

植物花色苷抗逆性作用研究进展

常仁杰, 何 勇, 朱祝军

(浙江农林大学, 浙江 临安 311300)

摘 要:花色苷是植物体内重要的水溶性色素,广泛分布于植物的根、茎、叶、花和果实等器官中,对植物适应和抵御不良环境具有重要意义。现就花色苷在植物抗逆性方面的作用进行总结概述,着重阐述了花色苷在适应和抵御强光、低温、干旱和病虫害等不良环境条件方面的研究进展,以期为进一步开展花色苷研究提供参考。

关键词:花色苷;抗逆性;光保护;光抑制;抗氧化;光合作用;渗透调节物质

中图分类号:S 688 **文献标识码:**A **文章编号** 1001-0009(2013)09-0216-04

花色苷是自然界一类广泛存在于植物中的水溶性天然色素,属于黄酮类化合物,是植物中一类重要的次生代谢产物。它是植物器官中的主要呈色物质,水果、蔬菜、花卉、彩色叶片等丰富多彩的颜色大部分与其有关。此外,花色苷还在昆虫传粉、生长素运输、保护叶片免受紫外线伤害、抑制病虫害等方面具有重要作用^[1]。近年来,花色苷的生理功能和生物活性引起了人们的广泛关注。现从生理功能角度,总结了花色苷与植物抗逆性的研究进展,综述了其在植物适应和抵御不良环境中的作用。

1 花色苷

花色苷(Anthocyanin)结构为花色素(Anthocyanidin)与糖类(糖基)以糖苷键结合,存在于细胞液泡中。由于花色苷和其它天然黄酮类化合物一样,具有特征性很强的 C6-C3-C6 碳骨架(2 个芳香环和 1 个含氧杂环)与相同的生物生化合成来源,因此,人们将花色苷视为黄酮类化合物^[2]。花色苷和其它黄酮类色素一样具有紫外吸收峰,是苯并吡喃(Penotyrilium)的衍生物。花色苷对光吸收的特征性吸收峰波长范围包括波长为 270~280 nm 的紫外光区和波长为 465~560 nm 的可见光区。花色苷因强烈吸收可见光而区别于其它天然黄酮类化合物,这使其具有不同于其它黄酮类化合物的特性。由于游离的花色素很不稳定,因此在自然界的植物体内主

要以较稳定的糖苷(配糖体),即花色苷的形式存在。

花色苷广泛存在于被子植物的花、果实、茎、叶、根等器官的细胞中,分布于 27 个科,73 个属的植物中,数万种植物中含有花色苷。目前有超过 500 种的花色苷从植物中分离得到,已知的花色素有 20 种,在植物中常见的有 6 种^[3],即天竺葵素(又名花葵素, Pelargonidin)、矢车菊素(Cyanidin)、翠雀素(又名飞燕草素, Delphinidin)、芍药素(Peonidin)、矮牵牛素(又名牵牛花素或碧冬茄素, Petunidin)和锦葵素(Malvidin)。

花色苷赋予水果、蔬菜、花卉、彩叶植物等红色、粉红、蓝色、紫色等五彩缤纷的颜色,特定条件下出现黑色。因此,花色苷可带来除绿色之外的所有颜色^[4]。花色苷的颜色则与连接在母体 C6-C3-C6 核上的取代基和环境因素有关。花色苷的化学结构,液泡内因子,还有花瓣细胞形状,都会影响到花色苷在植物组织中颜色的表达^[2]。许多不良环境因素例如紫外或者高光辐射、低温、干旱、病虫害侵染等,都能够诱导花色苷的生物合成。细胞内花色苷的合成主要是集中在液泡周围的细胞质,经由苯基丙酸类合成途径和类黄酮生物合成途径完成,最后被运输到液泡内^[5]。

