

Research Advance on the Effects of Light Environment on Anthocyanin Biosynthesis in Plants

Xiaoqin Pan, Shiwei Song*

South China Agricultural University, Guangzhou Guangdong
Email: 3215263951@qq.com, *swsong@scau.edu.cn

Received: Jan. 14th, 2019; accepted: Jan. 25th, 2019; published: Feb. 2nd, 2019

Abstract

Anthocyanin is one of the most important factors of determining plants color, giving plants varieties of color. Anthocyanin, as a strong free radical scavenger, can prevent cardiovascular and cerebrovascular diseases with power of antioxidant, anti-aging, anti-mutation, anti-cancer and other health functions. As one of the essential environmental conditions for plants growth, light plays an important role in anthocyanin biosynthesis. Therefore, it is of great significance to study the effect of light environment on anthocyanin biosynthesis. The effects of light environment on anthocyanin biosynthesis in plants from the aspects of light quality, light intensity and light duration were summarized in this paper, and the synergistic effects of light, sugar and hormone on the regulation of anthocyanin were discussed. Also the research prospect was put forward.

Keywords

Anthocyanin, Biosynthesis, Light Environment

光环境影响植物花青素生物合成研究进展

潘晓琴, 宋世威*

华南农业大学, 广东 广州
Email: 3215263951@qq.com, *swsong@scau.edu.cn

收稿日期: 2019年1月14日; 录用日期: 2019年1月25日; 发布日期: 2019年2月2日

摘要

花青素(Anthocyanin)是决定植物呈色的主要因素之一, 能使植物呈现多种多样的颜色。花青素作为一*通讯作者。

种强自由基清除剂, 可以预防心脑血管疾病, 且具有抗氧化、抗衰老、抗突变和抗癌等多种保健功能。光作为植物生长必不可少的环境条件之一, 对花青素合成有着重要的影响。因此研究光环境对植物花青素生物合成的影响具有重要意义。本文从光质、光照强度和光照时长等方面总结了光环境对植物花青素生物合成的影响, 阐述了光与糖、激素协同调控花青素合作的作用, 并提出了研究展望。

关键词

花青素, 生物合成, 光环境

Copyright © 2019 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

花青素是一类广泛存在于多种高等植物液泡中的水溶性天然色素, 其本身因能够吸收 500 nm 左右的光而呈现特定颜色[1], 同时也可以使植物呈现出多种不同颜色[2]。在医药保健方面, 花青素作为一种强自由基清除剂, 可以预防心脑血管方面的疾病, 且具有抗氧化、抗衰老、抗突变和抗癌等多种保健功能[3] [4] [5] [6]。

目前研究者们对花青素的生物合成机制已有了较为清晰的研究, 并有多篇综述性研究报道[7] [8]。花青素的合成途径可分为三个阶段, 其中苯丙氨酸为花青素的合成前体, 第一阶段是由苯丙氨酸到 4-香豆酰辅酶 A 的过程, 这一阶段是在香豆酸 CoA 连接酶(4-coumarate: CoA ligase, 4CL)、苯丙氨酸裂解酶(Phenylalanin ammonialyase, PAL)、肉桂酸羟化酶(Cinnamate 4-hydroxylase, C4H)的作用下生成的; 第二阶段是香豆酰 CoA 及 3 个丙二酰辅酶 A 在查尔酮合成酶(Chalcone synthase, CHS)、查尔酮异构酶(Chalcone isomerase, CHI)、类黄酮 3'-羟化酶(Flavonoid 3'-hydroxylase, F3' H)和黄烷酮 3-羟化酶(Flavanone 3-hydroxylase, F3H)的作用下合成二氢黄酮醇的过程; 第三阶段则是在二氢黄酮醇-4-还酶(Dihydroflavonol-4-reductase, DFR)、花青素合成酶(Anthocyanidin synthase, ANS)、无色花青素双加氧酶(Leucoanthocyanidin oxygenase, LDOX)、无色花色素加双氧酶(Methyltransferase, MT)、甲基转移酶(Glucosyltransferase, GT)和葡糖基转移酶(Acyltransferase, AT)的催化下生成各种花青素的过程。花青素合成的分子调控目前分为三大类转录因子, 分别为 MYB 转录因子、bHLH 转录因子及 WD40 转录因子。这三类转录因子之间会相互作用形成复合体, 然后通过调控的花青素结构基因的表达来调控花青素的积累量[9] [10]。

