

· 综 述 ·

茄科蔬菜花青素苷分子调控研究进展

杨慧勤¹, 王佳丽¹, 李思蕤¹, 牛义¹, 汤青林¹, 魏大勇¹, 王永清², 王志敏¹

1 西南大学 园艺园林学院, 重庆市蔬菜学重点实验室, 重庆 400715

2 重庆市农业科学院蔬菜花卉研究所, 重庆 401329

杨慧勤, 王佳丽, 李思蕤, 牛义, 汤青林, 魏大勇, 王永清, 王志敏. 茄科蔬菜花青素苷分子调控研究进展. 生物工程学报, 2022, 38(5): 1738-1752.

YANG HQ, WANG JL, LI SR, NIU Y, TANG QL, WEI DY, WANG YQ, WANG ZM. Advances in the molecular regulation of anthocyanins in solanaceous vegetables. Chin J Biotech, 2022, 38(5): 1738-1752.

摘 要: 花青素苷是一种分布广泛的水溶性色素, 不仅赋予了果实多彩的外表, 还是天然食用色素的重要来源。近年来有关茄科蔬菜花青素苷的研究逐渐增多, 文中从花青素苷结构及其生物合成途径、茄科蔬菜中花青素苷合成代谢的结构基因和调节基因、影响合成的环境因素等方面进行回顾和总结, 为进一步阐明茄科蔬菜花青素苷的合成及调控机理、更好利用花青素苷进行果色品质育种的创新提供一些参考。

关键词: 茄科蔬菜; 花青素苷; 生物合成; 调控

Advances in the molecular regulation of anthocyanins in solanaceous vegetables

YANG Huiqin¹, WANG Jiali¹, LI Sirui¹, NIU Yi¹, TANG Qinglin¹, WEI Dayong¹,
WANG Yongqing², WANG Zhimin¹

1 Chongqing Key Laboratory of Olericulture, College of Horticulture and Landscape Architecture, Southwest University, Chongqing 400715, China

2 Institute of Vegetables and Flowers, Chongqing Academy of Agricultural Sciences, Chongqing 401329, China

Abstract: Anthocyanins are widely distributed water-soluble pigments that not only give the fruit colorful appearances, but also are important sources of natural edible pigments. In recent years, the interest on anthocyanins of solanaceous vegetables is increasing. This paper summarized the structure of

Received: October 22, 2021; **Accepted:** December 14, 2021; **Published online:** March 7, 2022

Supported by: Chongqing Special Key Project of Technology Innovation and Application Development (cstc2019jcsx-gksbX0149)

Corresponding author: WANG Zhimin. Tel/Fax: +86-23-68250731; E-mail: minznwang_555@163.com

基金项目: 重庆市技术创新与应用发展专项重点项目 (cstc2019jcsx-gksbX0149)

anthocyanins and its biosynthetic pathway, the structural genes and regulatory genes involved in the biosynthesis of anthocyanins in solanaceous vegetables, as well as the environmental factors affecting the biosynthesis. This review may help clarify the synthesis and regulation mechanism of anthocyanins in solanaceous vegetables and make better use of anthocyanins for quality breeding of fruit colors.

Keywords: solanaceous vegetables; anthocyanins; biosynthesis; regulation

叶绿素、花青素、甜菜素和类胡萝卜素及其组合使自然界中的植物呈现出不同的色彩, 由于花青素化学性质不稳定, 进而由糖基转移酶以物种特异性方式催化^[1], 与不同糖基结合形成了稳定的花青素苷, 最终由内质网胞质表面的苯丙氨酸合成并储存在液泡中。花青素苷 (anthocyanins) 作为一种分布广泛的水溶性色素, 在叶、花和果实的各种色泽 (如红色、蓝色、粉色和紫色等) 形成中起主要作用, 是呈色的物质基础。花青素苷已被广泛用于天然食用色素, 除可用作食品着色剂之外, 还可提供许多有益健康的营养成分, 用于预防心血管疾病、改善视觉和脑功能、控制体脂积累和糖尿病, 并具有抗动脉粥样硬化、抗癌和抗病毒等作用^[2]。因此, 如何高效调控植物体内花青素苷的生物合成, 对于植物品质育种中丰富植物色彩、提高内含物营养成分等具有重要的意义。