2 花色苷的生理功能

植物根、茎和叶等营养器官中的花色苷有助于提高植株适应和抵御不良环境的能力,尤其是当植物处于强光、低温、干旱等逆境时,植物可以通过应激性的合成花色苷来度过难关^[6]。花色苷在植物不同器官和组织的集中分布体现了其生理功能,植物叶片中花色苷积累的增加有利于保护植物叶片光合系统免受强光、紫外和低温的伤害,而且具有提高植株抗旱和抗病虫害侵袭能力的潜力。

2.1 作为保护植物免受强光的屏蔽器或衰减器

叶片积累的花色苷可通过其光学及物理化学特性

第一作者简介:常仁杰(1987-),男,在读硕士,研究方向为园林植物栽培与管理。E-mail:changrenjie.12021@yahoo.com.cn.

责任作者:朱祝军(1963-),男,博士,教授,现主要从事园艺作物生理和分子生物学及设施园艺等领域的基础和应用研究工作。E-mail:zhuzj@zafu.edu.cn.

基金项目:浙江省瓜菜产业技术创新战略联盟资助项目。

收稿日期:2012-12-13

来减少光能吸收或防御过剩光能危害,起到光破坏防御作用。花色苷一方面可以通过其“光屏蔽”或“光衰减”作用保护叶绿体,另一方面可以耗散光能,使光合机构免受过剩光能的破坏^[6-7]。花色苷通过吸收可见光以衰减入射光能,“过滤”截获部分绿光,减少了光吸收,增强了光能转换效率,防止了植物绿色组织光抑制,减少了 ROS 的产生和积累。花色苷能够显著改变发生于叶绿体上的光量和光质^[8]。通常位于营养组织的花色苷能够优先吸收绿光和紫外光,也可以吸收部分蓝光,而对红光吸收很少^[9]。绿光比红光能够更有效地激发位于叶片下层组织的叶绿体进行光合作用^[10],花色苷则可以通过优先吸收绿光,减少叶绿体对绿光吸收,从而降低了植物遭受光抑制的风险。另外,绿光的能量相对较高,对绿色组织的穿透力极强,而花色苷截获吸收的绿光减少了叶绿体遭受过剩光能伤害的风险^[11]。

2.2 作为抗氧化剂

环境胁迫如强光、低温、干旱等会引起光能过剩,光能过剩会产生大量活性氧自由基(ROS),如 $^1\text{O}_2$ 、 O_2^- 、 H_2O_2 和 $\cdot\text{OH}$ 等,这些自由基能够直接氧化和破坏 DNA、蛋白质以及脂质等生物大分子,破坏植物叶片的光合机构,造成光氧化甚至光破坏,阻碍植物体内的正常生理代谢过程^[12]。花色苷属于黄酮类化合物,所以也具有黄酮类化合物抗氧化活性的生理功能。一方面,花色苷的分子结构上有多个酚羟基可以通过自身氧化释放电子,直接清除各种自由基,抑制氧化^[2]。另一方面,花色苷还可以通过螯合作为自由基反应催化剂的过渡金属离子(如铁、铜等),来抑制脂质过氧化和其它氧化修饰反应^[13]。另外,花色苷可以通过增加细胞内超氧化物歧化酶和谷胱甘肽转换酶的活性而减少低密度脂蛋白(LDL)的氧化。

2.3 作为可溶性渗透调节物质

植物在遭受低温、干旱时叶片会积累花色苷,花色苷的积累有助于降低叶片渗透势。植物液泡中合成或积累可溶性物质作为渗透调节物质来降低冰点,而植物表皮细胞液泡中花色苷作为可溶性物质可以防止表皮细胞受到冻害,尤其是可以防止叶表面形成冰核物质,从而保护植物免受低温的危害^[14]。此外,花色苷的积累能降低叶片渗透势,降低气孔导度,促使植物水分蒸腾达到最低点,从而提高植物抗旱能力。

3 花色苷对植物适应环境的意义

3.1 提高植物对强光的适应性

植物绿色组织的光能捕获速度比电子传递和耗散快得多,因此,对植物来说,光合机构的过度激发是一个经常性的威胁。过度激发可造成植物自身光合作用的抑制,即光抑制现象。长期光抑制可能对植物生存产生负面影响。光抑制可能导致活性氧形成,反过来也会引