植物花青素的生物合成会受到许多外部环境因素的影响。光、激素[11]、糖[12]及温度[13]等因素都会促进或抑制花青素的合成。其中光被认为是影响植物花青素生物合成的最主要因素。

光是植物光合作用的必须因素, 也是影响光敏型植物花青素合成的重要调节因素[14]。光可以通过调节植物花青素合成的调控基因来影响植物花青素的合成[15], 也会通过影响植物花青素合成的结构基因来调控花青素的生物合成[16]。光敏型植物花青素的积累对光具有依赖性, 缺乏光照会导致花青素的合成能力降低甚至无法合成[17], 而非光敏型植物的花青素生物合成受光的影响不显著[18]。

2. 光质对植物花青素合成的影响

不同光质的光会通过影响植物花青素合成相关基因的表达来调控花青素的积累, 即不同光质会引起不同途径的花青素合成[19] [20], 表 1 列出了不同光质对植物花青素合成相关基因表达的影响。光质对植物花青素合成的影响因植物种类不同而异, 对同一植物的不同品种影响也不同[21] [22]。

Table 1. Effects of light quality on the expression of genes involved in the anthocyanin synthesis**表 1.** 光质对花青素合成相关基因表达的影响

光质 Light quality	物种 Species	结构基因 Structural genes	转录基因 Regulator genes	参考文献 References
UV-A	芜菁 <i>Brassica rapa</i> (L.)	CHS (+)		周波[23]
UV-B	芽苗菜 <i>Vigna radiata</i> (L.) R. Wilczak	CHI (+), CHS (+), F3H (+), DFR (+), ANS (+)		鲁燕舞[19]
UV-A	青甘蓝 <i>Brassica oleracea</i> (L.)	F3'H (+), LDOX (+), PAL (+), DFR (+)	BoMYB2 (+), BoTT2 (+),	齐艳等[24]
	紫甘蓝 <i>Brassica oleracea</i> (L.)	F3'H (+), LDOX (+), GST (+)	BoTT2 (+),	
UV-B	青甘蓝 <i>Brassica oleracea</i> (L.)	DFR (+), GST (+), LDOX (+)	BoMYB1 (+), BoMYB3 (+), BoMYB4 (-), BoMYB12 (-)	
	紫甘蓝 <i>Brassica oleracea</i> (L.)	DFR (+), GST (+), LDOX (+), PAL (+), CHI (+), F3'H (+), GST (+)	BoMYB2 (+), BoMYB12 (+)	
蓝光	菊花 <i>Dendranthema morifolium</i> (Ramat.) Tzvel	CHS1 (+), CHS2 (+), F3'H (+), ANS (+), 3GT (+), 3MT (+)		李梦灵[25]
红光	菊花 <i>Dendranthema morifolium</i> (Ramat.) Tzvel	CHS2 (-), F3'H (-)	MYB4 (-)	
红光	紫甘薯叶 <i>Ipomoea batatas</i> (L.) Lam	DFR (+), F3H (+)		李国良等[26]
UV-A	芜菁 <i>Brassica rapa</i> (L.)	CHS (+), F3H (+), DFR (+)		王宇[20]
蓝光+ UV-B 复合光	芜菁 <i>Brassica rapa</i> (L.)	BrCHS1 (+), BrCHS4 (+), BrCHS5 (+)	MYB4 (+), MYB12 (+), MYB111 (+)	
蓝光	红梨 <i>Pyrus</i> spp.	PpCHS (+), PpPAL (+), PpCHI (+), PpF3H (+)	PpMYB10 (+),	Tao 等[27]

2.1. 可见光

于多数光敏型植物而言, 红光抑制花青素的合成, 蓝光促进花青素合成, 当两者以一定比例组合照射时, 可较大程度提高植物花青素的含量[28] [29], 两者的最佳比例因品种而异。

多数研究表明红光不利于植物花青素的生物合成, 会影响植物的着色。如增加光源中红光的比例, 樱桃番茄果实着色较差[30]; 单一红光照射下, 水培生菜的花青素含量最低[31]。在紫叶甘薯中, 红光会通过影响花青素合成途径的下游关键结构基因的表达来抑制花青素的形成[26]。但是也有研究发现红光可以促进花青素的形成[21] [32], 说明光质对花青素的生物合成的影响是因植物种类而异的。

