

## 银杏类黄酮研究进展

张传丽<sup>1,2</sup>, 陈 鹏<sup>2</sup>

(1. 徐州工程学院, 江苏省食品安全生物芯片检测技术工程实验室, 江苏 徐州 221000; 2. 扬州大学 园艺与植物保护学院, 江苏 扬州 225009)

**摘 要:**类黄酮是植物体内最重要的次生代谢物之一, 在植物的生长、发育、抗逆境胁迫等多种生物进程中发挥着重要的作用, 同时对人类的健康也具有多种保健与药用功能。该文在参考近年来国内外与类黄酮和银杏类黄酮相关研究的基础上, 对银杏类黄酮分类、植物体内类黄酮生物合成途径以及银杏类黄酮生物合成相关基因克隆等进行了归纳与分析, 旨在为银杏类黄酮更广泛、更深入的研究提供新的思路。

**关键词:**银杏; 类黄酮; 生物合成; 基因

**中图分类号:**S 792.95 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2014)03-0177-05

类黄酮是一类以  $C_6-C_3-C_6$  为基本结构或具有苯基苯并吡喃(phenylbenzopyran)结构的植物次生代谢物<sup>[1]</sup>, 其基本结构见图 1。根据  $C_3$  杂环中双键、羟基以及羰基的有无, 可将常见的类黄酮分为查尔酮(chalcone)、黄酮醇(flavonol)、黄酮(flavone)、黄烷醇(flavanone)、黄烷酮(flavanone)、花青素(anthocyanidin)以及异黄酮等几类<sup>[2-3]</sup>。类黄酮不仅在植物自身的生长、发育、抗逆境胁迫等多种生物进程中发挥着重要作用; 同时也因其高效的抗氧化、清除自由基的能力而对人类的健康具有多种保健与药用功能, 如防止衰老、抗癌、保护心血管系统和肝脏、预防心血管疾病等<sup>[4-7]</sup>。

**第一作者简介:**张传丽(1983-), 女, 山东枣庄人, 博士, 讲师, 研究方向为生物有效成分研究。E-mail: zhang0708@126.com。

**基金项目:**国家自然科学基金资助项目(31270577); 江苏省林业三新工程资助项目(lysx[2011]16; lyxs[2013]05)。

**收稿日期:**2013-11-23

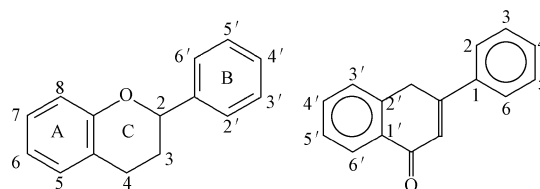


图 1 类黄酮和查尔酮基本结构

注: A, B; 类黄酮苯环; C; 类黄酮杂环。

Fig. 1 Basic structure of flavonoid and chalcone

Note: A, B; The flavonoid of benzene; C; Flavonoid heterocyclic.

## 1 银杏类黄酮分类

银杏(*Ginkgo biloba* L.)是第四纪冰川后孑遗在我国保存下来的侏罗纪时代的“活化石”植物, 是银杏科银杏属的唯一生存种, 属珍稀的裸子植物物种。银杏中类黄酮含量极高, 目前在许多欧美国家大量上市的银杏叶

## Research Progress on Microspore Embryogenesis Mechanism of Vegetables

LI Ting-ting<sup>1</sup>, MA Rong-li<sup>2</sup>, CHENG Yan<sup>2</sup>, ZHANG Guang-xing<sup>1</sup>, JIAO Yan-sheng<sup>2</sup>, QIAO Ning<sup>2</sup>

(1. Horticulture College, Shanxi Agriculture University, Taigu, Shanxi 030800; 2. Institute of Vegetable Research, Shanxi Academy of Agricultural Sciences, Taiyuan, Shanxi 030031)

**Abstract:** Microspore is a short and important stage in the male gametophyte development process of higher plants life history, and it is monocyte released by tetrad in meiosis stage. From the aspects of cytology and molecular mechanisms of microspore in recent years, the microspore embryogenesis of cell morphology changes, biochemical changes, cytoplasmic model rebuilding, nuclear rearrangements, split ways, multi-cellular pollen embryos and microspore molecular mechanisms of cloning and expression of embryonic related genes and proteins of vegetables were summarized and prospected, in order to provide a theoretical basis and technological foundation for further research on microspore embryogenesis mechanism.