起光能进一步过剩和细胞新陈代谢紊乱^[15]。植物采用多种机制来平衡能量捕获和耗散,从而防止光氧化损伤^[16]。一些非光合色素可作为可见光的屏蔽,类如花色苷,甜菜红色素和紫杉紫素可能通过降低入射叶绿素组织光照强度的水平来发挥屏蔽作用^[17]。

1984年,Drumm-Herrel^[18]提出花色苷能减轻光损伤的程度,特别是减轻高能量蓝光对发育中的原叶绿素的损伤。Mehlenbacher等^[19]利用叶绿体缺失的欧洲榛变种比较了花色苷合成对欧洲榛(*Corylus avellana*)幼苗成活的影响,结果表明,叶绿素和花色苷同时缺失的幼苗移栽到大田后全部死亡,而缺失叶绿素、能够合成花色苷的幼苗则大部分成活,表明了花色苷对植物具有光保护作用。其他研究者研究还发现,对于生长1个月的北美短叶松(*Pinus banksiana*)幼苗、几种热带雨林树种的幼叶以及常绿植物十大功劳属、荚蒾属和杜鹃花属部分植物种的叶片,花色苷也有类似的光保护作用^[20]。Pietrini等^[7]研究表明,玉米须中花色苷可以阻截43%的入射光,降低了用于 CO_2 固定的表观量子产额和PSII非循环电子传递的分配比例。光抑制条件下羊蹄甲红色豆荚抗性能力比绿色豆荚强^[21]。在强光条件下,胭脂虫栎(*Quercus cocci fera*)种内变异植株红色叶片^[21]、含有花色苷的加莱克斯草叶片^[22]、四季秋海棠红叶品种的红色叶片^[23]、金荞麦突变体红叶^[24]和矮牵牛花着色叶片^[25],它们的光合效率高于绿色叶片,这充分证明了花色苷可以通过光能截获和光衰减作用减轻叶片的光抑制,对叶片光合系统起到保护作用。花色苷对UV-B辐射损伤可能具有一定的防护作用。在一些情况下,花色苷可以直接防止或减轻UV-B对植物组织细胞和DNA的损伤,使细胞分化和其它生命过程正常进行。研究人员认为,花色苷可能与其它辅助物质结合形成可吸收UV-B的复合物,这些复合物通常以较低的浓度存在,并且需要经过较长时间的UV-B辐射才可能合成^[26]。目前花色苷对紫外线的防护作用还存在一定争议,但有些证据表明花色苷可以防止UV-B的伤害。在离体培养的矢车菊细胞和双色高粱幼苗中观察到,花色苷能够防止和减轻UV-B对DNA的损伤^[27-28]。

3.2 提高抗冻能力

低温诱导植物合成花色苷可能是一种保护机制。洋常春藤(*Hedera helix*)植株的耐寒能力会随着叶片内总糖和花色苷含量的升高而增加^[29]。富含花色苷的物种如石楠比其它灌木类型的花卉生长期长,可能是花色苷增加了植株低温抗性的结果^[30]。由于北方生态型毛果杨(*Populus trichocarpa*)在逐渐缩短的光周期过程中能够积累较多花色苷,因此比南方生态型更易度过寒冬^[6]。野生型拟南芥植株的抗冻能力明显高于4种对低温敏感且不能合成花色苷的拟南芥突变体^[31]。花色

苷可以通过其光衰减作用来保护低温胁迫下松属植物幼苗的叶肉组织免受光抑制,而使幼苗保持一定的光合能力^[8]。综上所述,花色苷的合成和积累有利于提高植物的抗冻性。但是,Singh 等^[32]通过比较大田栽培型和野生型鹰嘴豆花色苷的含量与耐寒能力的相关性,认为花色苷与抗冻性之间并不存在必然联系。