大部分研究都表明, 蓝光对植物花青素合成的影响起促进作用, 有利于植物组织中花色苷的酰化, 提高花色苷的稳定性[33]。如在温室条件下, 对红叶白菜进行蓝光补光处理可以增加其花青素含量[34]; 用蓝光处理茶树能促进茶叶花青素的积累[35]; 较白光而言, 蓝光处理条件下的马铃薯花青素含量较多[36]。

此外, 研究表明橙光、绿光会抑制葡萄果实花青素积累, 而黄光促进了花青素的积累[37]。但也有研究发现黄光会抑制红栎叶片花青素的合成[38]。这可能与植物的类型或花青素的合成部位有关。

2.2. UV 辐射

紫外光(UV)很多时候对植物而言是作为一种环境胁迫而存在的, 会对植物造成损伤。但对光敏型植物而言, UV 辐射水平对黄酮类、花青素的积累起着主导作用[39], UV 辐射可作为光信号分子来刺激植物花青素的生物合成。紫甘蓝和青甘蓝在经过 UV-A 和 UV-B 处理后, 花青素含量显著增高, 并且使用

UV-B 处理要比使用 UV-A 处理更有效[24]。UV-B 会通过光感受器激活花青素合成途径, 最终促进花青素的积累[40]。UV-A 照射处理也能通过上调植物花青素生物合成相关酶基因的表达量来促进萝卜芽中花青素的合成[41]。而 UV-C 能上调花青素的结构基因和转录因子的表达量, 增加其花青素的含量与种类[42]。

2.3. 远红光

远红光对植物花青素的生物合成也存在一定的影响。在植物感受光信号的光受体中, 光敏色素吸收红光与远红光, 而花青素的合成会受到红光与远红光比例的影响, 红光/远红光比例大于 1 时, 着色较好[43][44]。在樱桃萝卜上, 远红光会抑制其叶片的花青素合成[45]。在某些情况下, 远红光还能逆转或抵消红光和蓝光对植物花青素的促进作用, 如苹果中, 远红光会抵消掉红光对花青素积累的促进作用[32]。

3. 光照强度对植物花青素合成的影响

有学者认为, 植物花青素的积累依赖于光照强度, 而非花青素类黄酮的合成[46]。光强可以通过光感受器激活花青素合成途径, 最终促进花青素的积累[27]。花青素的高积累伴随着类囊体膜的非堆叠, 是一种光保护机制, 可防止活性氧的形成[47], 但这种光保护作用只有当植物消耗热能的能力超过了消除多余光能的需要时才会发挥作用[48]。光照强度对花青素合成的调控主要是还原糖、PAL、CHI、DFR 及净光合速率 P_n 的正向促进和叶绿素的抑制共同作用的结果[49]。在一定光照范围内, 随着光照强度的增大, 与花青素生物合成、转运和调控相关的基因表达上调, 花青素的积累量增加[50]。

3.1. 强光

强光很多时候作为一种胁迫, 会通过激发植物花青素的光保护作用来提高花青素含量[51][52]。但植物在单色光下生长会降低其对强光胁迫的应对能力, 因此单色光处理之后处于强光条件下, 植物花色素含量仍会减少[53]。研究认为强光可以通过促进花青素合成的结构基因或调控基因的表达活化花青素生物合成途径[54], 使花青素的积累量增多, 从而使植物的着色更明显。但是这种强光诱导的花青素积累会受到叶片发育程度的影响[55]。

3.2. 弱光

一般认为低光照强度会降低植物花青素的含量[56], 因为弱光条件下植物的生长会受到限制, 因此会通过下调花青素的含量来维持叶片的化生生理稳定性[57]。如遮荫会导致紫罗勒叶片变薄, 使其花青素含量显著降低($P < 0.01$) [55]。但是也有研究表明对苹果进行套袋处理能避免强光分解光敏色素, 从而使得苹果在去袋后缩短了花青素合成的光诱导期[32]。

