin pigments to osmotic adjustment during winter leaf reddening[J]. Journal of Plant Physiology, 2013, 17: 230-233.
- [53] Coley P D, Aide T M. Red coloration of tropical young leaves: a possible antifungal defence[J]. Journal of Tropical Ecology, 1989(5): 293-300.
- [54] Lev-Yadun S, Dafni A, Flaishman M A, et al. Plant coloration undermines herbivorous insect camouflage[J]. Bioessays, 2004, 26: 1126-1130.
- [55] Schaefer H M, Rolshausen G. Plants on red alert: do insects pay attention[J]. Bioessays, 2005, 28: 65-71.
- [56] Giusti M M, Rodríguez-Saona L E, Wrolstad R E. Molar absorptivity and color characteristics of acylated and non-acylated pelargonidin-based anthocyanins[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 1999, 47: 4631-4637.

The Accumulation and Biological Function of Anthocyanins in Leaves

ZHANG Pei-pei, ZHANG Liang, ZHENG Feng-xia, WANG Tian-qi, FENG Na-na, WANG Tai-xia
(College of Life Science, Henan Normal University, Xinxiang, Henan 453007)

Abstract: Juvenile leaves pigmented with anthocyanins are a common and visually striking feature of many woody species from a range of higher plant families. The contentious issue is that most juvenile leaves are red and anthocyanins in vegetation organs play the role were continued a century. However, the distribution patterns and accumulation and the biological function of anthocyanins are poorly unified conclusion. So, the distribution, occurrence of anthocyanins and protection in leaves against stress at home and abroad were introduced in this article. At the same time, this article also summed up the protective bioactivity of anthocyanins, including photoprotection and antioxidant, in adverse environmental. Based on those, the author of this article had pointed out the question which existed to the research of anthocyanins and took a fresh look at further study of anthocyanins.

Keywords: anthocyanins; leaves; distribution; occurrence; protection