

# 环境因子对黄酮代谢的影响及其分子机制

夏涛<sup>1</sup>, 文怀秀<sup>2</sup>, 张得芳<sup>3,4\*</sup>

- (1. 青海康普生物科技股份有限公司, 青海 西宁 810003;
2. 中国科学院西北高原生物研究所, 中国科学院藏药研究重点实验室, 青海 西宁 810008;
3. 青海大学农林科学研究院, 青海 西宁 810016;
4. 青海高原林木遗传育种实验室, 青海 西宁 810016)

**摘要:** 黄酮是植物体内一类重要的代谢物, 它们不仅对植物的生长、发育及适应性等方面有重要的调节作用, 而且含有很多活性成分具有良好的药用价值。本文综述了黄酮类物质在植物和药理方面的重要作用, 介绍了其代谢途径以及代谢中的重要基因和酶。同时本文还介绍了阳光、紫外辐射和水分等环境因子对黄酮代谢中的重要基因的调控, 并阐明环境因子对黄酮代谢产生影响的分子机制。

**关键词:** 黄酮; 环境因子; 代谢途径; 基因调控

中图分类号: Q946

文献标识码: A

文章编号: 1004-9967(2017)02-0040-05

## The Influence of Environmental Factors on Flavonoids Metabolism and Its Molecular Mechanism

XIA Tao<sup>1</sup>, WEN Huai-xiu<sup>2</sup>, ZHANG De-fang<sup>3,4</sup>

- (1. Qinghai General Health Biotechnology Co., LTD, Xining Qinghai 810003, China; 2. Key Laboratory of Tibetan Medicine Research, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining, Qinghai 810008, China; 3. Qinghai Academy of Agriculture and Forestry, Qinghai University; Xining Qinghai 810016, China; 4. Qinghai Plateau Forest Genetics and Breeding Laboratory, Xining Qinghai 810016, China)

**Abstract:** Flavonoids is a kind of important metabolites in plants, they have important role in regulating plant growth, development and adaptability, and contains many active ingredients with good medicinal value. In this paper flavonoids in plants is reviewed and the important role of pharmacological, introduces its important genes and enzymes in metabolic pathways and metabolism. At the same time this paper also introduces the sunlight, ultraviolet radiation and moisture content of flavonoids metabolism important environmental factors such as gene regulation, and clarify the environmental factors that affect the metabolism of flavonoids molecular mechanisms.

**Key words:** Flavonoids; Environmental factors; Metabolic pathways; Gene regulation

黄酮又称黄酮类化合物或类黄酮, 是广泛存在于自然界中的一大类化合物, 其结构是两个具有酚羟基的苯环通过中央的三碳原子相互连结而成, 其中常连接有酚羟基、甲氧基、甲基、异戊烯基等官能团<sup>[1-2]</sup>。根据其结构特点, 可将主要的天然黄酮类化合物分类: 黄酮类 (flavones)、黄酮醇 (flavonol)、二氢黄酮类 (flavonones)、异黄酮

(isoflavone)、黄烷酮 (flavanone) 和花色素 (anthocyanidins) 等 10 大类<sup>[3]</sup>。

黄酮类生物的合成过程已经研究的相对比较清楚, 其合成最先是起始于苯丙氨酸, 在苯丙氨酸解氨酶 (phenylalanine ammonia-lyase, PAL) 的催化下形成反式肉桂酸, 通过肉桂酸-4-羟化酶 (C4H) 的催化作用进一步形成香豆酸, 然后经

收稿日期: 2017-03-14

基金项目: 青海省自然科学基金青年项目 (2015-ZJ-926Q); 青海省重大科技专项 (2015-NK-A2)。

作者简介: 夏涛 (1976-), 博士。研究方向: 基因组学 植物抗逆调控。Email: defangstart2011@163.com

过 4-香豆酸辅酶 A 连接酶(4CL)的催化形成香豆酰辅酶 A (Coumaroyl - CoA)。乙酰辅酶 A 在乙酰辅酶 A 羧化酶 (AAC)的催化下形成丙二酰辅酶 A (malonyl CoA)。香豆酰辅酶 A 和丙二酰辅酶 A 在查尔酮合成酶 (chalcone synthase, CHS) 的作用下形成查尔酮 (chalcone), 再由查尔酮异构酶 (chalcone isomerase, CHI) 催化查尔酮形成柚皮素查尔酮, 之后柚皮素查尔酮作为主要的代谢产物进入其他黄酮类的合成途径, 经过一系列的酶催化后形成各种黄酮类化合物<sup>[4-5]</sup>。