4. 光照时长对植物花青素合成的影响

光照时长也会影响植物花青素的生物合成。实际生产中, 人们常通过延长或缩短植物的光照时间来调控植物的生长。长光周期能显著提高植物花青素、叶绿素、还原糖以及 ABA 的含量[49]。使用不同光质对植物进行生物补光可以促进植物的营养生长[58], 也可以促进植物花青素的生物合成[12]。用 UV-A 与 UV-B 对甘蓝处理 6 h 能使其花青素合成达到一个相对较高的含量[24]; 对芜菁地下根暗处理部分再进行光照处理时, CHS 基因的表达量会随着光照时间的延长逐渐提高, 花青素含量随之得到提高[59]。这表明适当延长植物的光照时长, 可以提高花青素的含量[60]。

5. 光与糖、激素协同调控植物花青素的合成

外源糖和激素调控植物花青素的合成积累主要依赖于光信号[61][62], 光照和糖互作可以通过影响某

些基因的表达进而影响转基因拟南芥花青素的代谢[63]。光与糖、激素协同调控植物花青素生物合成的示意图见图 1。有研究认为糖不仅可以作为碳源参与光诱导的花青素的合成, 也可能作为一种信号分子参与光诱导的 CHS 的表达[12]。也有研究认为植物组织中可溶性糖的增多能够促进植物花青素的生物合成[64][65], 但是这种糖类诱导的花青素的合成是依赖于光信号的, 也会受到激素的调控[66]。研究认为乙烯是通过抑制蔗糖运输蛋白的表达来抑制蔗糖诱导的花青素在光照条件下的合成积累[67], 而细胞分裂素对花青素的影响则是通过作用于光合电子链的下游, 激活正调控因子 PAP1、(E) GL3 和 TT8 的表达, 抑制负调控因子 MYBL2 的转录水平, 从而参与蔗糖诱导花青素生物合成[68]。

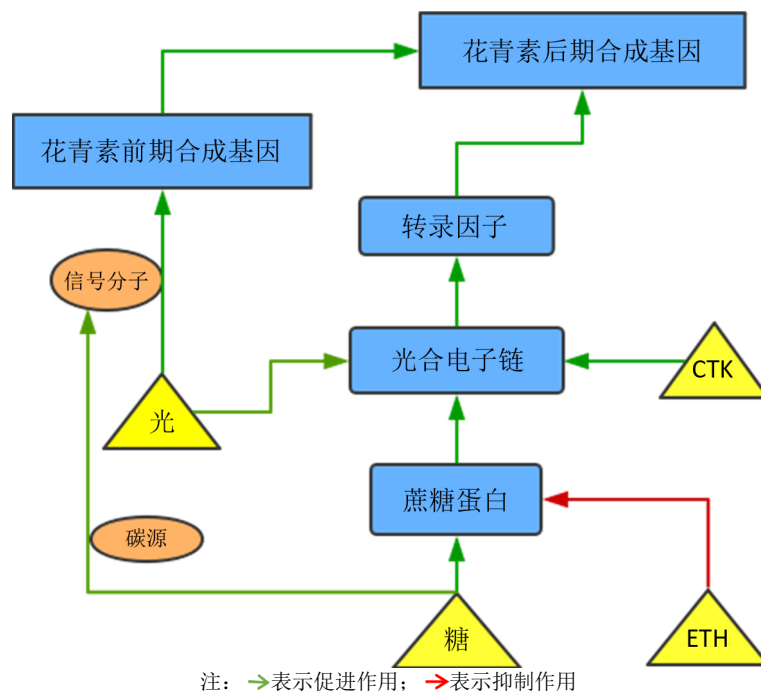


Figure 1. Schematic diagram of the synergistic regulation of anthocyanin biosynthesis by light, sugar and hormone

图 1. 光与糖、激素协同调控花青素生物合成示意图

6. 问题与展望

光作为一种调控植物生长的重要因子, 在植物生产上的实际应用非常广泛。除了调控植物的生物量和花期外, 光还可以用于调控植物花青素的生物合成, 特别是在环境因子可调控的设施栽培条件下。而花青素除了能调控植物的颜色外还具有重要的医药保健功能, 这使得开发富含植物花青素的食物有良好的市场前景与经济效益。但是目前通过光来调控植物花青素合成的研究还不充分, 其调控网络尚不完全清楚。