花青素苷在茄子 (*Solanum melongena* L.)、番茄 (*Solanum lycopersicum*)、辣椒 (*Capsicum annuum* L.) 和马铃薯 (*Solanum tuberosum* L.) 等茄科蔬菜的花、叶、茎和果实中积累较多, 因此茄科蔬菜不仅色泽鲜艳, 而且营养丰富, 其果色的改良也是近年来育种工作的一个重要目标。本文主要从茄科蔬菜中花青素苷的结构、生物合成途径、代谢相关基因及花青素苷合成的影响因素等方面的研究进行总结及展望, 以期茄科蔬菜果色育种以及花青素苷的深入研究和利用提供一些参考。

1 花青素苷的结构及生物合成

花青素苷是由花青素与不同糖基结合形成的一类重要的类黄酮化合物, 其化学性质稳定。花青素苷的核心结构为 C6-C3-C6, 主要由芳香环通过 C-C 键结合到包含氧原子的杂环上, 再通过 C-C 键结合到第 3 个芳香环^[3] (图 1)。目前自然界中已鉴定出的花青素苷有 702 种^[4], 但主要由天竺葵素苷 (pelargonidin)、矢车菊素苷 (cyanidin)、飞燕草素苷 (delphinidin)、芍药花素苷 (peonidin)、矮牵牛素苷 (petunidin) 和锦葵素苷 (malvidin) 等 6 种常见的花青素苷元衍生而来。

花青素苷的生物合成途径是植物类黄酮合成途径的一个分支, 在许多植物中花青素苷的合成途径相似。由花青素苷生物合成的直接前体苯丙氨酸开始, 花青素苷的合成大致经历 3 个阶段 (图 2): 第一个阶段是苯丙氨酸在苯丙氨酸解氨酶 (L-phenylalanin ammo-nialyase, PAL)、肉桂酸羟化酶 (cinnamic acid-4-hydroxylase, C4H)

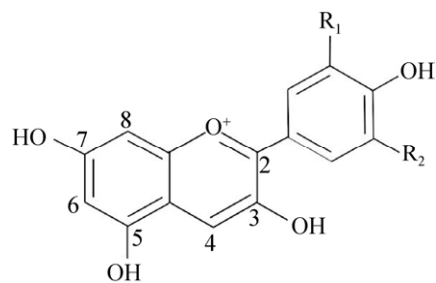


图 1 花青素苷的基本结构^[3]

Figure 1 The core structure of anthocyanins^[3].