3.3 提高抗旱能力

田间和实验室的研究结果表明,杨属植物枝叶花色苷积累与抗旱能力提高有关^[33]。富含花色苷的紫叶胡椒栽培品种‘丽紫’具有较高的光合作用光饱和率及较低的光限制光合和呼吸作用比率,因而比同一品系的绿叶柴胡椒栽培品种更耐水分胁迫^[34]。南非特有的 2 种极度耐旱植物 *Craterostigma wilmsii* 和 *Xerophyta viscosa* 的枝条中花色苷在脱水期间快速积累而增强了一些抗氧化酶的活性与抗旱胁迫有关^[35]。美丽短盖豆叶片和耐旱植物石斑木顶部叶片在遭受干旱胁迫时合成花色苷而变红,红色叶片的渗透势和气孔导度也会降低^[2]。热带地区落叶树种短盖豆在雨季之前 2 个月长出富含花色苷的春季红叶的气孔导度比雨季的绿色叶子更低^[36]。与这些多年生植物相似,含有花色苷的玉米幼苗也表现出较强的耐旱能力^[18]。

3.4 提高抗菌抗虫能力

关于花色苷的抗菌抗虫机制和效应尚不明确,还处于推测阶段。喜食真菌感染叶片的切叶蚁对真菌感染叶片的喜食程度与其花色苷的含量成反比,表明花色苷有抗菌作用^[37]。美丽短盖豆展叶期花色苷表达水平较高的红叶能降低叶片真菌感染率^[36]。番茄的花色苷使叶片红化,减轻了番茄叶片对蚜虫的吸引程度,防止番茄害虫的侵袭危害^[38]。通过对棉花抗烟草蚜虫多种因素研究发现,棉花叶片中花色苷对幼虫具有毒害作用而使棉花抗烟草蚜虫^[39]。胭脂虫柝新叶中花色苷可以减少 400~570 nm 波段光的反射,从而避免引起昆虫和食草动物的注意,减少被啃食的机会^[21]。Johnson 等^[40]发现昆虫喜食白色矮牵牛花花瓣而很少啃食深色矮牵牛花花瓣,甚至啃食深色矮牵牛花花瓣会引起昆虫的高死亡率,因此认为花色苷具有抗虫作用。

4 结语

植物营养器官合成和积累花色苷对于植物适应和抵御不良环境条件是至关重要的。花色苷有利于提高植物对强光和紫外、干旱、低温、病虫害的抗逆性和防御性。关于花色苷对外界环境的适应性研究,目前已经取得了一定的进展。但是由于花色苷的种类繁多,而且不同植物种类含有不同花色苷,其对适应环境的生理功能也不尽不同。花色苷保护功能的机制还需进一步研究,如外界环境信号对花色苷生物合成的影响及信号如何传导,花色苷保护植物的作用机理,花色苷与光敏色素