不同种类植物的花青素生物合成受光调控存在差异, 这就要求我们继续深入研究, 以揭示光质、光照强度和光照时长调控花青素合成的机制, 以及光照与糖、激素、温度、水分等因素的互作影响。

基金项目

广东省科技计划项目(2015A020209146); 广州市科技计划项目(201704020006)。

参考文献

- [1] Giusti, M.M. and Wrolstad, R.E. (2003) Acylated Anthocyanins from Edible Sources and Their Applications in Food

- Systems. *Biochemical Engineering Journal*, **14**, 217-225. [https://doi.org/10.1016/S1369-703X\(02\)00221-8](https://doi.org/10.1016/S1369-703X(02)00221-8)
- [2] Martin, C. and Gerats, T. (1993) Control of Pigments Biosynthesis Genes during Petal Development. *The Plant Cell*, **5**, 1253-1264. <https://doi.org/10.1105/tpc.5.10.1253>
- [3] 张娜, 赵鑫, 张妍, 等. 花青素类抗结肠癌研究进展[J]. 国际药学研究杂志, 2017, 44(7): 676-679.
- [4] 柯军. 原花青素体内外抗肝癌活性及其自由基机理研究[J]. 甘肃医药, 2015, 34(6): 420-423.
- [5] 杭园园, 李悦, 束彤, 等. 黑果枸杞花青素制备及其抗氧化活性研究[J]. 食品科技, 2018, 43(5): 237-242.
- [6] 陆彩鹏. 紫甘薯花青素抗衰老及抗酒精性肝损伤作用的研究[D]: [硕士学位论文]. 成都: 西南交通大学, 2014.
- [7] 李莹, 高振蕊, 张驰, 等. 花青素合成途径中分子调控机制的研究进展[J]. 生态学杂志, 2015, 34 (10): 2937-2942.
- [8] 高燕会, 黄春红, 朱玉球, 等. 植物花青素苷生物合成及调控的研究进展[J]. 中国生物工程杂志, 2012, 32(8): 94-99.
- [9] Xie, Y., Tan, H., Ma, Z., *et al.* (2016) DELLA Proteins Promote Anthocyanin Biosynthesis via Sequestering MYBL2 and JAZ Suppressors of the MYB/bHLH/WD40 Complex in *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Plant*, **9**, 711-721. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2016.01.014>
- [10] Nemie-Feyissa, D., Heidari, B., Blaise, M., *et al.* (2015) Analysis of Interactions between Heterologously Produced bHLH and MYB Proteins That Regulate Anthocyanin Biosynthesis: Quantitative Interaction Kinetics by Microscale Thermophoresis. *Phytochemistry*, **111**, 21-26. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2015.01.004>
- [11] 赵杰堂. 激素调控植物花青素合成分子机制的研究进展[J]. 分子植物育种, 2016, 14(7): 1884-1891.
- [12] 王曼, 王小菁. 蓝光和蔗糖对拟南芥花色苷积累和 CHS 基因表达的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 2004, 12(3): 252-256.
- [13] 柯焱, 高飞, 金韬, 等. 温度对植物花青素苷合成影响研究进展[J]. 中国农学通报, 2015, 31(19): 101-105.