**Key words:** microspore embryogenesis; cytology; molecular mechanisms; research progress

提取物(*Ginkgo biloba* extract, EGb)制剂 EGb761 中类黄酮含量高达 24%<sup>[8-10]</sup>。银杏叶中类黄酮主要包括单黄酮、双黄酮、儿茶素等三大类<sup>[11]</sup>。

银杏单黄酮属 3,5,7,4'-OH 黄酮醇,主要由槲皮素(quercetin)、山奈酚(kaempferol)、异鼠李素(isorhamnetin)、杨梅皮素(myricetin)、木犀草素(luteolin)、洋芹素(apigenin)、三粒小麦黄酮素(tricetin)7 种黄酮苷元及其单、双、三糖苷组成(图 2A),其中槲皮素、山奈酚和异鼠李素银杏类黄酮的主要成分,EGb761 质量控制中主要检测这 3 种黄酮苷元的含量<sup>[12]</sup>。

双黄酮化合物通常被看成是裸子植物的特征化学成分,由 2 分子黄酮母核通过 C-C 键聚合而成,银杏中有 6 种,分别为银杏黄素(ginkgetin)、异银杏黄素(isoginkgetin)、阿曼托黄素(amentoflavone)、白果黄素(bilobetin)、西阿多黄素(sciadopitysin)和 5'-甲氧基白果黄素(sequojaflavone)<sup>[13]</sup>(图 2B)。

根据母核上 2 位碳原子旋光性的不同及 5'位是否含有羟基儿茶素类可分为 6 种:儿茶素(catechin)、表儿

茶素(epicatechin)、没食子儿茶素(gallocatechin)、表没食子儿茶素(epigallocatechin)、4,8''-儿茶素没食子儿茶素(4,8''-catechingallocatechin)和 4,8''-没食子儿茶素没食子儿茶素(4,8''-gallocatechingallocatechin),其中 4,8''-儿茶素没食子儿茶素由儿茶素和没食子儿茶素聚合而成,4,8''-没食子儿茶素没食子儿茶素由 2 个没食子儿茶素单体聚合而成<sup>[11]</sup>(图 2C)。

## 2 植物体内类黄酮的生物合成途径

近年来,人们对类黄酮生物合成的分子机理给与了极大的关注,已从多种植物中发现了与类黄酮生物合成有关的突变体。玉米(*Zea mays*)、金鱼草(*Antirrhinum majus*)、矮牵牛(*Petunia hybrida*)等成为研究类黄酮生物合成的关键试验材料,研究者们从这些试验材料中分离到了多种与类黄酮生物合成和生物调控相关的基因<sup>[14]</sup>。而“模式植物”拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)更是成为了研究者们研究类黄酮生物合成分子调控及相关蛋白亚细胞定位的最常用的试验材料<sup>[15]</sup>。

