

## UV-B辐射对花青素合成代谢的影响及分子机理

盛建军<sup>#</sup>, 李想<sup>#</sup>, 何永美, 祖艳群, 湛方栋, 李元<sup>\*</sup>

云南农业大学资源与环境学院, 云南省农业污染控制与生态修复工程实验室, 昆明650201

**摘要:** 黄酮类物质代谢在植物抵御和适应紫外线B (UV-B)辐射变化过程中扮演重要角色。花青素作为类黄酮的一种, 具有重要的药用价值和营养价值, UV-B辐射增强会诱导其合成。本文总结了近年来UV-B辐射诱导植物花青素合成的研究结果, 对UV-B辐射对花青素合成的苯丙氨酸代谢、类黄酮代谢和花青素代谢阶段的影响进行归纳, 发现UV-B辐射通过诱导植物结构基因和调节基因的表达调控花青素的合成。在UVR8受体接收UV-B信号后, 转录因子MYB、bHLH、WD40激活PAL、CHI、CHS、F3H、DFR、ANS、UFGT等结构基因的表达。UV-B诱导拟南芥、甘蓝、水稻、红砂、莴苣、茄子、葡萄等植物中结构基因和调节基因的表达上升, 促进花青素合成。通过研究UV-B辐射对植物花青素含量以及代谢途径的影响, 为花色素的研究和开发提供新思路。

**关键词:** UV-B辐射; 花青素; 合成代谢; 结构基因; 调节基因

紫外线作为一种自然界存在的生物光因子, 根据生物效应分为短波紫外辐射(UV-C, 220~280 nm)、中波紫外辐射(UV-B, 280~315 nm)和长波紫外辐射(UV-A, 315~400 nm) (徐佳妮等2015), UV-A对植物没有杀伤作用, 因其波长较长不会被大气层吸收, 太阳光中的UV-A辐射全部能到达地表; UV-C虽然对生命体有危害, 但其波长较短不会穿过大气层; UV-B对生物有一定的危害, 但是大部分的UV-B会被臭氧层吸收(陈慧泽和韩榕2015)。臭氧层衰减直接导致地表UV-B辐射增强。近年来, 得益于《蒙特利尔条约》的签订, 危害臭氧层的氟氯烷化合物被限制并停止使用, 臭氧层衰减问题得到缓解(Hossaini等2017), 但在部分地区地表UV-B辐射仍在加强(Ball等2018)。植物的生长发育、形态结构、生理代谢、膜系统和类黄酮含量等方面受到UV-B辐射的影响(何永美等2013a)。其中黄酮类物质含量的增加是植物通过生理生化活动抵御UV-B辐射侵害的一种防御策略(He等2018)。

花青素作为黄酮类物质的一种, 在营养器官中积累, 可以保护植物抵抗紫外线、病虫害以及食草动物进食等非生物和生物胁迫(Li等2018)。UV-B辐射诱导苯丙烷类合成基因的表达, 促使花青素含量增加(Ma等2016)。花青素是一种可食用的天然色素, 能控制植物的颜色(Bilek等2016), 安全无毒且有一定的营养价值和药理作用, 有巨大的应用潜力(耿艳艳等2017)。花青素的另一个显

著特征是具有抗氧化能力, 这使其成为一种天然强效的自由基清除剂, 具有抗氧化、抗突变、预防心脑血管疾病、保护肝脏和抑制肿瘤细胞发生等多种保健功能(Tapas等2010)。基于花青素研究的巨大潜力, UV-B辐射对植物花青素合成的调控作用将成为未来研究的主要方向, 但植物花青素合成与调控过程较为复杂, 因此有必要对诸多影响因素进行归纳总结。

### 1 花青素的合成途径

花青素的合成途径是植物类黄酮合成的一个重要支路, 分为三个阶段: 花青素基本骨架的形成、花青素前体的形成和修饰前体形成各种花色苷。在细胞内质网表面苯丙氨酸经酶促反应合成, 通过不同的甲基化、糖基化、羟基化和酰基化等修饰后形成了稳定的花青素苷(Zhao和Dixon 2010)。在转运蛋白或转运囊泡的作用下进入液泡中汇集(Gomez等2011; Hong等2012)。

第一阶段由苯丙氨酸至4-香豆酰CoA, 该步骤受苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia lyase, PAL)、肉桂酸羟化酶(cinnamate 4-hydroxylase, C4H)和4-香豆酰CoA连接酶(4-coumarate CoA ligase, 4CL)

收稿 2019-04-14 修订 2019-06-24

资助 国家自然科学基金(31760113、31460141和41565010)和云南省农田无公害生产创新团队(2017HC015)。

<sup>#</sup> 并列第一作者。

<sup>\*</sup> 通讯作者(liyuan@ynau.edu.cn)。

调控(Hong等2012);这是许多植物的次生代谢共有的路径,经过三次酶促反应。

第二阶段是植物黄酮代谢的关键反应阶段,黄烷醇和二氢黄酮醇由4-香豆酰CoA和丙二酰CoA到产生二氢黄酮醇,在查尔酮合酶(chalcone synthase, CHS)、查尔酮异构酶(chalcone isomerase, CHI)和黄烷酮-3-羟化酶(flavanone 3-hydroxylase, F3H)作用下,转化形成花青素和黄酮醇等黄酮类物质(Huang等2004; Yang等2004)。这一阶段形成的查尔酮提供了合成类黄酮的基本骨架。

第三阶段主要由二氢黄酮醇还原酶(dihydroflavonol 4-reductase, DFR)和花青素合成酶/无色花青素双加氧酶(anthocyanidin synthase/leucoanthocyanidin dioxygenase, ANS/LDOX)两个酶负责反应,先是DFR的作用下将无色的二氢黄酮醇转化形成无色花青素。在ANS的氧化脱水作用下形成显色,合成不稳定的花青素(Ferrer等2008)。

## 2 UV-B辐射对花青素合成的影响

UV-B辐射通过诱导植物体内花青素的积累,影响植物体内花青素的含量。用滤膜过滤光照中的UV组分会导致植物体内花青素的合成量显著降低83% (Koyama等2012), UV-B是花青素合成的重要条件之一。

对不同植物增加紫外照射,植物中花青素含量都会增加。紫外辐射可以增加黑莓(*Vaccinium corymbosum*)中花青素含量,在高辐射强度下花青素含量上升11% (Eichholz等2011);对红色卷心菜(*Brassica oleracea*)施加不同强度的紫外处理,在3 kJ·m<sup>-2</sup>的处理下显著增加总花青素含量(Wu等2017)。