- [14] Yan, Y. F., Zhou, B., He, W., *et al.* (2018) Expression Characterisation of Cyclophilin BrROC1 during Light Treatment and Abiotic Stresses Response in *Brassica rapa* subsp *rapa* 'Tsuda'. *Functional Plant Biology*, **45**, 1223-1232. <https://doi.org/10.1071/FP18029>
- [15] Xu, P.B., Zawora, C., Li, Y., *et al.* (2018) Transcriptome Sequencing Reveals Role of Light in Promoting Anthocyanin Accumulation of Strawberry Fruit. *Plant Growth Regulation*, **86**, 121-132. <https://doi.org/10.1007/s10725-018-0415-3>
- [16] 李亚丽, 胡宗利, 张彬, 等. 光对紫甘蓝花青素合成代谢影响及基因表达模式分析[J]. 植物研究, 2012, 32(4): 397-401.
- [17] 刘荣直. 光信号和 GAs 在低氮诱导的拟南芥花青素积累中的作用[D]: [硕士学位论文]. 兰州: 兰州大学, 2013.
- [18] 刘卫, 刘杨, 任丽, 等. 光照对非光敏型茄子花青素合成相关基因的影响[J]. 分子植物育种, 2017, 15(3): 848-857.
- [19] 鲁燕舞. 光质对萝卜芽苗菜物质代谢及营养品质影响的机理研究[D]: [硕士学位论文]. 南京: 南京农业大学, 2014.
- [20] 王宇. 短波长光质诱导津田芜菁花青素合成相关基因差异表达机制研究[D]: [博士学位论文]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2013.
- [21] Zhang, Y.T., Hu, W.J., Peng, X.R., *et al.* (2018) Characterization of Anthocyanin and Proanthocyanidin Biosynthesis in Two Strawberry Genotypes during Fruit Development in Response to Different Light Qualities. *Journal of Photochemistry and Photobiology B Biology*, **186**, 225-231. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2018.07.024>
- [22] 樊颖伦, 孙艳茹, 卞春松, 等. 不同光质对紫色马铃薯薯块花青素含量的影响[J]. 聊城大学学报(自然科学版), 2013, 26(4): 76-79.
- [23] 周波. UVA 特异诱导津田芜菁花青素合成基因表达调控的研究[D]: [博士学位论文]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2007.
- [24] 齐艳, 邢燕霞, 郑禾, 等. UV-A 和 UV-B 提高甘蓝幼苗花青素含量以及调控基因表达分析[J]. 中国农业大学学报, 2014, 19 (2): 86-94.
- [25] 李梦灵. 光质对菊花花青素苷合成与呈色的影响[C]//中国观赏园艺研究进展 2016. 中国园艺学会, 2016: 7.
- [26] 李国良, 刘中华, 许泳清, 等. 光温对叶菜型甘薯叶片花青素合成及相关酶基因表达的影响[J]. 核农学报, 2017, 31(1): 8-13.
- [27] Tao, R.Y., Bai, S.L., Ni, J.B., *et al.* (2018) The Blue Light Signal Transduction Pathway Is Involved in Anthocyanin Accumulation in "Red Zaosu" Pear. *Planta*, **248**, 37-48. <https://doi.org/10.1007/s00425-018-2877-y>
- [28] Gao, Y., Li, Q.M., Liu, B.B., *et al.* (2018) Effects of Light Quality Ratio on Photosynthetic Characteristics and Quality of Purple Lettuce. *The Journal of Applied Ecology*, **29**, 3649-3657.
- [29] 李亚华, 陈龙, 高荣广, 等. LED 光质对茄子果实品质及抗氧化能力的影响[J]. 应用生态学报, 2015, 26(9):