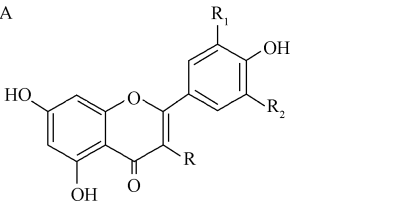
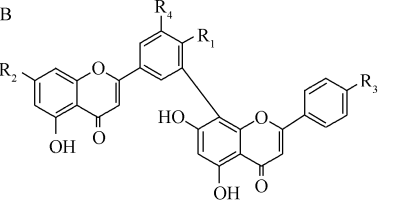
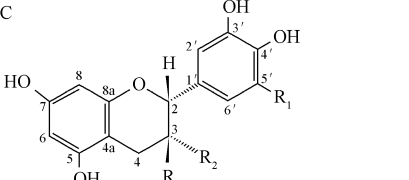
A		<table> <tr> <th>R</th><th>R<sub>1</sub></th><th>R<sub>2</sub></th><th></th><th></th></tr> <tr> <td>OH</td><td>H</td><td>H</td><td>Kaempferol</td><td>山奈酚</td></tr> <tr> <td>OH</td><td>OH</td><td>H</td><td>Quercetin</td><td>槲皮素</td></tr> <tr> <td>OH</td><td>OCH<sub>3</sub></td><td>H</td><td>Isorhamnetin</td><td>异鼠李素</td></tr> <tr> <td>OH</td><td>OH</td><td>OH</td><td>Myricetin</td><td>杨梅酮</td></tr> <tr> <td>H</td><td>OH</td><td>H</td><td>Luteolin</td><td>木犀草素</td></tr> <tr> <td>H</td><td>OH</td><td>OH</td><td>Tricetin</td><td>三粒小麦黄酮素</td></tr> <tr> <td>H</td><td>H</td><td>H</td><td>Apigenin</td><td>芹菜素</td></tr> </table>	R	R <sub>1</sub>	R <sub>2</sub>			OH	H	H	Kaempferol	山奈酚	OH	OH	H	Quercetin	槲皮素	OH	OCH <sub>3</sub>	H	Isorhamnetin	异鼠李素	OH	OH	OH	Myricetin	杨梅酮	H	OH	H	Luteolin	木犀草素	H	OH	OH	Tricetin	三粒小麦黄酮素	H	H	H	Apigenin	芹菜素		
R	R <sub>1</sub>	R <sub>2</sub>																																										
OH	H	H	Kaempferol	山奈酚																																								
OH	OH	H	Quercetin	槲皮素																																								
OH	OCH <sub>3</sub>	H	Isorhamnetin	异鼠李素																																								
OH	OH	OH	Myricetin	杨梅酮																																								
H	OH	H	Luteolin	木犀草素																																								
H	OH	OH	Tricetin	三粒小麦黄酮素																																								
H	H	H	Apigenin	芹菜素																																								
B		<table> <tr> <th>R<sub>1</sub></th><th>R<sub>2</sub></th><th>R<sub>3</sub></th><th>R<sub>4</sub></th><th></th><th></th></tr> <tr> <td>H</td><td>H</td><td>H</td><td>H</td><td>Amentoflavon</td><td>阿曼托黄素</td></tr> <tr> <td>OCH<sub>3</sub></td><td>OH</td><td>OH</td><td>H</td><td>Bilobetin</td><td>白果黄素</td></tr> <tr> <td>OCH<sub>3</sub></td><td>OCH<sub>3</sub></td><td>OH</td><td>H</td><td>Ginkgetin</td><td>银杏黄素</td></tr> <tr> <td>OCH<sub>3</sub></td><td>OH</td><td>OCH<sub>3</sub></td><td>H</td><td>Isoginkgetin</td><td>异银杏黄素</td></tr> <tr> <td>OCH<sub>3</sub></td><td>OCH<sub>3</sub></td><td>OCH<sub>3</sub></td><td>H</td><td>Sciadopitysin</td><td>西阿多黄素</td></tr> <tr> <td>OCH<sub>3</sub></td><td>OH</td><td>OH</td><td>OCH<sub>3</sub></td><td>5'-methoxybilobetin</td><td>5'-甲氧基白果黄素</td></tr> </table>	R <sub>1</sub>	R <sub>2</sub>	R <sub>3</sub>	R <sub>4</sub>			H	H	H	H	Amentoflavon	阿曼托黄素	OCH <sub>3</sub>	OH	OH	H	Bilobetin	白果黄素	OCH <sub>3</sub>	OCH <sub>3</sub>	OH	H	Ginkgetin	银杏黄素	OCH <sub>3</sub>	OH	OCH <sub>3</sub>	H	Isoginkgetin	异银杏黄素	OCH <sub>3</sub>	OCH <sub>3</sub>	OCH <sub>3</sub>	H	Sciadopitysin	西阿多黄素	OCH <sub>3</sub>	OH	OH	OCH <sub>3</sub>	5'-methoxybilobetin	5'-甲氧基白果黄素
R <sub>1</sub>	R <sub>2</sub>	R <sub>3</sub>	R <sub>4</sub>																																									
H	H	H	H	Amentoflavon	阿曼托黄素																																							
OCH <sub>3</sub>	OH	OH	H	Bilobetin	白果黄素																																							
OCH <sub>3</sub>	OCH <sub>3</sub>	OH	H	Ginkgetin	银杏黄素																																							
OCH <sub>3</sub>	OH	OCH <sub>3</sub>	H	Isoginkgetin	异银杏黄素																																							
OCH <sub>3</sub>	OCH <sub>3</sub>	OCH <sub>3</sub>	H	Sciadopitysin	西阿多黄素																																							
OCH <sub>3</sub>	OH	OH	OCH <sub>3</sub>	5'-methoxybilobetin	5'-甲氧基白果黄素																																							
C		<table> <tr> <th>R<sub>1</sub></th><th>R<sub>2</sub></th><th>R<sub>3</sub></th><th></th><th></th></tr> <tr> <td>H</td><td>H</td><td>OH</td><td>Catechin</td><td>儿茶素</td></tr> <tr> <td>H</td><td>OH</td><td>H</td><td>Epicatechin</td><td>表儿茶素</td></tr> <tr> <td>OH</td><td>H</td><td>OH</td><td>Gallocatechin</td><td>没食子儿茶素</td></tr> <tr> <td>OH</td><td>OH</td><td>H</td><td>Epigallocatechin</td><td>表没食子儿茶素</td></tr> </table>	R <sub>1</sub>	R <sub>2</sub>	R <sub>3</sub>			H	H	OH	Catechin	儿茶素	H	OH	H	Epicatechin	表儿茶素	OH	H	OH	Gallocatechin	没食子儿茶素	OH	OH	H	Epigallocatechin	表没食子儿茶素																	
R <sub>1</sub>	R <sub>2</sub>	R <sub>3</sub>																																										
H	H	OH	Catechin	儿茶素																																								
H	OH	H	Epicatechin	表儿茶素																																								
OH	H	OH	Gallocatechin	没食子儿茶素																																								
OH	OH	H	Epigallocatechin	表没食子儿茶素																																								