在相同照射时间下,UV-B辐射对花青素积累的促进效果随着UV-B辐射强度的增加而增加。在10 μW·cm<sup>-2</sup> UV-B辐射强度下,报春花(*Primula malacoides*)叶片中花青素含量上升了21.2%;在20 μW·cm<sup>-2</sup> UV-B辐射强度下,花青素含量上升了42.3% (李元等2006)。用不同的辐射强度对胡枝子(*Lespedeza bicolor*)进行照射,在15 d后花青素的积累量同时达到了最大值(王龙飞2013)。

保持UV-B辐射强度相同,随着照射时间的增加,植物中花青素含量会增加,但是如果照射时间

过长,也会影响花青素的合成。用相同的UV-B强度对大豆(*Glycine max*)分别进行每天2 h和每天5 h的处理,长期处理后发现叶片花青素相对含量显著高于未经UV-B辐射处理的,高剂量和低剂量的UV-B辐射处理分别使叶片花青素含量上升127.5%和39.8% (张令碯等2016)。在苜蓿(*Medicago sativa*)中,辐射时间达到2 h时,花青素含量上升到了58.7%,随后开始降低,至3 h时相对于初始含量仅上升了14% (姜静2017)。相同的情况也出现在矮牵牛(*Petunia hybrida*)中。在UV-B辐射处理15 d时花瓣中花青素含量达到最大值,比未经UV-B辐射处理的花瓣多了32%;但是30 d后经过UV-B处理的花瓣中花青素含量相比较于15 d下降了20%,且与对照组无显著差异(张晋豫等2008)。

在植物生长的各阶段UV-B都会影响花青素的合成,当植物过成熟后依旧会受到UV-B辐射的影响。将成熟的黑胡萝卜(*Daucus carota*)榨成汁后,进行UV-B照射处理60 min,随着处理时间的增加,黑胡萝卜汁中的花青素含量波动增加,但是与未经紫外处理的黑萝卜汁中的花青素含量相比显著升高,在30 min时增加量达到最大值,增加了18% (Türkmen和Takci 2018)。

因此UV-B辐射剂量对植物体花青素合成存在阈值,达到阈值之前能够显著增加植物花青素含量,当辐射剂量达到这个阈值之后,花青素的含量将不会增加,甚至开始降低,这个阈值还需通过植物的耐受度来确定。

## 3 UV-B辐射对花青素合成代谢的分子调控

调控花青素合成的基因可分成两大类:结构基因(*PAL*、*CHI*、*CHS*、*F3H*、*DFR*和*ANS*等)和调节基因(*MYB*、*bHLH*和*WD40*)。结构基因直接编码花青素代谢途径中所需的酶,结构基因表达与否及其表达强度受调节基因编码的转录因子调控(Holton和Cornish 1995)。高等植物的UV-B受体(UV resistance locus 8, UVR8)可以感知到UV-B信号(Li等2012),在植物没有受到UV-B照射时,UVR8在细胞核与细胞质中以二聚体的形式存在,在接受到UV-B信号后,UVR8从细胞质中转移到细胞核中,与组成型光形态建成1 (constitutively photomor-

phogenic 1, COP1)蛋白发生作用, 开启UV-B信号通道, 引起下游应答和转录调节(Favory等2009; Rizzini等2011)。UVR8与花青素苷的合成有关(Brown等2009; Wu等2016), UV-B诱导类黄酮类化合物的合成受到UVR8与组蛋白相互作用后的正向调节(Cloix等2012)。用UV-B处理拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) UVR8突变体, *CHS*基因表达受到抑制(Brown等2005), 直接表明UVR8与花青素合成基因是相关的。在樱桃(*Prunus avium*)的成熟过程中, 红色品种的UVR8表达量持续上升, 黄色品种的UVR8表达量则先增加后下降, 这表明了UVR8在樱桃着色过程中有重要作用(杨涛等2017)。植物通过UVR8感受到UV-B信号后, 引起了MYB、bHLH和WD40三种转录因子响应, 转录因子通过与结构基因启动子结合, 激活花青素合成途径中的各基因, 最终促进花青素的合成。

### 3.1 结构基因

苯丙氨酸经过苯丙氨酸阶段形成花青素的基本骨架, 再经过类黄酮代谢阶段形成花青素的前

体, 最后在花青素代谢阶段修饰形成各种花青苷(图1)。这三个阶段的结构基因受到UV-B辐射调控(表1)。

#### 3.1.1 UV-B辐射对苯丙氨酸代谢阶段的调控

PAL是连接初级代谢和催化苯丙烷类代谢、苯丙烷类代谢第一步反应的酶。PAL的表达与果实发育进程相关。大量研究表明, UV-B诱导下, 在水稻(*Oryza sativa*) (何永美等2013b)、蓝莓(*Vaccinium spp.*) (杨乐等2015)、大豆(陈旭等2016)、葡萄(*Vitis vinifera*) (李昌亨等2014)等植物中PAL活性上升, 当UV-B强度过高或者照射时间过长的情况下, 超过了植物的耐受范围, PAL活性也会受到抑制。

#### 3.1.2 UV-B辐射对类黄酮代谢阶段的调控

CHS是类黄酮代谢阶段的关键酶, UV-B辐射可以诱导CHS的表达。用UV-B照射莴苣(*Lactuca sativa*)叶片, 叶片中CHS的表达会升高, 花青素的合成量也会增加(Park等2007)。强光中金鱼草(*Antirrhinum majus*)的CHS活性是黑暗中的10~20倍,