的相互关系,花色苷对植物光合作用的影响等。这对植物适应环境具有重要意义。总之,花色苷在植物适应和防御不良环境中发挥着重要作用,需要进一步研究以发挥它的最大功能。

参考文献

- [1] Forkmann G. Flavonoids as flower pigments the formation of the natural spectrum and its extension by genetic engineering [J]. Plant Breeding, 1991, 106:1-26.
- [2] 凌文华,郭红辉. 植物花色苷[M]. 北京:科学出版社,2009.
- [3] Kong J M, Chia L S, Goh N K, et al. Analysis and biological activities of anthocyanins[J]. Phytochemistry, 2003, 64(5): 923-933.
- [4] Sullivan J. Anthocyanin[J]. CPNewsletter, 1998, 27(3): 26-28.
- [5] Springob K, Nakajima J, Yamazaki M, et al. Recent advances in the biosynthesis and accumulation of anthocyanins [J]. Natural Products Reports, 2003, 20: 288-303.
- [6] Chalker-Scott L. Environmental significance of anthocyanin in plant stress responses[J]. Photochemistry and Photobiology, 1999, 70(1): 1-9.
- [7] Pietrini F, Iannelli M A, Massacci A. Anthocyanin accumulation in the illuminated surface of maize leaves enhances protection from photo-inhibitory risks at low temperature, without further limitation to photosynthesis[J]. Plant, Cell and Environment, 2002, 25(10): 1251-1259.
- [8] Krol M, Gray G R, Hurry V M, et al. Low-temperature stress and photoperiod affect an increased tolerance to photoinhibition in *Pinus banksiana* seedlings[J]. Canadian Journal of Botany, 1995, 73(8): 1119-1127.
- [9] McClure J W. Physiology and functions of flavonoids[A]//Harborne J B, Mabry T J, Mabry H. The Flavonoids[M]. London: Chapman & Hall Ltd, 1975: 970-1055.
- [10] Terashima I, Fujita T, Inoue T, et al. Green light drives leaf photosynthesis more efficiently than red light in strong white light: revisiting the enigmatic question of why leaves are green[J]. Plant and Cell Physiology, 2009, 50(4): 684-697.
- [11] 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.
- [12] Liakopoulos G, Nikolopoulos D, Klouvatou A, et al. The photoprotective role of epidermal anthocyanins and surface pubescence in young leaves of grapevine (*Vitis vinifera*) [J]. Annals of Botany, 2006, 98(1): 257-265.
- [13] 张红雨, 陈德展. 酚类抗氧化剂清除自由基活性的理论表征与应用[J]. 生物物理学报, 2000, 16(1): 1-9.
- [14] 孙明霞, 王宝增, 范海, 等. 叶片中的花色素苷及其对植物适应环境的意义[J]. 植物生理学通讯, 2003, 39(6): 688-694.
- [15] Foyer C H, Lelandais M, Kunert K J. Photooxidative stress in plants [J]. Physiologia Plantarum, 1994, 92(4): 696-717.
- [16] Niyogi K K. Photoprotection revisited: Genetic and molecular approaches[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1999, 50: 333-359.
- [17] Smillie R M, Hetherington S E. Photoabatement by anthocyanin shields photosynthetic systems from light stress[J]. Photosynthetica, 1999, 36(3): 451-463.
- [18] Drumm-Herrel H. Blue/UV light effects on anthocyanin synthesis [A]//Senger H. Blue Light Effects in Biological Systems[M]. Berlin: Springer-Verlag, 1984: 375-383.
- [19] Mehlenbacher S A, Thompson M M. Inheritance of a chlorophyll deficiency in hazelnut[J]. Hort Science, 1991, 26(11): 1414-1416.
- [20] Steyn W J, Wand S J E, Holcroft D M, et al. Anthocyanins in vegetative

tissues; a proposed unified function in photoprotection[J]. New Phytologist, 2002, 155(3): 349-361.

[21] Karageorgou E, Manetas Y. The importance of being red when young: anthocyanins and the protection of young leaves of *Quercus cocciifera* from insect herbivory and excess light[J]. Tree Physiology, 2006, 26(5): 613-621.

[22] Hughes N M, Smith W K. Attenuation of incident light in *Galax urceolata* (Diapensiaceae): Concerted influence of adaxial and abaxial anthocyanic layers on photoprotection [J]. American Journal of Botany, 2007, 94(5): 784-790.

[23] Zhang K M, Yu H J, Shi K, et al. Photoprotective roles of anthocyanins in *Begonia semperflorens* [J]. Plant Science, 2010, 179(3): 202-208.

[24] Lan J X, Li A L, Chen C X. Effect of transient accumulation of anthocyanin on leaf development and photoprotection of *Fagopyrum dibotrys* mutant [J]. Biologia Plantarum, 2011, 55(4): 766-770.

[25] Albert N W, Lewis D H, Zhang H B, et al. Light-induced vegetative anthocyanin pigmentation in *Petunia* [J]. Journal of Experimental Botany, 2009, 60(7): 2191-2202.