图 2 银杏类黄酮分子结构

注:A:单黄酮;B:双黄酮;C:儿茶素。

Fig. 2 Structure of ginkgo flavonoid

Note: A: Single flavonoid; B: Biflavone; C: Catechin.

关于植物体内类黄酮生物合成起始有 2 种观点,第 1 种观点认为苯丙氨酸在苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL)作用下发生脱氨反应生成肉桂酸是类黄酮生物合成的起始反应<sup>[16]</sup>,反应生成的肉桂酸在

羟化酶和连接酶作用下生成了香豆酰 CoA;而第 2 种观点则认为香豆酰 CoA 在查尔酮合成酶(chalcone synthase, CHS)(以及查尔酮还原酶, chalcone reductase, CHR)作用下,与丙二酸单酰 CoA 反应生成三羟基查尔

酮(trihydroxychalcone)或四羟基查尔酮(tetrahydroxychalcone)是类黄酮生物合成的起始反应(此反应形成了类黄酮基本结构中的 A 环),而苯丙氨酸生成香豆酰 CoA 的一系列反应则属植物次生代谢的共有反应<sup>[17]</sup>。

查尔酮在异构酶(chalcone isomerase, CHI)作用下发生环化反应,生成甘草素(liquiritigenin)或柚皮素(naringenin),此反应形成了类黄酮基本结构中的 C 环(图 1),至此,类黄酮基本结构中的 A 环、B 环和 C 环结构均已形成。甘草素在异黄酮合成酶(isoflavone synthase, IFS)、O-甲基转移酶(O-methyltransferase,

OMT)、羟化酶以及还原酶等作用下生成了多种异黄酮苷元;而柚皮素则在各种羟化酶、合成酶、还原酶、加氧酶及 O-甲基转移酶等作用下生产了多种黄烷酮、黄酮醇、无色花色素(leucoanthocyanidin)(黄烷-3,4-二醇, flavan-3,4-diols)、原花青素(proanthocyanidins)(或称多聚单宁,condensed tannin)以及花青素(anthocyanin)等黄酮苷元。黄酮苷元或异黄酮苷元在类黄酮糖基转移酶作用下将葡萄糖基、鼠李糖基等以 O-C 键形式转移到类黄酮苷元的 C-3、C-5、C-7 或 C-4'等位点,最终形成多种类黄酮糖苷(图 3)<sup>[18]</sup>。