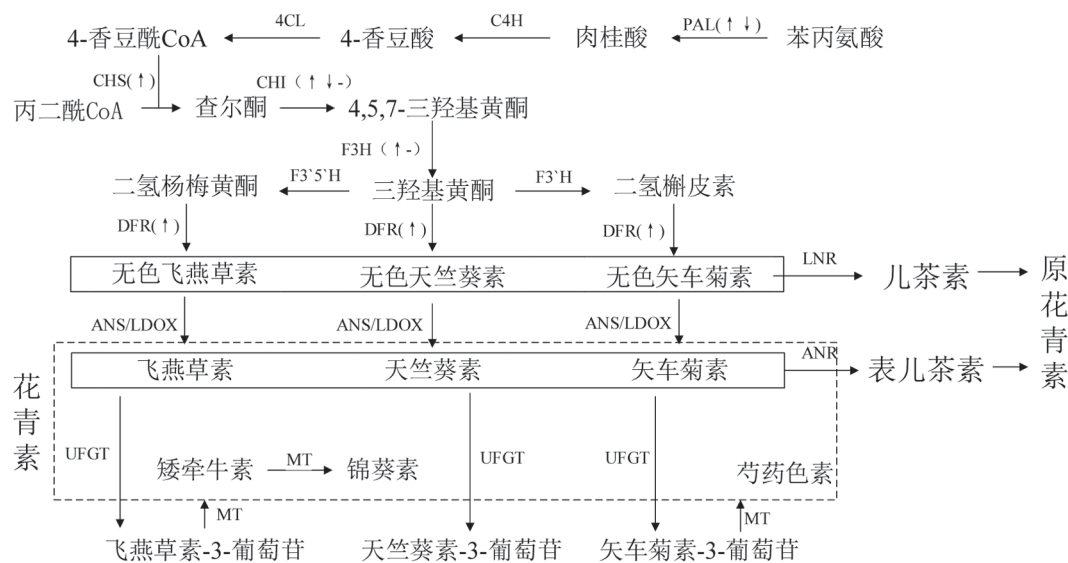


图1 UV-B对花青素生物合成的影响

Fig.1 Effects of UV-B radiation on anthocyanin synthesis and metabolism

PAL: 苯丙氨酸解氨酶; C4H: 肉桂酸羟化酶; 4CL: 4-香豆酰CoA连接酶; CHI: 查尔酮异构酶; CHS: 查尔酮合酶; DFR: 二氢黄酮醇还原酶; F3H: 黄酮-3-羟化酶; F3'H: 类黄酮-3'-羟化酶(flavonoid-3'-hydroxylase); F3'5'H: 类黄酮-3'5'-羟化酶(flavonoid-3',5'-hydroxylase); LAR: 无色花青素还原酶; ANS: 花青素合成酶; LDOX: 无色花青素双加氧酶; ANR: 花青素还原酶; UFGT: 尿苷二磷酸葡萄糖-类黄酮葡萄糖基转移酶(UDP-glucose: flavonoid-O-glucosyltransferase); MT: 转甲基酶(methyltransferase); ↑: UV-B增强酶活性上调; ↓: UV-B增强酶活性下调; -: UV-B增强酶活性没有显著变化。



表1 UV-B对不同植物花青素苷合成相关基因表达模式的影响

Table 1 Effects of UV-B on expression patterns of anthocyanin synthesis related genes in different plants

光质	物种或组织	受调控的基因	辐射强度/ $\mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$	表达模式	参考文献
UV-A UV-B	拟南芥( <i>Arabidopsis thaliana</i> )	<i>CHS</i>	12	↑	Christie和 Jenkins 1996
UV-B	矮牵牛( <i>Petunia hybrida</i> )	<i>CHS-A, CHS-B, CHS-G, CHS-J</i>	12	↑	Koes等1989
UV-B	莴苣( <i>Lactuca sativa</i> )叶片	<i>CHS, F3H, DFR</i>	550	↑	Park等2007
UV	茄( <i>Solanum melongena</i> )	<i>CHS, DFR</i>	20	↑	Toguri等1993
UV-B	水稻( <i>Oryza sativa</i> )	<i>PAL</i>	20	↑	何永美等2013b
UV-B	紫甘蓝( <i>Brassica oleracea</i> )	<i>DFR, PAL, CHI, F3H</i>	500	↑	齐艳等2014
UV-B	青甘蓝( <i>Brassica napobrassica</i> )	<i>DFR, CHS (CHI, F3H)</i>	500	↑(-)	齐艳等2014
UV-B	蓝莓( <i>Vaccinium</i> spp.)	<i>PAL, CHI (DFR, UFGT)</i>	460	↓(↑)	杨乐等2015
UV-B	大豆( <i>Glycine max</i> )	<i>PAL, CHS</i>	15	↑	陈旭等2016
UV-B	葡萄( <i>Vitis vinifera</i> )	<i>PAL</i>	100	↑	李昌亨等2014
UV-B	红砂( <i>Reaumuria soongrica</i> )	<i>F3H, DFR</i>	300	↑	刘美玲等2014

↑: 上调; ↓: 下调; -: 没有显著变化。

如果除去强光中的紫外光会导致CHS活性降低(Lipphardt等1988)。作为黄酮类物质合成的关键酶, CHS一旦缺失所有的黄酮类化合物都不能合成, 在花青素的合成途径中起着至关重要的作用。植物不同器官中, UV-B辐射对CHS活性的影响也不同, 豌豆(*Pisum sativum*)中存在8个CHS基因, 仅在根中表达的*PsCHS6*和*PsCHS7*不受UV-B影响, 余下的6个基因都可以在UV-B的诱导下表达(蒋明和曹家树2007), UV-B辐射可以诱导CHS活性的上升。

CHS表达的信号传递途径已经有了科学的猜想, 在CHS的启动子中的序列元件可以感受光的刺激来调节CHS的表达(赵学荣等2017), 当细胞的光感受器接受到了光信号后, 会产生离子流变化或者形成第二信使, 刺激 $\text{Ca}^{2+}$ 从钙库进入细胞质中, 引起细胞内 $\text{Ca}^{2+}$ 浓度上升, 钙调素作为 $\text{Ca}^{2+}$ 的受体, 表达就会上升, 而CHS编码基因受到了钙调素和 $\text{Ca}^{2+}$ 的调节, 最终促进黄酮类化合物含量的上升, UV-B辐射可以使得细胞的 $\text{Ca}^{2+}$ 水平增高, 同时活化CHS的启动子的表达(Frohnmeier等2010)。

CHI也是类黄酮代谢阶段的一个关键酶, 研究表明用RNAi技术抑制烟草(*Nicotiana tabacum*)中CHI基因表达后, 花瓣中的花青素含量会减少(Nishihara等2005), CHI的表达受到了UV-B辐射的诱导和光的调控(van Tunen等1989)。对转色期的

蓝莓(*Vaccinium* spp.)进行UV-B照射发现, 果实花青素含量会随着UV-B照射时间的增长而显著上升; 而CHI活性在刚经过UV-B照射后迅速上升达到了峰值, 随后便出现的下降的趋势, 最终CHI活性显著低于刚经过照射时, 这可能是UV-B的伤害程度, 超过了蓝莓的自身防御能力(杨乐等2015)。

在植物不同发育期和不同器官中, CHI活性会对UV-B辐射产生不同的响应, 进而影响花青素的含量。用UV-B诱导CHI的表达, 在植物的根、茎、叶中, CHI的表达量有着明显的差异性, 只有花中CHI的表达才显著上升。在植物不同生理期, CHI的表达也存在明显的差异性。CHI是一个基因家族, 不同的CHI基因表达的方式也不同。来源于不同物种的CHI基因在不同发育期和不同器官的时空表达特性有所不同, 并具有损伤诱导表达特性(吴冰等2008; McKhann和Hirsch 1994)。CHI基因有CHI-A、CHI-B两种不同的表达模式, CHI-A在花组织中表达, CHI-B在花药中表达, 但是在紫外线照射下, CHI-A也可以在幼苗中表达(van Tunen等1989)。