2728-2734.

- [30] 刘晓英, 常涛涛, 郭世荣, 等. 红蓝 LED 光全生育期照射对樱桃番茄果实品质的影响[J]. 中国蔬菜, 2010(22): 21-27.
- [31] 余意, 杨其长, 赵姣姣, 等. LED 光质对三种叶色生菜光谱吸收特性、生长及品质的影响[J]. 照明工程学报, 2013, 24(S1): 139-145.
- [32] 池方, 李树人, 田红星. 光照对套袋苹果花青素含量的影响[J]. 河南农业大学学报, 1997(2): 73-76.
- [33] 成果, 陈国品, 郭荣荣, 等. 补光处理对巨峰葡萄春果花色苷组分的影响[J]. 南方园艺, 2017, 28(5): 1-8.
- [34] Zheng, Y.J., Zhang, Y.T., Liu, H.C., *et al.* (2018) Supplemental Blue Light Increases Growth and Quality of Greenhouse Pak Choid Depending on Cultivar and Supplemental Light Intensity. *Journal of Integrative Agriculture*, **17**, 2245-2256. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(18\)62064-7](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(18)62064-7)
- [35] 张泽岑, 王能彬. 光质对茶树花青素含量的影响[J]. 四川农业大学学报, 2002(4): 337-339+382.
- [36] Xu, J.M., Yan, Z.M., Xu, Z.G., *et al.* (2018) Transcriptome Analysis and Physiological Responses of the Potato Plantlets *in Vitro* under Red, Blue, and White Light Conditions. *3 Biotech*, **8**, 394. <https://doi.org/10.1007/s13205-018-1410-0>
- [37] 雷鸣. 植物生长调节剂、糖、光质对红地球葡萄果实品质的影响[D]: [硕士学位论文]. 合肥市: 安徽农业大学, 2008.
- [38] 张超. 不同光质对美国红栎叶色表达的影响[J]. 山西林业科技, 2011, 40(3): 1-3 + 6.
- [39] Sytar, O., Zivcak, M., Bruckova, K., *et al.* (2018) Shift in Accumulation of Flavonoids and Phenolic Acids in Lettuce Attributable to Changes in Ultraviolet Radiation and Temperature. *Scientia Horticulturae*, **239**, 193-204. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.05.020>
- [40] Dar, J.A., Wani, A.A., Ahmed, M., *et al.* (2019) Peel Colour in Apple (*Malus x domestica* Borkh.): An Economic Quality Parameter in Fruit Market. *Scientia Horticulturae*, **244**, 50-60. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.09.029>
- [41] Zhang, X.Y., Su, N.N., Jia, L., *et al.* (2018) Transcriptome Analysis of Radish Sprouts Hypocotyls Reveals the Regulatory Role of Hydrogen-Rich Water in Anthocyanin Biosynthesis under UV-A. *BMC Plant Biology*, **18**, 227. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1449-4>
- [42] 袁利. UV-C 处理对紫甘蓝花青素合成的影响以及花青素酰基转移酶的克隆[D]: [硕士学位论文]. 北京: 中国农业科学院, 2018.
- [43] 陈静, 陈启林, 翁俊, 等. 不同红光/远红光比例(R/FR)的光照影响番茄幼苗叶片中花青素合成的研究[J]. 西北植物学报, 2004, 24(10): 1773-1778.
- [44] 肖长城. 红梨果皮花色苷组成特征及着色生理基础研究[D]: [硕士学位论文]. 南京: 南京农业大学, 2012.
- [45] 王发南. 光质对樱桃萝卜生长发育及营养品质的调控机制[D]: [硕士学位论文]. 杭州: 浙江大学, 2017.
- [46] Narbona, E., Jaca, J., del Valle, J.C., *et al.* (2018) Whole-Plant Reddening in *Silene germana* Is Due to Anthocyanin Accumulation in Response to Visible Light. *Plant Biology*, **20**, 968-977. <https://doi.org/10.1111/plb.12875>
- [47] Moustaka, J., Panteris, E., Adamakis, I.D.S., *et al.* (2018) High Anthocyanin Accumulation in Poinsettia Leaves Is Accompanied by Thylakoid Membrane Unstacking, Acting as a Photoprotective Mechanism, to Prevent ROS Formation. *Environmental and Experimental Botany*, **154**, 44-55. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.01.006>
- [48] Could, K.S., Jay-Allemand, C., Logan, B.A., *et al.* (2018) When Are Foliar Anthocyanins Useful to Plants? Re-Evaluation of the Photoprotection Hypothesis Using Arabidopsis Thaliana Mutants That Differ in Anthocyanin Accumulation. *Environmental and Experimental Botany*, **154**, 11-22. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.02.006>
- [49] 邱尚志. 光调控紫叶白桦叶片花青素合成和代谢机理[D]: [硕士学位论文]. 哈尔滨市: 东北林业大学, 2016.
- [50] Zhang, Y.Z., Xu, S.Z., Cheng, Y.W., *et al.* (2018) Transcriptome Profiling of Anthocyanin-Related Genes Reveals Effects of Light Intensity on Anthocyanin Biosynthesis in Red Leaf Lettuce. *PeerJ*, **6**, e4607. <https://doi.org/10.7717/peerj.4607>
- [51] Karageorgou, P. and Manetas, Y. (2006) The Importance of Being Red When Young: Anthocyanins and the Protection of Young Leaves of *Quercus coccifera* from Insect Herbivory and Excess Light. *Tree Physiology*, **26**, 613-621. <https://doi.org/10.1093/treephys/26.5.613>
- [52] Gould, K.S., Kuhn, D.N., Lee, D.W., *et al.* (1995) Why Leaves Are Sometimes Red. *Nature*, **378**, 241-242. <https://doi.org/10.1038/378241b0>
- [53] Bayat, L., Arab, M., Aliniaiefard, S., *et al.* (2018) Effects of Growth under Different Light Spectra on the Subsequent High Light Tolerance in Rose Plants. *Aobplants*, **10**, ply052. <https://doi.org/10.1093/aobpla/ply052>
- [54] Zhang, X.H., Zheng, X.T., Sun, B.Y., *et al.* (2017) Over-Expression of the CHS Gene Enhances Resistance of Arabi-

dopsis Leaves to High Light. *Environmental and Experimental Botany*, **15**, 33-43.