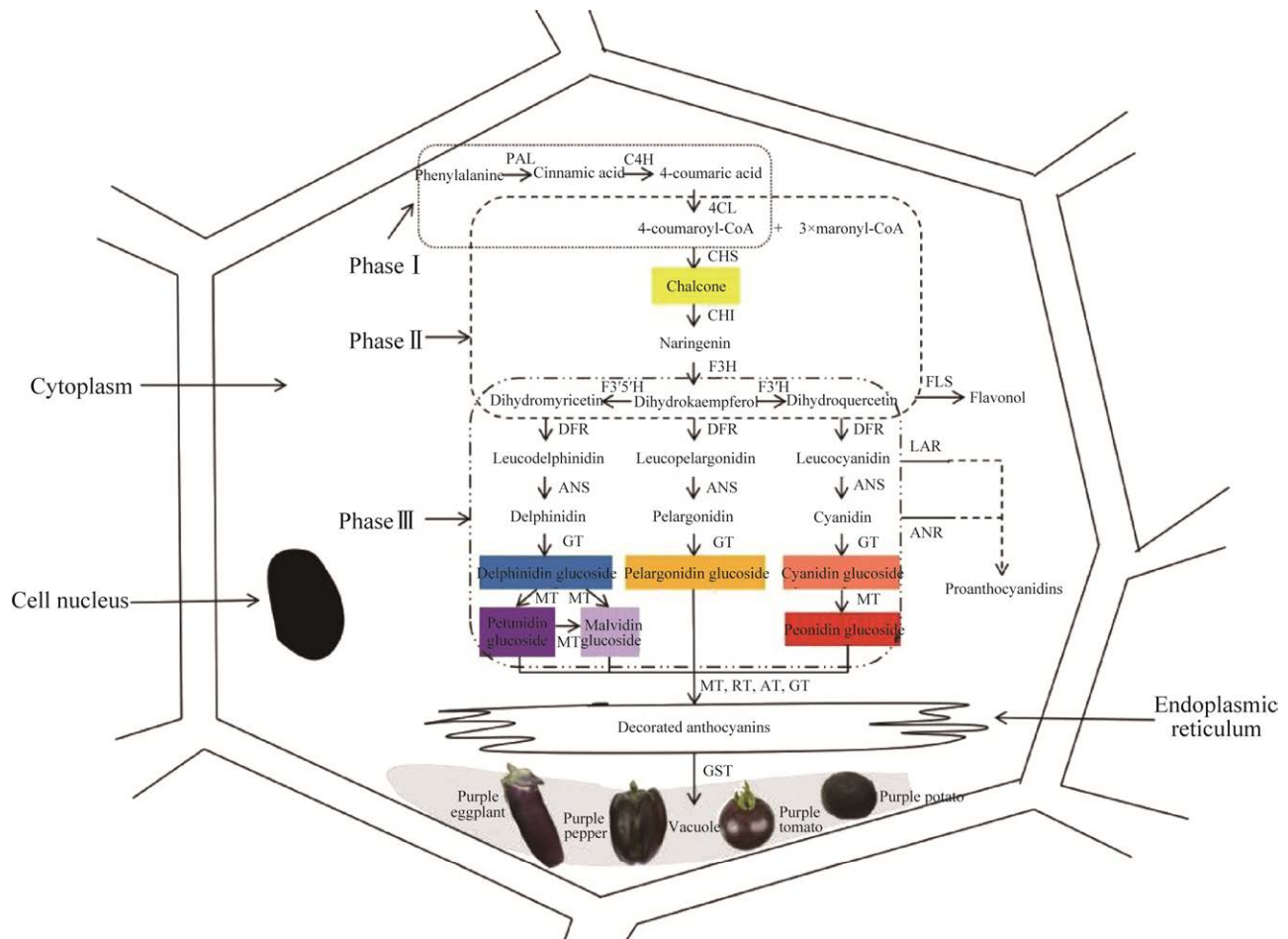


图2 花青素苷生物合成途径^[3,5-7] PAL: 苯丙氨酸解氨酶; C4H: 肉桂酸-4-羟化酶; 4CL: 4-香豆酸-辅酶 A 连接酶; CHS: 查尔酮合成酶; CHI: 查尔酮异构酶; F3H: 黄烷酮 3-羟化酶; F3'H: 黄烷酮 3'-羟化酶; F3'5'H: 黄烷酮 3'5'-羟化酶; FLS: 黄酮醇合成酶; DFR: 二氢黄酮醇-4-还原酶; LAR: 无色花色素还原酶; ANS: 花青素合成酶; ANR: 花青素还原酶; GT: 糖基转移酶; MT: 甲基转移酶; RT: 鼠李糖基转移酶; AT: 酰基转移酶; GST: 谷胱甘肽 S- 转移酶

Figure 2 Biosynthesis pathway of anthocyanins^[3,5-7]. PAL: L-phenylalanin ammo-nialyase; C4H: cinnamic acid-4-hydroxylase; 4CL: 4-coumarate-CoA ligase; CHS: chalcone synthase; CHI: chalcone isomerase; F3H: flavanone-3-hydroxylase; F3'H: flavonoid-3'-hydroxylase; F3'5'H: flavonoid-3'5'-hydroxylase; FLS: flavonol synthase; DFR: dihydroflavonol-4-reductase; LAR: colorless phytochrome reductase; ANS: anthocyanidin synthase; ANR: anthocyanin reductase; GT: glucosyltransferase; MT: methyltransferase; RT: rhamnosyltransferase; AT: acyltransferase; GST: glutathione S-transferase.

和香豆酸 CoA 连接酶 (4-coumarate-CoA ligase, 4CL) 的催化下形成香豆酰-辅酶 A; 第二阶段由香豆酰-辅酶 A 到二氢黄酮醇, 先由查尔酮合

成酶 (chalcone synthase, CHS) 催化香豆酰-辅酶 A 合成查尔酮, 黄色的查尔酮经查尔酮异构酶 (chalcone isomerase, CHI) 异构化形成无色