### 3.1.3 UV-B辐射对花青素代谢阶段的调控

F3H是花青素代谢阶段的关键酶, 在红砂(*Reaumuria soongrica*)中, 增加UV-B辐射会导致F3H活性呈现先增加后减少的趋势, 但是酶活性一直高于未经UV-B照射的水平; F3H和LDOX同属

2-酮戊二酸的双加氧酶(2-oxoglutarate-dependent dioxygenase, 2-ODD)家族的成员,具有序列相似性和功能互补性,在银杏(*Ginkgo biloba*) *GbLDOX*基因启动子序列中存在光反应元件(Xu等2012),UV-B能够诱导F3H和LDOX的合成相关基因的表达。

DFR是无色花青素合成阶段的关键酶,植物的果实颜色较深时,DFR基因都能高效表达(Han等2012)。UV-B能提高花青素生物合成的下游结构基因的表达,其中就包括DFR。对甘蓝(*Brassica oleracea*)进行UV-B处理可以使下游结构基因DFR和F3H表达量明显上升(齐艳等2014)。在红砂中,DFR活性从开始接受UV-B照射至10 d一直处于增长状态,叶片中花青素苷的含量与DFR活性有着显著的相关性(刘美玲等2014)。由于花青素苷合成途径中的酶活性与花青素含量有直接关系,因此UV-B通过诱导多种酶活性变化,并在它们的复合作用下促进花青素的合成。

### 3.2 调控基因

植物花青素的合成除了受结构基因的控制外,还受到调控基因的影响,调控基因编码转录因子能够激活或者抑制结构基因的表达。参与调解的转录因子分为3大类: R2R3-MYB蛋白、bHLH蛋白和WD40蛋白(Ramsay和Glover 2005)。在玉米(*Zea mays*)中通过转基因方法使转录因子R和C1在黑暗条件中超表达,花青素能正常合成,这说明光调控花青素途径是在调控转录因子(如: MYB和bHLH)的水平上而不是在结构基因水平上(Piazza等2002; Irani和Grotewold 2005)。在结构基因的启动子序列中,常含有响应光信号的顺式作用元件,而转录因子在接受光信号后,会与这些顺式作用元件结合,从而进一步调控结构基因的表达(Hartmann等2005)。

三种转录因子家族既可以单独调控花青素的合成,也可以相互合作形成MYB-bHLH-WD40(MBW)复合体调控花青素的合成。烟草过表达*CsMYB6A*可以活化3GT和CHS基因的表达,进而提高花青素的含量(He等2018)。拟南芥中MYB基因家族PAP1基因过量表达也会促进花青素的积累(刘轶等2017)。番茄(*Lycopersicon esculentum*)中过

表达*bHLH*基因可以极大的提高植株花青素含量(庄维兵等2018)。WD40没有转录功能,只能与MYB和bHLH形成MBW复合体调控花青素的生物合成,同时转化茶树(*Camellia sinensis*)中*CsWD40*和*CsMYB5e*基因可以显著提高转基因植株的花青素苷和原花青素的含量(Liu等2018)。

#### 3.2.1 MYB转录因子

MYB类转录因子广泛参与黄酮类物质的生物合成的调节(Kerr和McElroy 1993),受到UV-B辐射的调控,影响结构基因的表达,最终改变花青素含量。苦荞(*Fagopyrum tataricum*)受到UV-B胁迫后*MdMYB11*的表达会上调以合成大量的花青素来抵御UV伤害(Gao等2016)。UV-B还可以诱导苹果(*Malus domestica*)皮中的*MdMYBA*表达, *MdMYBA*可以特异性的结合到ANS启动子上,诱导苹果幼芽和番茄果实中花青素的积累,UV-B辐射诱导结构基因的表达是受到了转录因子调控的,而且UV-B的诱导下,ANS的表达量是低温诱导的2倍(Koes等1989)。

植物MYB家族中存在为数不多的负调控转录因子,其中拟南芥AtMYB4是一个重要成员。敲除拟南芥AtMYB4会导致突变体对UV-B有着很大的抗性,相反的AtMYB4的过量表达会导致转基因植物的对UV-B辐射的过敏感(Chapple 2001)。通过对C4H表达的负调控来控制紫外吸收物质合成和积累(王玉明等2010)。当植物受到UV-B辐射胁迫后,会导致AtMYB4基因的表达量下调,进而使得C4H、CHS基因上调(Zhao等2007),最终导致合成大量的花青素等紫外吸收物质,减轻UV-B辐射的伤害。在蓝莓中UV-B会诱导*VcMYB21*的表达,在UV-B处理一段时间后,*VcMYB21*的表达会上调,随着处理时间的延长,*VcMYB21*的表达会迅速下降,同时伴着花青素的大量积累(刘中帅等2017)。

#### 3.2.2 bHLH转录因子

除了MYB基因外, *bHLH* (如玉米*r1/b1*)基因的转录也在紫外线的诱导下,参与调控花青素苷的合成。相比之下,MYB类转录因子起着更重要的作用(Petroni等2000; Piazza等2002)。UV-B胁迫下苦荞的*FtbHLH4*的表达量会有所下降(周婧等2015),而*FtbHLH3*的表达量会有所上升(姚攀锋等

2016), 最终导致花青素含量的上升。bHLH转录因子会对UV-B辐射做出响应, 但是bHLH转录因子调控活性成分需要其他转录因子共同参与(Zimmermann等2010)。bHLH转录因子通常与MYB转录因子协同作用调控花青素的合成途径(Koes等2005), 例如在葡萄中VvMYC1单独不能激活结构基因的启动子, 但是与MYB转录因子共同作用, 可以显著激活CHI、UFGT和ANR这三个结构基因(Hichri等2010)。

### 3.2.3 WD40转录因子

WD40蛋白在非生物逆境的诱导时起着关键的调控作用, 在拟南芥中参与干旱胁迫信号传导(Verdier等2012), 在黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*)中参与盐胁迫信号传导(严莉等2017)。到目前为止, 对于WD40的研究较少, 只确定了少数的WD40蛋白可以调控花青素合成途径, 其中参与果实花青素合成途径的就更少(王华等2015)。但是相比于MYB、bHLH会受到光的诱导, WD40几乎不受光的诱导(Cominelli等2008), 在UV-B辐射下, WD40主要是组成型表达, 其本身不具备较强的转录激活活性, 主要与MYB、bHLH相互作用形成转录复合体MBW的调控模式来调控花青素的生物合成(Ramsay和Glover 2005)。