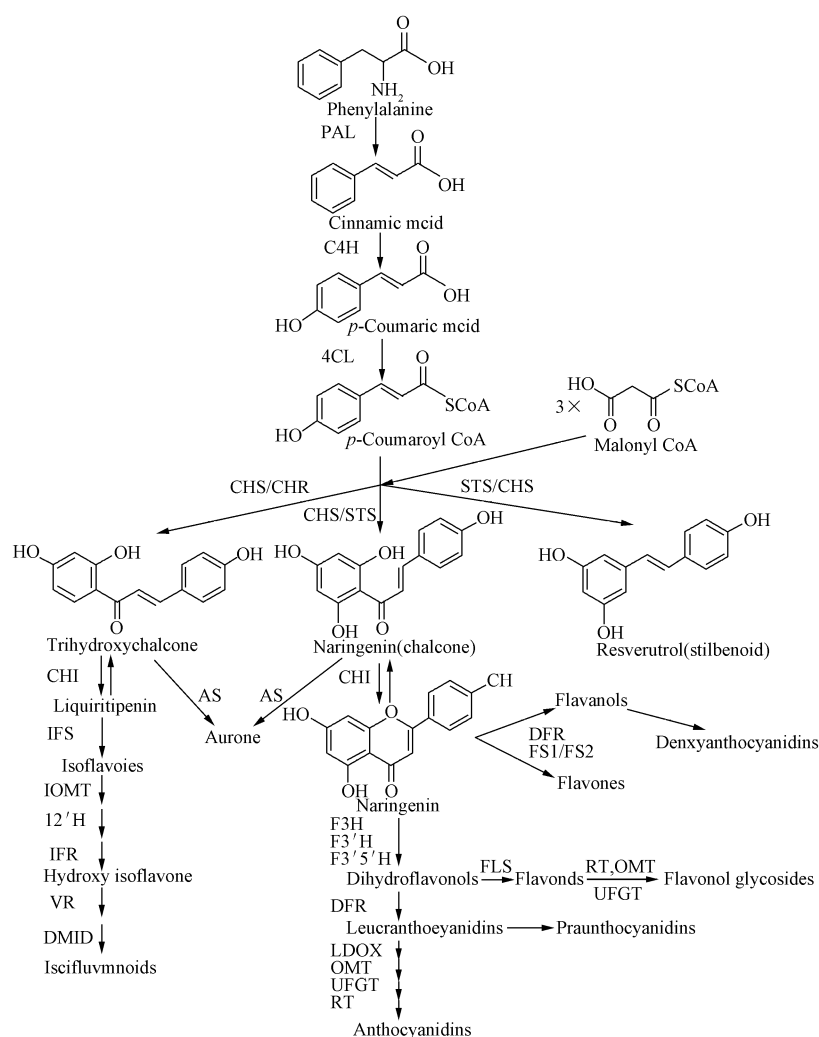


图 3 类黄酮化合物生物合成途径

Fig. 3 The pathway of flavonoid biosynthesis

注: PAL, phenylalanine ammonia-lyase 苯丙氨酸解氨酶; C4H, cinnamate-4-hydroxylase 肉桂酸-4-羟化酶; 4CL, 4-coumaroyl CoA-ligase 4-香豆酰 CoA 连接酶; CHS, chalcone synthase 查尔酮合成酶; CHR, chalcone reductase 查尔酮还原酶; CHI, chalcone isomerase 查尔酮异构酶; IFS, isoflavone synthase 异黄酮合成酶; IOMT, isoflavone O-methyltransferase 异黄酮 O-甲基转移酶; 12'H, isoflavone 2'-hydroxylase 异黄酮 2'-羟化酶; IFR, isoflavone reductase 异黄酮还原酶; VR, vestitone reductase; DMID, 4'-methoxyisoflavanol dehydratase 4'-甲氧基异黄烷醇脱水酶; F3H, flavanone 3-hydroxylase 黄烷酮 3-羟化酶; F3'H, flavonoid 3'-hydroxylase 类黄酮 3'-羟化酶; F3'5'H, flavonoid 3',5'-hydroxylase 类黄酮 3',5'-羟化酶; FS1/FS2, flavone synthase 黄酮合成酶; FLS, flavonol synthase 黄酮醇合成酶; DFR, dihydroflavonol 4-reductase 二氢黄酮醇 4-还原酶; RT, rhamnosyl transferase 鼠李糖基转移酶; UFGT, UDP-flavonoid glucosyl transferase 类黄酮 O-葡萄糖基转移酶; LCR, leucoanthocyanidin reductase 花青素还原酶(即 ANR); LDOX, leucoanthocyanidin dioxygenase 花青素合成酶(即 ANS); OMT, O-methyltransferase O-甲基转移酶。

### 3 银杏类黄酮生物合成相关基因克隆

很早之前国内外学者就已对银杏类黄酮进行了研究,但早期的研究主要集中在有关类黄酮提取、成分测定以及药理作用等方面,对于其生物合成及代谢的分子和细胞水平上的研究还是比较少的,近年来,随着分子生物学的发展以及分子生物学研究技术的改进,银杏类黄酮代谢的分子生物学研究越来越受到研究者的重视,并逐渐成为研究的热点。