### 1 黄酮类物质的作用

存在于植物体内的黄酮是一类重要的次生代谢产物。它们在植物的生长、发育和对环境的适应性方面起着至关重要的作用。植物叶片和花以及果实呈现出的红色、蓝色和紫色等都与其体内黄酮类物质的积累和浓度有重要的关系<sup>[6]</sup>。同时, 植物的花或者叶片等植物所释放的各种香味、花粉和种子的散播, 植物对各种极端环境的适应能力, 对于病虫害和病原菌等侵害的防御和抵抗也与植物体内黄酮类物质有关<sup>[7]</sup>。

黄酮是一种很强的抗氧化剂, 能够通过清除人体内的氧自由基, 阻止其对细胞和机体的伤害, 进而防止细胞和机体的退化和衰老, 增强人体免疫力, 所以在一定程度上有阻止癌症发生作用<sup>[8]</sup>。黄酮类物质也具有改善血液循环的作用, 它通过降低血液中的胆固醇含量, 有效地降低心脑血管疾病的发病率, 从而改善心脑血管疾病的症状<sup>[9-10]</sup>。基于植物体内丰富的黄酮含量和黄酮的抗氧化性, 很多富含黄酮的植物被开发用作抗肿瘤、抗心血管病变和抗诱变的有效药物<sup>[11-13]</sup>。研究发现, 黄酮类物质通过激发 ROS (reactive oxygen species) 反应引起细胞凋亡而抑制肿瘤<sup>[14-15]</sup>。由于叶子中含有较高含量的山奈素、槲皮素等黄酮类 (flavonoids) 化合物, 银杏叶被指具有抗炎、抗环腺苷酸乙酯酶活性、抗组胺活性等多种效用, 在治疗心脑血管疾病、神经系统疾病等方面有显著疗效<sup>[16]</sup>。毛地黄中的毛地黄黄酮具有杀菌、消炎、收敛功能, 此外它还具有维生素 P (Vitamin P) 的药理功能, 因而其天然品已应用于临床治疗止咳、祛痰、消炎药物, 同时也作为防腐剂和抗氧化剂而开发<sup>[17]</sup>。芹菜中富含的芹菜素也是一种黄酮类物质, 和其他黄酮类物质一样也具有抗肿瘤、抗炎、抗氧化等多种生物活性, 同时也具有镇静安神作用, 除此之外其低毒、无诱变性的特点, 可适用于应用于人体的药物, 因而有望被用于开发成较安全的治疗肿瘤的新药物<sup>[18-19]</sup>。绿茶具有的保健作用以及其在

降低癌症、心脏病, 心血管疾病和其他疾病的发生几率方面的作用也是基于其内含有的丰富的黄酮类物质<sup>[20]</sup>。葡萄中所含有的黄酮类物质是人们日常摄入黄酮类物质的重要来源, 是保持葡萄和葡萄酒口味的重要物质也是葡萄酒在防止心血管疾病方面起作用的重要活性物质<sup>[21]</sup>。

另外, 还有很多药用的有效物质均是黄酮类物质, 例如甘草中的甘草素、橙皮中的橙皮苷均属于二氢黄酮类<sup>[22]</sup>; 金银花中的木犀草素属于黄酮类<sup>[23]</sup>; 葛根中的葛根素、大豆苷及大豆素也为异黄酮<sup>[24]</sup>。

### 2 环境因子对黄酮合成的影响

环境因子在不同程度上对于黄酮类物质的代谢和积累产生着影响, 光照、温度、水分和紫外辐射等环境因子不但对黄酮的含量有影响, 同时也影响着最终生成和积累的黄酮的类型。而这些环境因子主要是通过影响黄酮类物质代谢途径中的关键基因和因子的表达, 从而影响黄酮的合成和代谢的影响。