## 4 小结与展望

花青素的代谢途径主要受到PAL、CHI、CHS、F3H、DFR、ANS等结构基因的调控, UV-B辐射通过调节MYB、bHLH、WD40的表达来调控结构基因, 从而影响花青素代谢途径。这一过程受到了酶和植物的影响。在研究UV-B辐射对花青素代谢途径影响的时候要考虑到植物的性质、辐射的剂量和基因的种类等多个方面。

目前, 花青素的代谢中从丙苯氨酸到花青素苷的合成途径已经基本清楚, 但是对于花青素苷合成之后如何被转运并汇集到液泡之中研究还未有定论, 大多只是处于猜想的阶段。UV-B诱导花青素的合成和积累的研究已经有了很大的进展, 但是主要都是针对UV-B对不同植物的花青素的含量的影响以及对一些模式植物花青素代谢途径中的几种酶的研究。至今对花青素的研究都只是片段式

的, 没有对某一种植物或者某一种酶的系统性的研究。大多数研究都专注于UV-B对MYB的调控。

后续的研究工作可以从以下4点入手: (1)利用基因技术, 进一步从基因角度诠释UV-B辐射对花青素代谢途径的影响; (2)植物在不同的生理期, UV-B对酶的差异性影响; (3)花青素苷合成之后的转运途径; (4) bHLH蛋白以及WD40蛋白对UV-B辐射的响应。这些研究均对理解花青素代谢及UV-B对其的影响具有理论指导作用。

### 参考文献(References)

- Ball WT, Alsing J, Mortlock DJ, et al (2018). Evidence for a continuous decline in lower stratospheric ozone offsetting ozone layer recovery. *Atmos Chem Phys*, 18 (2): 1379–1394
- Bilek SE, Yilmaz FM, Özkan G (2016). The effects of industrial production on black carrot concentrate quality and encapsulation of anthocyanins in whey protein hydrogels. *Food Bioprod Process*, 102: 72–80
- Brown BA, Cloix C, Jiang GH, et al (2005). A UV-B specific signaling component orchestrates plant UV protection. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102 (50): 18225–18230
- Brown BA, Headland LR, Jenkins GI (2009). UV-B action spectrum for UVR8-mediated *HY5* transcript accumulation in *Arabidopsis*. *Photochem Photobiol*, 85 (5): 1147–1155
- Chapple C (2001). AtMYB4: a transcription factor general in the battle against UV. *Trends Plant Sci*, 6 (4): 135–136
- Chen HZ, Han R (2015). Plant response to UV-B radiation: a review. *Chin Bull Bot*, 50 (6): 790–801 (in Chinese with English abstract) [陈慧泽, 韩榕(2015). 植物响应UV-B辐射的研究进展. *植物学报*, 50 (6): 790–801]
- Chen X, Yang RQ, Gu ZX (2016). Cultivar selection for isoflavone accumulation and kinetics of soybean germination under UV-B radiation. *Food Sci*, 37 (13): 107–113 (in Chinese with English abstract) [陈旭, 杨润强, 顾振新(2016). UV-B辐照下大豆发芽富集异黄酮品种筛选及发芽动力学. *食品科学*, 37 (13): 107–113]
- Christie JM, Jenkins GI (1996). Distinct UV-B and UV-A/blue light signal transduction pathways induce chalcone synthase gene expression in *Arabidopsis* cells. *Plant Cell*, 8 (9): 1555–1567
- Cloix C, Kaiserli E, Heilmann M, et al (2012). C-terminal region of the UV-B photoreceptor UVR8 initiates signaling through interaction with the COP1 protein. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109 (40): 16366–16370
- Cominelli E, Gusmaroli G, Allegra D, et al (2008). Expression analysis of anthocyanin regulatory genes in response to