的黄烷酮柚皮素, 进一步在黄烷酮羟化酶 (黄烷酮 3-羟化酶 (flavonoid-3-hydroxylase, F3H)、黄烷酮 3'-羟化酶 (flavonoid-3'-hydroxylase, F3'H)、黄烷酮 3'5'-羟化酶 (flavonoid-3'5'-hydroxylase, F3'5'H)) 催化下形成无色的二氢黄酮醇, 之后由二氢黄酮醇还原酶 (dihydroflavonol-4-reductase, DFR) 催化还原形成无色花青素; 第三阶段无色花青素在花青素合成酶 (anthocyanidin synthase, ANS) 作用下加氧转变成有色的花青素, 然后由糖基转移酶 (glucosyltransferase, GT)、甲基转移酶 (methyltransferase, MT)、酰基转移酶 (acyltransferase, AT) 催化形成颜色不同的各种花青素苷^[5-7]; 目前, 茄子果皮中最常见的花青素苷是飞燕草素-3-(p-香豆酰鼠李糖苷)-5-葡萄糖苷 (delphinidin-3-(p-coumaroylrutinoside)-5-glucoside), 又名茄色甙 (nusunin) 和飞燕草素-3-鼠李糖苷 (delphinidin-3-rutinoside), 简称 D3R; 还有少数栽培种和某些野生种茄子中最常见的花青素苷是飞燕草素-3-葡萄糖苷 (delphinidin-3-glucoside) 和矮牵牛素-3-(p-香豆酰鼠李糖苷)-5-葡萄糖苷 (petunidin-3-(p-coumaroylrutinoside)-5-glucoside)^[3,8-9]。紫色番茄果皮中花青素苷种类较为复杂, 在 Aft/Aft atv/atv 转基因番茄中主要的花青素苷是飞燕草素-3-鼠李糖苷 (delphinidin-3-rutinoside) 和矮牵牛素-3-(p-香豆酰鼠李糖苷)-5-葡萄糖苷 (petunidin-3-(p-coumaroylrutinoside)-5-glucoside)^[10]; 在 Del/Ros1 转基因番茄中主要的花青素苷是锦葵素-3-(p-香豆酰鼠李糖苷)-5-葡萄糖苷和锦葵素-3-(阿魏酰鼠李糖苷)-5-葡萄糖苷 (malvidin-3-(p-coumaroylrutinoside)-5-glucoside and malvidin-3-(feruloylrutinoside)-5-glucoside)^[11]。在紫色辣椒中最常见的花青素苷是飞燕草素-3-(p-香豆酰鼠李糖苷)-5-葡萄糖苷 (delphinidin-3-(p-coumaroylrutinoside)-5-glucoside)^[3]。在紫色马铃薯中最常

见的花青素苷是矮牵牛素-3-(p-香豆酰鼠李糖苷)-5-葡萄糖苷 (petunidin-3-(p-coumaroylrutinoside)-5-glucoside)^[3]。之后各种花青素苷在其他酶的作用下可进一步糖基化和酰基化, 转运到液泡贮存, 从而提高其稳定性。

2 调控花青素苷合成的结构基因

在植物中花青素苷的合成途径由结构基因和调节基因协同调控, 其中结构基因主要编码花青素苷合成过程中的酶类, 如在花青素苷合成途径中的 *PAL*、*CHS*、*CHI*、*F3H*、*F3'H*、*F3'5'H*、*DFR*、*ANS*、*UFGT* 等都属于结构基因。在茄科蔬菜中, 因茄子果皮颜色以紫黑色、深紫色、紫色为主, 富含花青素, 因而受到研究者的关注。Zhang 等对紫茄和白茄花青素苷合成途径中的结构基因进行了研究, 发现除了 *SmPAL* 的表达量在紫茄和白茄中没有显著差异外, 其他结构基因 (*SmCHS*、*SmCHI*、*SmF3H*、*SmF3'5'H*、*SmDFR*、*SmANS* 和 *Sm3GT*) 在紫茄果皮中的表达量显著高于白茄果皮^[12]; Xiao 等通过 EMS 诱变处理茄子种子, 在野生型紫皮茄和不同茄皮颜色的突变体中也得到了与之相同的结论^[13], 表明结构基因在茄子果皮花青素苷的生物合成过程中发挥了一定的作用。对茄子光敏型品种 'Lanshan Hexian' 的 6 个结构基因 (*SmCHS*、*SmCHI*、*SmF3H*、*SmF3'5'H*、*SmDFR* 和 *SmANS*) 在不同组织和低温处理后的表达情况研究发现, 6 个结构基因在果皮中具有较高的表达水平^[14]; 在低温胁迫下表达量均上调, 其中 *SmCHS* 上调最明显。DFR 是花青素苷合成途径中的第 1 个关键酶, 不同研究者通过从不同品种茄子中克隆 *SmDFR* 基因都发现, 在紫茄皮中 *SmDFR* 的表达量高于在白茄皮中的表达量, 其中从 '云南圆白茄' 中克隆的 DFR 核苷酸序列与 '云南紫长茄' 中的相比, 在核苷酸序列