黄酮类物质代谢途径中起作用的关键酶有苯丙氨酸解氨酶 (PAL), 肉桂酸羟化酶 (C4H), 查尔酮合成酶 (CHS), 查尔酮异构酶 (CHI), 二氢黄酮-3-羟化酶 (F3H), 异黄酮合成酶 (IFS), 黄酮醇合成酶 (FLS), 黄酮合成酶 (FNS), 二氢黄酮醇-4-还原酶 (DFR), 花青素合成酶 (ANS) 等, 环境因子正是通过调节这些基因的表达从而实现了对黄酮的代谢途径的调控。PAL (phenylalanine ammonia lyase) 基因是黄酮类物质合成和途径中第一个酶, 在其合成途径中具有比较重要的作用, 因此对其研究开始的也较早也比较清楚。作为黄酮类化合物起始的酶, 其表达与否直接与植物黄酮类化合物含量多少有关<sup>[25]</sup>。CHS 是黄酮代谢途径中的另外一个重要酶, 也是第一个被证实的酶, 对其的研究也比较深入和透彻。它是易受到环境因子影响和调控的重要基因, 其表达影响着黄酮代谢的多个途径<sup>[26]</sup>。

#### 2.1 光照和紫外辐射对黄酮合成的影响

研究表明, 强光刺激能大大提高 CHS 的转录水平<sup>[27-28]</sup>, 同时, 光的波长强度, 紫外线和蓝光均能影响 CHS 基因的表达<sup>[29]</sup>。而遮阴处理后, 则会降低 CHS 和 PAL 基因的表达量, 这也说明光照对于 CHS 和 PAL 基因的表达是促进作用或者说正向的调节作用<sup>[30]</sup>。大麦中的研究也发现, 紫外线辐射能够降低 CHS 和 PAL 基因的表达量和活性<sup>[31]</sup>, 这说明紫外辐射就是通过调节 CHS 和 PAL 基因的表达量, 产生诱发植物体内黄酮的积累作用。

有研究表明 UV - B 辐射会诱发植物体内黄酮类物质含量的增高<sup>[6]</sup>,其主要的机理就是通过影响黄酮代谢途径中的关键基因的表达,受其影响的基因进一步调节黄酮代谢途径中的其他相关基因。研究证明,CHI 和 CHS 酶的积累和消失同时受到光照的调控和紫外辐射的诱导<sup>[32]</sup>。同时,UV - B 有提高苯丙氨酸裂解酶(PAL)、4 - 香豆醛 - CoA 连接酶、查耳酮黄酮异构酶和二氢类黄酮还原酶转录水平的作用,通过改变这些酶的表达水平进而催化类黄酮生物合成的效应<sup>[33]</sup>。Lillo 等总结了拟南芥幼苗中黄酮代谢相关基因的表达研究后发现,强光条件下 4CL、CHI、F3H、DFR、ANS、FLS1、AGT/FGT、AAT1 和 GST 的表达都显著增强<sup>[34]</sup>。强光能诱导 PAPI、PAP2 转录水平提高,从而促进黄酮合成和积累<sup>[35-36]</sup>。Cominelli 等研究也发现,强的光照能诱导拟南芥中 PAPI 和 PAP2 的表达<sup>[37]</sup>。这些基因表达量的提高,对于黄酮物质的积累会起到正向促进的作用。Koyama 等研究表明遮光处理能显著减少黄酮醇类化合物的浓度,去除太阳紫外线处理不影响原花青素的浓度与组成,而显著的降低了黄酮醇的浓度<sup>[38]</sup>。

光照条件黄酮代谢中重要基因转录水平的提高主要是依赖于转录因子对于光照的反应。在对拟南芥研究中发现,黄酮合成途径中的转录调控的因子 BHLH 和 R2R3 - MYB 的联合作用能直接决定黄酮类在不同组织的合成,而 R2R3 - MYB 和一个可能是 BZIP 的转录因子一起参与植物对光的应答<sup>[39]</sup>。也就是说,在植物体内的黄酮合成途径中,转录因子对光照的应答影响着光照条件下黄酮类物质的积累。