[26] Brandt K, Giannini A, Lercari B. Photomorphogenic responses to UV radiation III; a comparative study of UV-B effects on anthocyanin and flavoid accumulation in wild-type and aurea mutant of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) [J]. Photochemistry and Photobiology, 1995, 62(6): 1081-1087.

[27] Antonelli F, Bussotti F, Grifoni D, et al. Oak (*Quercus robur* L.) seedlings responses to a realistic increase in UV-B radiation under open space conditions [J]. Chemosphere, 1998, 36: 841-845.

[28] Hada M, Tsurumi S, Suzhki M, et al. Involvement and non-involvement of pyrimidine dimer formation in UV-B effects on *Sorghum bicolor* Moench seedlings [J]. Journal of Plant Physiology, 1996, 148: 92-99.

[29] Parker J. Relationships among cold hardiness, water-soluble protein, anthocyanins, and free sugars in *Hedera helix* L. [J]. Plant Physiology, 1962, 37(6): 809-813.

[30] Knox G W. Water use and average growth index of five species of container grown woody landscape plants [J]. Journal of Environmental

Horticulture, 1989, 7: 136-139.

[31] McKown R, Kuroki G, Warren G. Cold responses of Arabidopsis mutants impaired in freezing tolerance [J]. Journal of Experimental Botany, 1996, 47(12): 1919-1925.

[32] Singh K B, Malhotra R S, Saxena M C. Additional sources of tolerance to cold in cultivated and wild Cicer species [J]. Crop Science, 1995, 35(5): 1491-1497.

[33] Wettstein-Westersheim W. Breeding intersectional *Populus hybrids* [J]. Allgemeine Forstzeitung, 1962, 73: 2.

[34] Bahler B D, Steffen K L, Orzolek M D. Morphological and biochemical comparison of a purple-leaved and a green-leaved pepper cultivar [J]. Hort Science, 1991, 26(6): 736.

[35] Shewrin H W, Farrant J M. Protection mechanisms against excess light in the resurrection plants *Craetostigma wmlisii* and *Xerophyta viscosa* [J]. Plant Growth Regulation, 1998, 24(3): 203-210.

[36] Tuohy J M, Choinski Jr J S. Comparative photosynthesis in developing leaves of *Brachyslegia spiciiformis* Benth [J]. Journal of Experimental Botany, 1990, 41: 919-923.

[37] Coley P D, Aide T M. Red coloration of tropical young leaves: a possible antifungal defence [J]. Journal of Tropical Ecology, 1989, 5(3): 293-300.

[38] Bongue B M, Phillips D A. Nitrogen stress regulates gene expression of enzymes in the flavonoid biosynthetic pathway of tomato [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 1995, 33(5): 539-546.

[39] Hedin P A, Jenkins J N, Collum D H, et al. Multiple factors in cotton contributing to resistance to the tobacco budworm, *Heliothis virescens* F. [A]//Hedin P A. Plant resistance to insects [M]. Washington, DC: American Chemical Society, 1983: 347-367.

[40] Johnson E T, Berhow M A, Dowd P F. Colored and white sectors from star-patterned petunia flowers display differential resistance to corn earworm and cabbage looper larvae [J]. Journal of Chemical Ecology, 2008, 34(6): 757-765.

Research Progress of the Resistance of Plant Anthocyanin to Stress

CHANG Ren-jie, HE Yong, ZHU Zhu-jun

(Zhejiang Agricultural and Forestry University, Lin'an, Zhejiang 311300)

Abstract: Anthocyanin is an important water-soluble pigment in plants, which is widely distributed in the plant organs such as roots, stems, leaves, flowers and fruit, and so on. It plays an important role in plant adapting and resisting to the adverse environment. The recent research of anthocyanin in plant stress resistance were summarized, especially its role in the resistance to high light, low temperature, drought, diseases and insect pests, and it provided a meaningful reference for further development of the study of the anthocyanin.

Key words: anthocyanin; stress resistance; photoprotection; photoinhibition; antioxidant; photosynthesis; osmotic adjustment substance