从功能上而言,参与类黄酮类化合物生物合成途径的基因可分为2类,1类是结构基因,即编码那些可以直接参与类黄酮类化合物合成的基因,另1类是调控基因,即那些不直接参与类黄酮类化合物合成,但它们表达的蛋白可以调控结构基因的表达,如MYB和MYC类的调控基因<sup>[17]</sup>。到目前为止,研究者们已从银杏中克隆到了多个与其类黄酮代谢相关的基因,如苯丙氨酸解氨酶基因、查尔酮合成酶基因、查尔酮在异构酶基因、花青素合成酶基因、类黄酮O-甲基转移酶和类黄酮糖基转移酶等转移酶基因等(表1),但这些基因多属结构基因,仅R2R3 MYB转录因子基因为调控基因。

表1 银杏类黄酮生物合成相关基因克隆

Table 1 Ginkgo flavonoid biosynthesis genes clone

蛋白质	基因	基因登陆号	ORF(bp)	内含子	参考文献
苯丙氨酸解氨酶	<i>GbPAL</i>	EU071050	2 172	0	[19]
肉桂酸-4-羟化酶	<i>GbCAH</i>	AY748324	1 518	2	[20]
查尔酮合成酶	<i>GbCHS</i>	AY496931	1 173	1	[21-23]
查尔酮异构酶	<i>GbCHI</i>	—	735	2	[24-25]
类异黄酮还原酶相似蛋白	<i>GbIRL1</i>	—	921	0	[26]
黄烷酮-3-羟化酶	<i>GbF3H</i>	AY742228	1 071	2	[27]
类黄酮-3'-羟化酶	<i>GbF3'H</i>	—	1 671	—	[25]
黄酮醇合成酶	<i>GbFLS</i>	GQ994432	1 023	—	[28]
二氢黄酮醇-4-还原酶	<i>GbDFR1</i>	—	1 038	—	[29-30]
	<i>GbDFR2</i>	—	933	—	
	<i>GbDFR3</i>	—	1 002	—	
	<i>GbDFR4</i>	KC847053	1 035	—	
类黄酮O-甲基转移酶	<i>GbFOMT</i>	JN222561	1 089	2	[31-32]
花青素合成酶	<i>GbANS</i>	EU600205	1 062	2	[33]
花青素还原酶	<i>GbANR</i>	AY750963	1 026	4	[34]
类黄酮糖基转移酶	<i>GbUGFT</i>	JN640564	1 491	0	[32,35-36]
R2R3 MYB转录因子	<i>GbMYBF1</i>	JQ68807	1 041	2	[37]

### 4 展望

根据芳香环与苯并吡喃结构连接位点的差异,可将类黄酮分为2-苯基苯并吡喃(2-phenylbenzopyrans)、3-苯基苯并吡喃(3-benzopyrans)(即异黄酮, isoflavonoid)和4-苯基苯并吡喃(4-benzopyrans)(也称新黄酮, neoflavonoid)<sup>[1]</sup>(图1)。异黄酮具有较强的抗肿瘤、抗激素、抗氧化和抗真菌等生理功能,还具有保护血管、预防骨质疏松等作用,以及其区别于其它类黄酮的类雌激素作用<sup>[38-40]</sup>。在异黄酮苷元中,以染料木素的保健功能最为

突出<sup>[41]</sup>。异黄酮主要存在于豆科植物中<sup>[42]</sup>,银杏中异黄酮含量较低,使得银杏异黄酮的相关研究报道也较少<sup>[43]</sup>。到目前为止,研究者们从银杏中克隆到的参与类黄酮代谢相关基因多为2-苯基苯并吡喃合成途径,而关于银杏类黄酮代谢中调控基因和异黄酮合成相关基因的研究则较少。这些相关基因的分离鉴定以及代谢调控机理的研究将成为今后银杏类黄酮代谢研究的重点,同时,相关的研究结果将为选育高品质类黄酮的银杏品种奠定坚实的基础。