## 2.2 温度对黄酮积累的影响

黄酮类物质的积累在不同程度上受到环境因子的影响,甚至其中有些种类需要环境因子的诱导才能积累,例如槲黄素的积累就需要低温的刺激<sup>[40]</sup>。张刚等就发现低温时类黄酮代谢相关基因 PAL、C4H、4CL、CHS、F3H、F3'H 和 FLS 的基因表达被上调<sup>[41]</sup>。银杏叶中槲皮素、山奈酚、异鼠李素和总黄酮含量也存在低温处理比高温处理条件下较高的情况<sup>[42]</sup>。常丽等也发现低温 15℃ 下银杏叶片 PAL 和 C4H 的活性被提高,进而促进银杏叶片类黄酮的积累<sup>[43]</sup>。葡萄中花青素的积累也存在低温条件下积累较多的情况<sup>[44]</sup>。

## 2.3 水分对黄酮积累的影响

环境因子除了通过对这些主要基因调控对黄酮代谢产生影响以外,还可以通过调控植物体内转录因子从而影响黄酮类物质的代谢和积累。

MYB 转录因子在植物次生代谢中,特别是黄酮类化合物代谢中起着重要的作用<sup>[45]</sup>。通过对短期干旱胁迫后的黄芩黄酮类化合物研究发现短期干旱胁迫有利于黄芩黄酮类化合物的合成和积累以及代谢相关酶 PAL、C4H 等酶活性的提高<sup>[46]</sup>。

Cominelli 等发现 AtMYB60 能特异地在保卫细胞内表达,在干旱时其表达量受到抑制,也就是 AtMYB60 因子是植物对于水分因子作出应答的调控因子,此研究在基因层面上解释了植物抗旱的机制<sup>[47]</sup>。烟草中的研究也发现淹涝胁迫条件能诱导 NtbHLH 基因的表达<sup>[48]</sup>。

## 2.4 其它环境因子的作用

在受到温度、光照、水分和紫外等环境因子的同时,黄酮合成和积累途径中的关键酶还不同程度地受到土壤中营养元素状况的影响,例如氮、磷等肥料的缺乏也会影响这些基因的表达<sup>[45]</sup>。施加糖分或者激素等都能影响黄酮合成途径中有些基因的表达<sup>[49]</sup>,从而影响黄酮类物质的合成和积累。Ibrahim 等的研究就发现表明,随着施氮量的增加,卡琪花蒂玛(Labisia pumila Blume (Kacip Fatimah)) 中总黄酮和花青素的含量成逐渐降低的趋势<sup>[50]</sup>。病原菌的侵入和刺激也会对黄酮合成途径中基因的表达起到调控作用<sup>[51]</sup>。

环境因子对次生代谢物质的合成和积累的影响往往不是单因子控制,大部分情况下是受到多种环境因素共同影响,或者是几个环境因子共同作用。黄酮类物质的合成和积累在受到环境因子影响和控制的时候,也存在多个环境因子共同作用的情况。例如对大豆(Phaseolus vulgaris L.) 的研究表明,CHI 就是单基因控制,但是受多种环境因素影响<sup>[52]</sup>。

植物次生代谢产物中,黄酮类代谢途径的研究相对比较深入。随着分子生物学方法的产生和应用,加上近几年的高通量测序技术的发展,通过转录组学、基因组学、代谢组学、蛋白质组学和 RNA 干涉技术等新技术的研究,黄酮类代谢途径中相关基因及其调控的研究也被迅速推动。但是,黄酮类物质代谢途径中仍然有很多问题尚未得到解决,有关基因的修饰、合成途径中各种转录因子的功能及其相互作用机制,外界环境因子对黄酮合成的影响等等问题还需要进一步的研究。随着新技术的不断出现和应用,植物代谢途径中这些尚未解决的问题有望得到更进一步的研究结果。