- different light qualities in *Arabidopsis thaliana*. *J Plant Physiol*, 165 (8): 886–894
- Eichholz I, Huyskens-Keil S, Keller A, et al (2011). UV-B-induced changes of volatile metabolites and phenolic compounds in blueberries (*Vaccinium corymbosum* L.). *Food Chem*, 126 (1): 60–64
- Favory JJ, Stec A, Gruber H, et al (2009). Interaction of COP1 and UVR8 regulates UV-B-induced photomorphogenesis and stress acclimation in *Arabidopsis*. *EMBO J*, 28: 591–601
- Ferrer JL, Austin MB, Stewart Jr C, et al (2008). Structure and function of enzymes involved in the biosynthesis of phenylpropanoids. *Plant Physiol Biochem*, 46 (3): 356–370
- Frohnmeier H, Loyall L, Blatt MR, et al (2010). Millisecond UV-B irradiation evokes prolonged elevation of cytosolic-free  $Ca^{2+}$  and stimulates gene expression in transgenic parsley cell cultures. *Plant J*, 20 (1): 109–117
- Gao F, Zhao HX, Yao HP, et al (2016). Identification, isolation and expression analysis of eight stress-related *R2R3-MYB* genes in tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum*). *Plant Cell Rep*, 35 (6): 1385–1396
- Geng YY, Chang SM, Li WX, et al (2017). Investigation on the efficacy of anthocyanin in red kernel color. *J Nor Agric*, 45 (6): 112–117 (in Chinese with English abstract) [耿艳艳, 常世敏, 李卫霞等(2017). 红米红花青素功效调查研究. 北方农业学报, 45 (6): 112–117]
- Gomez C, Conejero G, Torregrosa L, et al (2011). *In vivo* grapevine anthocyanin transport involves vesicle-mediated trafficking and the contribution of anthoMATE transporters and GST. *Plant J*, 67: 960–970
- Han Y, Vimolmangkang S, Soria-Guerra RE, et al (2012). Introduction of apple *ANR* genes into tobacco inhibits expression of both *CHI* and *DFR* genes in flowers, leading to loss of anthocyanin. *J Exp Bot*, 63: 2437–2447
- Hartmann U, Sagasser M, Mehrrens F, et al (2005). Differential 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*, 57 (2): 155–171
- He X, Zhao X, Gao LP, et al (2018). Isolation and characterization of key genes that promote flavonoid accumulation in purple-leaf tea (*Camellia sinensis* L.). *Sci Rep*, 8: 130
- He YM, Li X, Zhan FD, et al (2018). Resistance-related physiological response of rice leaves to the compound stress of enhanced UV-B radiation and *Magnaporthe oryzae*. *J Plant Interact*, 13 (1): 321–328
- He YM, Zhan FD, Xu WW, et al (2013a). Combined effects of Cd and enhanced UV-B radiation on growth and physiology of winter wheat seedling. *J Agr-Environ Sci*, 32 (3): 450–455 (in Chinese with English abstract) [何永美, 湛方栋, 徐渭渭等(2013a). 镉和UV-B辐射增强复合胁迫对冬小麦幼苗生长和生理的影响. 农业环境科学学报, 32 (3): 450–455]
- He YM, Zhan FD, Zu YQ, et al (2013b). Effects of UV-B radiation on the contents of silicon, flavonoids and total phenolic of two local rice varieties in Yuanyang terrace under field conditions. *J Agro-Environ Sci*, 32 (8): 1500–1506 (in Chinese with English abstract) [何永美, 湛方栋, 祖艳群等(2013b). 大田条件下UV-B辐射对元阳梯田2个地方水稻品种硅、类黄酮和总酚含量的影响. 农业环境科学学报, 32 (8): 1500–1506]
- Hichri I, Heppel SC, Pillet J, et al (2010). The basic helix-loop-helix transcription factor *MYC1* is involved in the regulation of the flavonoid biosynthesis pathway in *Grapevine*. *Mol Plant*, 3 (3): 509–523
- Holton TA, Cornish EC (1995). Genetics and biochemistry of anthocyanin biosynthesis. *Plant Cell*, 7 (7): 1071–1083
- Hong L, Qian Q, Tang D, et al (2012). A mutation in the rice chalcone isomerase gene causes the *golden hull* and *internode 1* phenotype. *Planta*, 236 (1): 141–151
- Hossaini R, Chipperfield MP, Montzka SA, et al (2017). The increasing threat to stratospheric ozone from dichloromethane. *Nat Commun*, 8: 15962
- Huang J, Qu L, Yang J, et al (2004). A preliminary study on the origin and evolution of chalcone synthase (*CHS*) gene in angiosperms. *Acta Bot Sin*, 46 (1): 10–19
- Irani NG, Grotewold E (2005). Light-induced morphological alteration in anthocyanin-accumulating vacuoles of maize cells. *BMC Plant Biol*, 5: 7
- Jiang J (2017). Effects of UV-B radiation on alfalfa stress and study of associated light receptor (dissertation). Xinxiang, Henan: Henan Agricultural University (in Chinese with English abstract) [姜静(2017). UV-B辐射对紫花苜蓿的胁迫效应及关联光受体作用机制探讨(学位论文). 河南新乡: 河南师范大学]
- Jiang M, Cao JS (2007). Chalcone synthase gene. *Chin J Cell Biol*, 29 (4): 525–529 (in Chinese with English abstract) [蒋明, 曹家树(2007). 查尔酮合成酶基因. 细胞生物学杂志, 29 (4): 525–529]
- Kerr JB, McElroy CT (1993). Evidence for large upward trends of ultraviolet-B radiation linked to ozone depletion. *Science*, 262 (5136): 1032–1034
- Koes RE, Spelt CE, Mol JNM (1989). The chalcone synthase multigene family of *Petunia hybrida* (V30): differential, light-regulated expression during flower development and UV light induction. *Plant Mol Biol*, 12 (2): 213–225
- Koes R, Verweij W, Quattrocchio F (2005). Flavonoids: a colorful model for the regulation and evolution of biochemical pathways. *Trends Plant Sci*, 10 (5): 236–242

- Koyama K, Ikeda H, Poudel PR, et al (2012). Light quality affects flavonoid biosynthesis in young berries of Cabernet Sauvignon grape. *Phytochemistry*, 78 (6): 54–64
- Li CH, Jia YC, Zhang W, et al (2014). Effects of UV-B radiation on the content of polyphenol and the activity of PAL in the postharvest berries of grapevine cv. Cabernet Sauvignon. *Chin Horticult Dige*, 5: 10–12 (in Chinese with English abstract) [李昌亨, 贾杨超, 张伟等(2014). 采后UV-B对葡萄果实中多酚及PAL活性的影响. *中国园艺文摘*, 5: 10–12]
- Li X, He YM, Xie CM, et al (2018). Effects of UV-B radiation on the infectivity of *Magnaporthe oryzae* and rice disease-resistant physiology in Yuanyang terraces. *Photochem Photobiol Sci*, 17 (1): 8–17
- Li Y, Zu YQ, Gao ZH, et al (2006). Physiological and biochemical effects of UV-B radiation on *Primula malacoides*. *Acta Bot Bor-Occid Sin*, 26 (1): 179–182 (in Chinese with English abstract) [李元, 祖艳群, 高召华等(2006). UV-B辐射对报春花的生理生化效应. *西北植物学报*, 26 (1): 179–182]
- Li YY, Mao K, Zhao C, et al (2012). *MdCOP1* ubiquitin E3 ligases interact with *MdMYB1* to regulate light-induced anthocyanin biosynthesis and red fruit coloration in apple. *Plant Physiol*, 160 (2): 1011–1022
- Lipphardt S, Brettschneider R, Kreuzaler F, et al (1988). UV-inducible transient expression in parsley protoplasts identifies regulatory *cis*-elements of a chimeric *Antirrhinum majus* chalcone synthase gene. *EMBO J*, 7 (13): 4027–4033
- Liu ML, Cao B, Liu YB, et al (2014). Responses of the flavonoid pathway and antioxidant ability to UV-B radiation stress in *Reaumuria soongorica*. *J Desert Res*, 34 (2): 426–432 (in Chinese with English abstract) [刘美玲, 曹波, 刘玉冰等(2014). 红砂(*Reaumuria soongorica*)黄酮类物质代谢及其抗氧化活性对UV-B辐射的响应. *中国沙漠*, 34 (2): 426–432]
- Liu Y, Hou H, Jiang X, et al (2018). A WD40 repeat protein from *Camellia sinensis* regulates anthocyanin and proanthocyanidin accumulation through the formation of MYB–bHLH–WD40 ternary complexes. *Int J Mol Sci*, 19: 1686
- Liu Y, Zheng TC, Dai LJ, et al (2017). Construction of plant expression vector and genetic transformation analysis of *Arabidopsis thaliana AtPAP1* gene in *Nicotiana tabacum*. *Plant Physiol J*, 53 (7): 1199–1207 (in Chinese with English abstract) [刘轶, 郑唐春, 代丽娟等(2017). 拟南芥 *AtPAP1* 基因植物表达载体构建及在烟草中遗传转化分析. *植物生理学报*, 53 (7): 1199–1207]
- Liu ZS, Yuan YH, Zhang T, et al (2017). Expression characteristics of the transcription factor *VcMYB21* in blueberry fruit coloration and response to UV in seedling. *Plant Physiol J*, 53 (1): 115–125 (in Chinese with English abstract) [刘中帅, 袁义杭, 张通等(2017). 蓝莓转录因子 *VcMYB21* 在果实着色及幼苗UV处理中的响应. *植物生理学报*, 53 (1): 115–125]
- Ma X, Ou YB, Gao YF, et al (2016). Moderate salt treatment alleviates ultraviolet-B radiation caused impairment in poplar plants. *Sci Rep*, 6: 32890
- McKhann HI, Hirsch AM (1994). Isolation of chalcone synthase and chalcone isomerase cDNAs from alfalfa (*Medicago sativa* L.): highest transcript levels occur in young roots and root tips. *Plant Mol Biol*, 24: 767–777
- Nishihara M, Nakatsuka T, Yamamura S (2005). Flavonoid components and flower color change in transgenic tobacco plants by suppression of chalcone isomerase gene. *FEBS Lett*, 579 (27): 6074–6078
- Park JS, Choung MG, Kim JB, et al (2007). Genes up-regulated during red coloration in UV-B irradiated lettuce leaves. *Plant Cell Rep*, 26 (4): 507–516
- Petroni K, Cominelli E, Consonni G, et al (2000). The developmental expression of the maize regulatory gene *Hopi* determines germination-dependent anthocyanin accumulation. *Genetics*, 155: 323–336
- Piazza P, Procissi A, Jenkins G I, et al (2002). Members of the *c1/pl1* regulatory gene family mediate the response of maize aleurone and mesocotyl to different light qualities and cytokinins. *Plant Physiol*, 128 (3): 1077–1086
- Qi Y, Xing YX, Zheng H, et al (2014). UV-A and UV-B involved in induction and regulation of anthocyanin biosynthesis in cabbage. *J Chin Agric Univ*, 19 (2): 86–94 (in Chinese with English abstract) [齐艳, 邢燕霞, 郑禾等(2014). 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. *中国农业大学学报*, 19 (2): 86–94]
- Ramsay NA, Glover BJ (2005). *MYB–bHLH–WD40* protein complex and the evolution of cellular diversity. *Trends Plant Sci*, 10 (2): 63–70
- Rizzini L, Favory JJ, Cloix C, et al (2011). Perception of UV-B by the *Arabidopsis* UVR8 protein. *Science*, 332: 103–106
- Tapas AR, Sakarkar DM, Kakde RB (2010). Flavonoids as nutraceuticals: a review. *Trop J Pharm Res*, 7 (3): 1089–1099
- Toguri T, Umemoto N, Kobayashi O, et al (1993). Activation of anthocyanin synthesis genes by white light in eggplant hypocotyl tissues, and identification of an inducible P-450 cDNA. *Plant Mol Biol*, 23 (5): 933–946
- Türkmen FU, Takci HAM (2018). Ultraviolet-C and ultraviolet-B lights effect on black carrot (*Daucus carota* ssp. *sativus*) juice. *J Food Meas Charact*, 12 (2): 1038–1046
- van Tunen AJ, Hartman SA, Mur LA, et al (1989). Regulation of chalcone flavanone isomerase (CHI) gene expression in *Petunia hybrida*: the use of alternative promoters in co-