### 参考文献

- [1] Grotewold E. The science of flavonoids[M]. New York: Spring, 2006:1-46.
- [2] Forkmann G, Heller W. Biosynthesis of flavonoids[M]. Amsterdam: Elsevier, 1999(1):713-748.
- [3] Tahara S. A journey of twenty-five years through the ecological biochemistry of flavonoids[J]. Bioscience Biotechnology and Biochemistry, 2007,71:1387-1404.
- [4] Mahadevan S, Park Y. Multifaceted therapeutic benefits of *Ginkgo biloba* L; chemistry, efficacy, safety, and uses[J]. Journal of Food Science, 2008,73:14-19.
- [5] Ma J, Zhao Y. *Ginkgo biloba*: the precious qualities of a 'fossil' tree[J]. Child's Nervous System, 2009,25:777-778.
- [6] Heiss C, Keen C L, Kelm M. Flavonols and cardiovascular disease prevention[J]. European Heart Journal, 2010,31:2583-2592.
- [7] Hollman P C H, Geelen A, Kromhout D. Dietary flavonol intake may lower stroke risk in men and women[J]. Journal of Nutrition, 2010, 140: 600-604.
- [8] 陈鹏,陶俊,周宏根,等. 银杏雄株叶片类黄酮含量及其相关因子的变化研究[J]. 扬州大学学报(自然科学版), 2003(4):40-43.
- [9] 李卫星,甄珍,周春华,等. 银杏雄株叶片和花粉主要类黄酮成分含量分析[J]. 中国农业科学, 2010,43(13):2775-2783.
- [10] Smith J V, Luo Y. Studies on molecular mechanisms of *Ginkgo biloba* extract[J]. Appl Microbiol Biotechnol, 2004,64:465-472.
- [11] 陈西娟,王成章,叶建中. 银杏叶化学成分及其应用研究进展[J]. 生物化学工程, 2008,42(4):57-62.
- [12] 章红燕,侯桂兰,何福根. 银杏叶总黄酮和银杏内酯对心脑血管作用的研究进展[J]. 浙江临床医学, 2008(4):543-544.
- [13] 程水源,顾曼如,束怀瑞. 银杏叶黄酮的种类、含量变化及形成规律与调控[J]. 资源科学, 2000,22(5):46-48.
- [14] Mol J, Grotewold E, Koes R. How genes paint flowers and seeds[J]. Trends Plant Sci, 1998(3):212-217.
- [15] Brenda W S. Flavonoid biosynthesis. A colorful model for genetics, biochemistry, cell biology, and biotechnology[J]. Plant Physio, 2001, 26(1): 484-493.
- [16] Amrita K, Brian E E. The phenylalanine ammonia-lyase gene family in raspberry. Structure, expression and evolution[J]. Plant Physiol, 2001, 127: 230-239.
- [17] Schijlen E G, Ric de Vos C H, van Tunen A J, et al. Modification of flavonoid biosynthesis in crop plants[J]. Phytochemistry, 2004, 65(19): 2631-2648.
- [18] Brenda W S. Flavonoid biosynthesis. A colorful model for genetics, biochemistry, cell biology, and biotechnology[J]. Plant Physio, 2001, 126: 484-493.