## 参考文献:

- (1) Harborne J B, Williams C A. Advances in flavonoid research since 1992 (J). *Phytochemistry*, 2000, 55 (55): 481 – 504.
- (2) Marais J P J, Deavours B, Dixon R A, et al. The stereochemistry of flavonoids (M). New York: The science of flavonoids. Springer, 2006: 1 – 46.
- (3) Rice – Evans C. Flavonoids and isoflavones: absorption, metabolism, and bioactivity (J). *Free Radical Biology and Medicine*, 2004, 36 (7): 827 – 828.
- (4) Koes R, Verweij W, Quattrocchio F. Flavonoids: a colorful model for the regulation and evolution of biochemical pathways (J). *Trends in plant science*, 2005, 10 (5): 236 – 242.
- (5) Walle T. Absorption and metabolism of flavonoids (J). *Free Radical Biology and Medicine*, 2004, 36 (7): 829 – 837.
- (6) Winkel – Shirley B. Flavonoid biosynthesis. A colorful model for genetics, biochemistry, cell biology, and biotechnology (J). *Plant physiology*, 2001, 126 (2): 485 – 493.
- (7) Hichri I, Barrieu F, Bogs J, et al. Recent advances in the transcriptional regulation of the flavonoid biosynthetic pathway (J). *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62 (8): 2465 – 83.
- (8) Romagnolo D F, Selmin O I. Flavonoids and cancer prevention: a review of the evidence (J). *Journal of nutrition in gerontology and geriatrics*, 2012, 31 (3): 206 – 238.
- (9) Knekt P, Jarvinen R, Reunanen A, et al. Flavonoid intake and coronary mortality in Finland: a cohort study (J). *BMJ*, 1996, 312 (7029): 478 – 481.
- (10) Youdim K A, Qaiser M Z, Begley D J, et al. Flavonoid permeability across an in situ model of the blood – brain barrier (J). *Free Radical Biology and Medicine*, 2004, 36 (5): 592 – 604.
- (11) Thomasset S, Teller N, Cai H, et al. Do anthocyanins and anthocyanidins, cancer chemopreventive pigments in the diet, merit development as potential drugs (J). *Cancer chemotherapy and pharmacology*, 2009, 64 (1): 201 – 211.
- (12) Matsunaga N, Tsuruma K, Shimazawa M, et al. Inhibitory actions of bilberry anthocyanidins on angiogenesis (J). *Phytotherapy research*, 2010, 24 (S1): S42 – S47.
- (13) Yoshimoto M, Okuno S, Yamaguchi M, et al. Antimutagenicity of deacylated anthocyanins in purple – fleshed sweet potato (J). *Bioscience, biotechnology, and biochemistry*, 2001, 65 (7): 1652 – 1655.
- (14) Chen Y C, Shen S C, Chow J M, et al. Flavone inhibition of tumor growth via apoptosis in vitro and in vivo (J). *International journal of oncology*, 2004, 25 (3): 661 – 670.
- (15) Way T D, Kao M C, Lin J K. Apigenin induces apoptosis through proteasomal degradation of HER2/neu in HER2/neu – overexpressing breast cancer cells via the phosphatidylinositol 3 – kinase/Akt – dependent pathway (J). *Journal of biological chemistry*, 2004, 279 (6): 4479 – 4489.
- (16) Hasler A, Sticher O, Meier B. Identification and determination of the flavonoids from Ginkgo biloba by high – performance liquid chromatography (J). *Journal of Chromatography A*, 1992, 605 (1): 41 – 48.
- (17) 张伟敏, 张盛林, 钟耕. 木犀草素的研究概况 (The study survey of luteolin) (J). *中国食品添加剂 (China Food Additives)*, 2005, (2): 11 – 16.
- (18) 苑林宏, 吴坤. 芹菜素抗肿瘤作用的研究进展 (Research progress of effects on anti – tumor for apigenin) (J). *中国公共卫生 (Chin Public Health)*, 2004, 20 (2): 241 – 242.
- (19) 刘婵, 陈翔. 芹菜素对中枢神经作用的研究进展 (Research progress of effects on central nervous system for apigenin) (J). *国外医学: 神经病学. 神经外科学分册 (Foreign Medical Sciences, Section on Neurology and Neurosurgery)*, 2005, 32 (3): 264 – 267.
- (20) Dreosti I E, Wargovich M J, Yang C S. Inhibition of carcinogenesis by tea: the evidence from experimental studies (J). *Critical Reviews in Food Science & Nutrition*, 1997, 37 (8): 761 – 770.
- (21) Bogs J, Downey MO, Harvey JS, Ashton AR, Tanner GJ, Robinson SP. Proanthocyanidin synthesis and expression of genes encoding leucanthocyanidin reductase in developing grape berries and grapevine leaves (J). *Plant Physiology*, 2005, 139: 652 – 663.
- (22) Ye H, Gong F, Shang M, et al. Study on effect of anti – senility of liquorice flavone (J). *Journal of Harbin University of Commerce (Sciences Edition)*, 2004, 1.
- (23) Liu Y, Han J, Wang Y, et al. Selective separation of flavones and sugars from honeysuckle by alcohol/salt aqueous two – phase system and optimization of extraction process (J). *Separation and Purification Technology*, 2013, 118: 776 – 783.
- (24) Guerra M C, Speroni E, Broccoli M, et al. Comparison between Chinese medical herb Puerarialobata crude extract and its main isoflavone puerarin: antioxidant properties and effects on rat liver CYP – catalysed drug metabolism (J). *Life Sciences*, 2000, 67 (24): 2997 – 3006.
- (25) Dick C A, Buenrostro J, Butler T, et al. Arctic mustard flower color polymorphism controlled by petal specific down regulation at the threshold of the anthocyanin biosynthetic pathway (J). *PLoS ONE*, 2011, 6 (4): e18230.
- (26) Gershenzon J. Changes in the levels of plant secondary metabolites under water and nutrient stress (M). *Phytochemical adaptations to stress*. Springer US, 1984: 273 – 320.
- (27) Misson J, Raghothama K G, Jain A, et al. A genome – wide transcriptional analysis using Arabidopsis thaliana Affymetrix gene chips determined plant responses to phosphate deprivation (J). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2005, 102 (102): 11934 – 11939.
- (28) Soltani BM, Ehling J, Hamberger B, et al. Multiple cis –