- rolla, anthers and pollen. *Plant Mol Biol*, 12 (5): 539–551
- Verdier J, Zhao J, Torres-Jerez I, et al (2012). MtPAR MYB transcription factor acts as an on switch for proanthocyanidin biosynthesis in *Medicago truncatula*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109 (5): 1766–1771
- Wang H, Li MF, Yang Y, et al (2015). Recent advances on the molecular mechanisms of anthocyanin synthesis in fruits. *Plant Physiol J*, 51 (1): 29–43 (in Chinese with English abstract) [王华, 李茂福, 杨媛等(2015). 果实花青素生物合成分子机制研究进展. *植物生理学报*, 51 (1): 29–43]
- Wang LF (2013). The interactive effects of drought and enhanced UV-B radiation on photosynthesis and anthocyanin in three species in *Lespedeza michx* (dissertation). Yangling, Shaanxi: Northwest A&F University (in Chinese with English abstract) [王龙飞(2013). UV-B辐射及干旱胁迫对三种胡枝子叶片光合特性及花青素含量的影响 (学位论文). 陕西杨凌: 西北农林科技大学]
- Wang YM, Cao T, Feng Y, et al (2010). Construction of RNAi vector of *Brassica napus MYB4* gene. *Crops*, (2): 23–27 (in Chinese with English abstract) [王玉明, 曹廷, 冯瑜等(2010). 甘蓝型油菜MYB4基因RNA干扰载体构建. *作物杂志*, (2): 23–27]
- Wu B, Zhu QL, Guo YL, et al (2008). Molecular characteristics of chalcone isomerase gene and its application in gene engineering. *Plant Physiol Commun*, 44 (1): 175–181 (in Chinese with English abstract) [吴冰, 祝钦泷, 郭余龙等(2008). 查尔酮异构酶基因的分子特征及其在基因工程中的应用. *植物生理学通讯*, 44 (1): 175–181]
- Wu J, Liu W, Yuan L, et al (2017). The influence of post-harvest UV-C treatment on anthocyanin biosynthesis in fresh-cut red cabbage. *Sci Rep*, 7: 5232
- Wu Q, Su N, Zhang X, et al (2016). Hydrogen peroxide, nitric oxide and UV RESISTANCE LOCUS8 interact to mediate UV-B-induced anthocyanin biosynthesis in radish sprouts. *Sci Rep*, 6: 29164
- Xu F, Li LL, Zhang WW, et al (2012). Isolation, characterization, and function analysis of a flavonol synthase gene from *Ginkgo biloba*. *Mol Biol Rep*, 39 (3): 2285–2296
- Xu JN, Lei MQ, Lu RQ, et al (2015). Research progress on the effect of enhanced UV-B radiation on plants. *Genomics Appl Biol*, 34 (6): 1347–1352 (in Chinese with English abstract) [徐佳妮, 雷梦琦, 鲁瑞琪等(2015). UV-B辐射增强对植物影响的研究进展. *基因组学与应用生物学*, 34 (6): 1347–1352]
- Yan L, Chen JW, Wang CP, et al (2017). Cloning and expression analysis of *Lran11* encoding a WD40 protein in *Lycium ruthenicum*. *J Nucl Agr Sci*, 31 (11): 2013–2112 (in Chinese with English abstract) [严莉, 陈建伟, 王翠平等(2017). 黑果枸杞WD40编码基因LrAN11的克隆及表达分析. *核农学报*, 31 (11): 2103–2112]
- Yang J, Gu H, Yang Z (2004). Likelihood analysis of the chalcone synthase genes suggests the role of positive selection in morning glories (*Ipomoea*). *J Mol Evol*, 58 (1): 54–63
- Yang L, Yang JF, Hou ZX, et al (2015). Effects of UV-B treatment on the major quality of blueberry and related enzyme activities in different developmental stages. *Acta Bot Bor-Occid Sin*, 35 (12): 2477–2482 (in Chinese with English abstract) [杨乐, 杨俊枫, 侯智霞等(2015). UV-B对不同发育时期离体蓝莓主要果实品质及相关酶活性的影响. *西北植物学报*, 35 (12): 2477–2482]
- Yang T, Liang D, Guang J, et al (2017). Cloning and expression analysis of a UV-B receptor gene *UVR8* in *Prunus avium*. *Genomics Appl Biol*, (4): 302–308 (in Chinese with English abstract) [杨涛, 梁东, 关睢等(2017). 甜樱桃UV-B光受体基因UVR8的克隆及其表达分析. *基因组学与应用生物学*, (4): 302–308]
- Yao PF, Zhao XR, Li MF, et al (2016). Cloning and expression analysis of transcription factor gene *FtbHLH3* from *Fagopyrum tataricum* under abiotic stress. *Genomics Appl Biol*, 5 (2): 429–435 (in Chinese with English abstract) [姚攀峰, 赵学荣, 李茂菲等(2016). 苦荞转录因子基因FtbHLH3的克隆及其非生物胁迫下的表达分析. *基因组学与应用生物学*, 5 (2): 429–435]
- Zhang JY, Qie ZB, Wang XL, et al (2008). Physiological and biochemical change in the petal of *Petunia hybrida* exposed to enhanced ultraviolet-B radiation. *Acta Bot Bor-Occid Sin*, 28 (8): 1637–1642 (in Chinese with English abstract) [张晋豫, 邱宗波, 王勋陵等(2008). 增强UV-B对矮牵牛花瓣中生理生化物质变化的影响. *西北植物学报*, 28 (8): 1637–1642]
- Zhang LX, Chu XJ, Zhang XJ, et al (2016). Influence of enhanced ultraviolet-B radiation to related spectral reflectance indices in soybean leaf under field condition. *J Jingtangshan Univ (Nat Sci Edn)*, 37 (2): 38–42 (in Chinese with English abstract) [张令碯, 初新杰, 张晓晶等(2016). 田间条件下UV-B辐射增强对大豆叶片相关反射光谱指标的影响. *井冈山大学学报(自然科学版)*, 37 (2): 38–42]
- Zhao J, Zhang W, Zhao Y, et al (2007). SAD2, an importin  $\beta$ -Like protein, is required for UV-B response in *Arabidopsis* by mediating *MYB4* nuclear trafficking. *Plant Cell*, 19 (11): 3805–3818
- Zhao J, Dixon RA (2010). The ‘ins’ and ‘outs’ of flavonoid transport. *Trends Plant Sci*, 15 (2): 72–80
- Zhao XR, Yang Y, Luo XP, et al (2017). Cloning and analysis of chalcone synthase gene *FtCHS1* promoter in *Fagopyrum tataricum* Gaertn. *J Plant Sci*, 35 (4): 543–550 (in Chinese with English abstract) [赵学荣, 杨燕, 雒晓鹏等(2017). 苦荞查尔酮合酶基因FtCHS1启动子的克隆及