- [19] Xu F, Cai R, Cheng S Y, et al. Molecular cloning, characterization and expression of phenylalanine ammonia-lyase gene from *Ginkgo biloba* [J]. African Journal of Biotechnology, 2008(7): 721-729.
- [20] 刘学奋, 唐克轩. 银杏黄酮相关基因的克隆及转化[D]. 上海: 复旦大学, 2006.
- [21] Xu F, Cheng S Y, Cheng S H, et al. Time course of expression of chalcone synthase gene in *Ginkgo biloba* [J]. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2007, 33(4): 309-317.
- [22] Pang Y Z, Shen G A, Liu C, et al. Molecular cloning and sequence analysis of a novel chalcone synthase cDNA from *Ginkgo biloba* [J]. DNA Seq, 2004, 15: 283-290.
- [23] Pang Y Z, Shen G A, Wu W S, et al. Characterization and expression of chalcone synthase gene from *Ginkgo biloba* [J]. Plant Science, 2005, 168: 1525-1531.
- [24] Cheng H, Li L L, Cheng S Y, et al. Molecular cloning and function assay of a chalcone isomerase gene (*GbCHI*) from *Ginkgo biloba* [J]. Plant Cell Rep, 2011, 30: 49-62.
- [25] 李琳玲, 彭建营. 银杏叶黄酮积累相关基因克隆及查尔酮合成酶基因启动子功能研究[D]. 保定: 河北农业大学, 2010.
- [26] Cheng H, Li L L, Xu F, et al. Expression patterns of an isoflavone reductase-like gene and its possible roles in secondary metabolism in *Ginkgo biloba* [J]. Plant Cell Rep, 2013, 32: 637-650.
- [27] Shen G A, Pang Y Z, Wu W S, et al. Cloning and characterization of a flavanone 3-hydroxylase gene from *Ginkgo biloba* [J]. Biosci Rep, 2006, 26: 19-29.
- [28] Xu F, Li L L, Zhang W W, et al. Isolation, characterization, and function analysis of a flavonol synthase gene from *Ginkgo biloba* [J]. Mol Biol Rep, 2012, 39: 2285-2296.
- [29] 程华, 曹福亮, 程水源. 银杏黄酮和木质素代谢相关基因功能分析[D]. 南京: 南京林业大学, 2012.
- [30] 周长远, 陈鹏. 银杏类黄酮生物合成关键酶 *GbDFR* 基因克隆与时空表达研究[D]. 扬州: 扬州大学, 2013.
- [31] 张传丽, 陈鹏, 仲月明, 等. 银杏类黄酮 O-甲基转移酶基因的克隆与表达分析[J]. 园艺学报, 2012, 39(2): 355-362.
- [32] 张传丽, 陈鹏. 银杏类黄酮生物合成关键酶基因 *GbUFGT* 和 *GbFO-MT* 的克隆、表达与功能分析[D]. 扬州: 扬州大学, 2012.
- [33] Xu F, Cheng H, Cai R, et al. Molecular cloning and function analysis of an anthocyanidin synthase gene from *Ginkgo biloba*, and its expression in abiotic stress responses[J]. Mol Cells, 2008, 26: 536-547.
- [34] Shen G A, Pang Y Z, Wu W S, et al. Isolation and characterization of a putative anthocyanidin reductase gene from *Ginkgo biloba* [J]. Journal of Plant Physiology, 2006, 163: 224-227.
- [35] 张传丽, 陈鹏, 仲月明, 等. 银杏类黄酮糖基转移酶基因片段克隆与分析[J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版), 2012, 33(2): 62-66.
- [36] 张传丽, 陈鹏, 仲月明, 等. 银杏类黄酮糖基转移酶基因全长序列克隆及表达分析[J]. 园艺学报, 2012, 39(10): 1903-1912.
- [37] Xu F, Zhang W W, Li L L, et al. A R2R3-MYB transcription factor *GbMYB1* regulates flavonoid synthesis in *Ginkgo biloba* [EB/OL]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/GU968735.1>.
- [38] Molteni A, Brizio-Molteni L, Persky V. *In vitro* hormonal effects of soybean isoflavones[J]. Journal of Nutrition, 1995, 125: 751S-756S.
- [39] Aerenhouts D, Hebbelink M, De Vriese S, et al. Soy consumption fits within a healthy lifestyle[J]. Nutrition and Food Science, 2010, 40: 362-370.
- [40] Limer J L, Speirs V. Phyto-oestrogens and breast cancer chemoprevention[J]. Breast Cancer Research, 2004(6): 119-127.
- [41] Dixon R A, Ferreria D. Genestein[J]. Phytochemistry, 2002, 60: 205-211.
- [42] Dhaubhadel S, McGarvey B D, Williams R, et al. Isoflavonoid biosynthesis and accumulation in developing soybean seeds[J]. Plant Molecular Biology, 2003, 53: 733-743.
- [43] 王凤芹. 银杏叶中黄酮类化合物的分离及分析方法研究[D]. 杭州: 浙江工业大学, 2008.

## Research Progresses on Flavonoid of *Ginkgo biloba*

ZHANG Chuan-li<sup>1,2</sup>, CHEN Peng<sup>2</sup>

(1. Jiangsu Food Safe Biochip Detection Technology Engineering Laboratory, Xuzhou Institute of Technology, Xuzhou, Jiangsu 221000;  
2. College of Horticulture and Plant Protection, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009)

**Abstract:** Flavonoid which is one of the most important secondary metabolites in planta plays important roles in the plant growth, development and defense. Moreover, flavonoid has many pharmaceutical properties for human being. The recent progresses of the classification of ginkgo flavonoid, flavonoid biosynthesis and ginkgo flavonoid biosynthesis genes were reviewed in this paper, in order to provide additional insights for further study.

**Key words:** *Ginkgo biloba*; flavonoid; biosynthesis; gene