regulatory elements regulate distinct and complex patterns of developmental and wound - induced expression of Arabidopsis thaliana 4CL gene family members (J). *Planta*, 2006, 224(5):1226 - 1238.

(29) Wade H K, Bibikova T N, Valentine W J, et al. Interactions within a network of phytochrome, cryptochrome and UV - B phototransduction pathways regulate chalcone synthase gene expression in Arabidopsis leaf tissue (J). *The Plant Journal*, 2001, 25(6):675 - 685.

(30) Takeuchi A, Matsumoto S, Hayatsu M. Effects of shading treatment on the expression of the genes for chalcone synthase and phenylalanine ammonia-lyase in tea plant (*Camellia sinensis*) (J). *Bulletin of the National Research Institute of Vegetables, Ornamental Plants and Tea. Series B. (Japan)*, 1995.

(31) Walter M H. The induction of phenylpropanoid biosynthetic enzymes by ultraviolet light or fungal elicitor in cultured parsley cells is overridden by a heat - shock treatment (J). *Planta*, 1989, 177(1):1 - 8.

(32) Van Tunen A J, Koes R E, Spelt C E, et al. Cloning of the two chalcone flavanone isomerase genes from *Petunia hybrida*: coordinate, light - regulated and differential expression of flavonoid genes. (J). *Embo Journal*, 1988, 7(5):1257 - 1263.

(33) Takeuchi Y, Kubo H, Kasahara H, et al. Adaptive alterations in the activities of scavengers of active oxygen in cucumber cotyledons irradiated with UV - B (J). *Journal of Plant Physiology*, 1996, 147(5):589 - 592.

(34) Lillo C, Lea U S, Ruoff P. Nutrient depletion as a key factor for manipulating gene expression and product formation in different branches of the flavonoid pathway (J). *Plant, cell & environment*, 2008, 31(5):587 - 601.

(35) Misson J, Raghothama K G, Jain A, et al. A genome - wide transcriptional analysis using Arabidopsis thaliana Affymetrix gene chips determined plant responses to phosphate deprivation (J). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(33):11934 - 11939.