- 分析. 植物科学学报, 35 (4): 543–550]
- Zhou J, Gao F, Zhang RM, et al (2015). Cloning and expression of *FtbHLH4* in *Fagopyrum tataricum* and response to abiotic stress. *Acta Bot Bor-Occid Sin*, 35 (12): 2399–2404 (in Chinese with English abstract) [周婧, 高飞, 张润敏等(2015). 苦荞转录因子基因*FtbHLH4*的克隆及其对非生物胁迫的应答. 西北植物学报, 35 (12): 2399–2404]
- Zhuang WB, Liu TY, Shu XC, et al (2018). The molecular regulation mechanism of anthocyanin biosynthesis and coloration in plants. *Plant Physiol J*, 54 (11): 1630–1644 (in Chinese with English abstract) [庄维兵, 刘天宇, 束晓春等(2018). 植物体内花青素苷生物合成及呈色的分子调控机制. 植物生理学报, 54 (11): 1630–1644]
- Zimmermann IM, Heim MA, Weisshaar B, et al (2010). Comprehensive identification of *Arabidopsis thaliana* MYB transcription factors interacting with R/B-like BHLH proteins. *Plant J*, 40 (1): 22–34

## Effect of UV-B radiation on anthocyanin anabolism and its molecular mechanism

SHENG Jian-Jun<sup>#</sup>, LI Xiang<sup>#</sup>, HE Yong-Mei, ZU Yan-Qun, ZHAN Fang-Dong, LI Yuan<sup>\*</sup>

*Yunnan Province Agricultural Pollution Control and Ecological Restoration Engineering Laboratory, College of Resources and Environment, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China*

**Abstract:** The metabolism of flavonoids plays an important role in plant resistance and adaptation to UV-B radiation. Anthocyanin, as a kind of flavonoid, has important medicinal and nutritional value. Enhanced UV-B radiation will induce their synthesis. This paper summarized the research results of anthocyanin synthesis induced by UV-B radiation in recent years, and summarized the effects of UV-B radiation on phenylalanine metabolism, flavonoid metabolism and anthocyanin metabolism stages of anthocyanin synthesis. UV-B radiation was found to regulate the synthesis of anthocyanins by inducing the expression of plant structural genes and regulatory genes. After UV-B signal was received by UVR8 receptor, the expression of structural genes such as *PAL*, *CHI*, *CHS*, *F3H*, *DFR*, *ANS* and *UGT* were activated by the transcription factors MYB, bHLH, WD40. The expression of structural genes and regulatory genes in plants such as *Arabidopsis thaliana*, *Brassica oleracea*, *Oryza sativa*, *Reaumuria soongrica*, *Lactuca sativa*, *Solanum melongena*, and *Vitis vinifera* were increased by the UV-B induction, and the synthesis of anthocyanin was promoted. By studying the effects of UV-B radiation on anthocyanin content and metabolic pathway in plants, this also provided new ideas for the research and development of anthocyanin.

**Key words:** UV-B radiation; anthocyanin; anabolism; structural gene; regulatory gene

Received 2019-04-14 Accepted 2019-06-24

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31760113, 31460141 and 41565010) and Yunnan Agricultural Pollution-free Production Innovation Team (2017HC015).

<sup>#</sup>Co-first authors.

<sup>\*</sup>Corresponding author (liyuan@ynau.edu.cn).