<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.12.011>

- [55] 李涛, 李运丽, 李志强, 等. 叶片发育影响紫罗勒花青素的强光诱导和激发能分配[J]. 植物生理学报, 2014, 50(5): 675-682.
- [56] 汪越, 易慧琳, 刘楠, 等. 光强和施肥对杜鹃红山茶成花品质的影响[J]. 生态科学, 2016, 35(6): 41-45.
- [57] 欧宇丹, 邵玲, 周澄, 等. 不同叶色型莴菜叶片光合生理特性对弱光胁迫及恢复的响应[J]. 植物生理学报, 2016, 52(10): 1527-1536.
- [58] 闫文凯. 日光温室人工补光对番茄光合作用及生长的影响[D]: [硕士学位论文]. 北京: 中国农业科学院, 2018.
- [59] 闫海芳. 光环境影响花青素合成途径中相关基因表达的机制[D]: [硕士学位论文]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2003.
- [60] 程雨龙, 郭鹏. 生物补光灯在树莓反季栽培过程中对其品质的影响[J]. 天津农业科学, 2016, 22(11): 111-114.
- [61] Das, P.K., Shin, D.H., Choi, S.B., *et al.* (2012) Sugar-Hormone Cross-Talk in Anthocyanin Biosynthesis. *Molecules and Cells*, **34**, 501-507. <https://doi.org/10.1007/s10059-012-0151-x>
- [62] Wade, H.K., Sohal, A.K. and Jenkins, G.I. (2003) Arabidopsis ICX1 Is a Negative Regulator of Several Pathways Regulating Flavonoid Biosynthesis Genes. *Plant Physiology*, **131**, 707-715. <https://doi.org/10.1104/pp.012377>
- [63] 王翔. 糖光互作对转 Rspcx1 基因拟南芥花青素代谢影响的初步研究[D]: [硕士学位论文]. 新乡市: 河南师范大学, 2012.
- [64] 楚爱香, 张要战, 田永芳. 几种秋色叶树种秋冬转色期叶色变化的生理特性[J]. 东北林业大学学报, 2012, 40(11): 40-43.
- [65] Murakami, P.F., Schaberg, P.G. and Shane, J.B. (2008) Stem Girdling Manipulates Leaf Sugar Concentrations and Anthocyanin Expression in Sugar Maple Trees during Autumn. *Tree Physiology*, **28**, 1467-1473. <https://doi.org/10.1093/treephys/28.10.1467>
- [66] He, F., Mu, L., Yan, G.L., *et al.* (2010) Biosynthesis of Anthocyanins and Their Regulation in Colored Grapes. *Molecules*, **15**, 9057-9091. <https://doi.org/10.3390/molecules15129057>
- [67] Jeong, S.W., Das, P.K., Jeoung, S.C., *et al.* (2010) Ethylene Suppression of Sugar-Induced Anthocyanin Pigmentation in Arabidopsis. *Plant Physiology*, **154**, 1514-1531. <https://doi.org/10.1104/pp.110.161869>
- [68] Jeong, S.W., Das, P.K., Jeoung, S.C., *et al.* (2012) Cytokinins Enhance Sugar-Induced Anthocyanin Biosynthesis in Arabidopsis. *Molecules and Cells*, **34**, 93-101. <https://doi.org/10.1007/s10059-012-0114-2>

知网检索的两种方式:

1. 打开知网页面 <http://kns.cnki.net/kns/brief/result.aspx?dbPrefix=WWJD>
下拉列表框选择: [ISSN], 输入期刊 ISSN: 2168-5665, 即可查询
2. 打开知网首页 <http://cnki.net/>
左侧“国际文献总库”进入, 输入文章标题, 即可查询

投稿请点击: <http://www.hanspub.org/Submission.aspx>

期刊邮箱: br@hanspub.org