(36) Vanderauwera S, Zimmermann P, Rombauts S, et al. Genome - wide analysis of hydrogen peroxide - regulated gene expression in Arabidopsis reveals a high light - induced transcriptional cluster involved in anthocyanin biosynthesis (J). *Plant Physiology*, 2005, 139(2):806 - 821.

(37) Cominelli E, Gusmaroli G, Allegra D, et al. Expression analysis of anthocyanin regulatory genes in response to different light qualities in Arabidopsis thaliana (J). *Journal of Plant Physiology*, 2008, 165(8):886 - 94.

(38) Koyama K., Ikeda H., Poudel P. R., and Goto - Yamamoto N. Light quality affects flavonoid biosynthesis in young berries of Cabernet Sauvignon grape (J). *Phytochemistry* 2012, 78:54 - 64.

(39) Hartmann U, Sagasser M, Mehrrens F R, et al. Differ-

ential combinatorial interactions of cis - acting elements recognized by R2R3 - MYB, BZIP, and BHLH factors control light - responsive and tissue - specific activation of phenylpropanoid biosynthesis genes. *Plant Mol Biol (J). Plant Molecular Biology*, 2005, 57(2):155 - 171.

(40) Lea U S, Slimestad R, Smedvig P, et al. Nitrogen deficiency enhances expression of specific MYB and bHLH transcription factors and accumulation of end products in the flavonoid pathway (J). *Planta*, 2007, 225(5):1245 - 1253.

(41) 张刚, 逢涛, 王莎莎, 等. 不同生长温度对烟草叶片黄酮类化合物含量及其代谢途径的调控 (J). *基因组学与应用生物学*, 2016, (12):3527 - 3537.

(42) 汪贵斌, 郭旭琴, 常丽, 曹福亮, 温度和土壤水分对银杏叶黄酮类化合物积累的影响 (J). *应用生态学报*, 2013, 24(11):3077 - 3083.

(43) 常丽. 温度和土壤水分对银杏叶类黄酮合成的影响 (D). 南京林业大学, 2013.

(44) Azuma A, Yakushiji H, Koshita Y, et al. Flavonoid biosynthesis - related genes in grape skin are differentially regulated by temperature and light conditions (J). *Planta*, 2012, 236(4):1067 - 80.

(45) Lea U S, Slimestad R, Smedvig P, et al. Nitrogen deficiency enhances expression of specific MYB and bHLH transcription factors and accumulation of end products in the flavonoid pathway. (J). *Planta*, 2007, 225(5):1245 - 53.

(46) 姜雪. 水因子对黄芩黄酮类代谢影响研究 (D). 吉林农业大学, 2013.

(47) Cominelli E, Galbiati M, Vavasseur A, et al. A guard cell specific MYB transcription factor regulates stomatal movements and plant drought tolerance (J). *Curr Biol*, 2005, 15(13):1196 - 200.

(48) Ko D K, Lee M O, Hahn J S, et al. Submergence - inducible and circadian rhythmic basic helix - loop - helix protein gene in *Nicotiana glauca* (J). *Journal of plant physiology*, 2009, 166(10):1090 - 1100.

(49) Muir S R, Collins G J, Robinson S, et al. Overexpression of petunia chalcone isomerase in tomato results in fruit containing increased levels of flavonols (J). *Nature biotechnology*, 2001, 19(5):470 - 474.

(50) Ibrahim M. H., Jaafar H. Z., Rahmat A., and Rahman Z. A., 2012, Involvement of nitrogen on flavonoids, glutathione, anthocyanin, ascorbic acid and antioxidant activities of Malaysian medicinal plant *Labisia pumila* Blume (Kacip Fatimah) (J). *International Journal of Molecular Sciences*, 13(1):393 - 408.

(51) Mol J, Jenkins G, Schäfer E, et al. Signal perception, transduction, and gene expression involved in anthocyanin biosynthesis (J). *Critical Reviews in Plant Sciences*, 1996, 15(5 - 6):525 - 557.

(52) Mehdy M C, L C J. Chalcone isomerase cDNA cloning and mRNA induction by fungal elicitor, wounding and infection (J). *EMBO J*, 1987, 6(6):1527 - 33.