632 位和 792 位分别有两个位点的突变, 且 792 位的突变使得 DFR 氨基酸序列在 236 位由赖氨酸变为谷氨酸, 同时‘云南紫长茄’中的 DFR 融合蛋白对二氢杨梅素的活性明显大于‘云南圆白茄’, 进一步说明 *SmDFR* 表达水平对茄子花青素苷含量的积累和果皮着色起着重要作用^[15-18]。*GT* 基因是催化形成不同颜色花青素苷的重要转移酶基因之一, 孙保娟等^[19]从茄子中同源克隆得到一个长度为 1 328 bp 的 *Sm3GT*, 与已公布的茄子 *Sm3GT* 的 cDNA 序列相比, 有 10 个位点发生碱基替换; 胡德龙^[20]在‘三月茄’中也克隆得到一个长度为 1 413 bp 的 *SmGT* 编码区序列, 分析表明 *SmGT* 作为花青素苷合成途径中重要的关键基因, 与茄子中花青素苷的合成和积累密切相关。同时还发现, 种类不同的糖苷转移酶基因 *Sm3GT*^[12]、*Sm5GT*^[17-18]和 *SmF3GT*^[18]在紫茄果皮中的表达量比白茄果皮中的表达量高, 且这些 *GT* 基因的表达量与花青素苷含量呈正相关。由于 *F3'H*、*F3'5'H*、*DFR*、*ANS*、*GT* 等结构基因的转录水平与花青素苷含量非常一致, 并且在色素组织中显著高于非色素组织, 因此对其功能的深入研究具有一定意义。

普通栽培种番茄果实中并不积累花青素苷, 果实中的花青素苷通常存在于果皮中, 通过遗传转化或与野生番茄杂交将野生番茄中的 *Aft*、*atv* 和 *Abg* 基因座渗入到栽培种番茄中已培育出了多个果皮中能合成并积累花青素苷的番茄品种。与普通栽培种红果番茄相比, 在 *Aft/Aft*、*atv/atv* 和 *Aft/Aft atv/atv* 番茄突变体中 *SIF3'5'H*、*SIDFR* 和 *SIANS* 表现出高表达量^[21]。粉色和绿色番茄果实与紫色番茄相比, 紫色番茄果实中 *CHS*、*F3H*、*F3'H* 和 *DFR* 等参与花青素苷生物合成的结构基因表达水平上调^[22]。紫色番茄果实的紫色和花青素苷含量受到多种因素的调控, 究竟哪些因素起决定作用还不明确。紫

色辣椒因富含花青素苷而受到消费者的欢迎, 花青素苷合成相关结构基因 *CaCHS*、*CaF3'H*、*CaF3'5'H*、*CaDFR* 和 *CaUFGT* 在紫色辣椒中的表达显著高于青辣椒^[23]。但有关辣椒花青素苷合成代谢方面的研究还较少, 有待进一步探索。

目前, Liu 等从马铃薯中分离并克隆了多个与花青素苷生物合成代谢相关的结构基因, 其中关键的结构基因包括 *CHS*、*F3H*、*F3'5'H*、*DFR*、*ANS* 和 *5GT*; 进一步比较紫皮紫肉和白皮白肉薯块的转录组数据, 发现这几个结构基因在紫皮紫肉中比在白皮白肉品种中表达量高; 其中 *F3'5'H* 基因在紫色野生型马铃薯中大量表达, 而在其红色突变体中表达量则显著降低, 使马铃薯块茎颜色由紫色转变为红色^[24-25]。Jung 等发现, *StF3'5'H* 是使马铃薯块茎着色的一个关键基因, 将该基因转入红色马铃薯中, 块茎的果皮颜色由红色变为紫色; 而使用 CRISPR/Cas9 技术敲除 *StF3'5'H* 基因, 块茎果皮或果肉的顏色从紫色改变为红色^[26-27]。在马铃薯中超表达 *StANS* 基因, 能够促进马铃薯块茎花青素苷的合成^[28]。在彩色马铃薯中克隆得到的 *StCHS1b* 基因序列与马铃薯 *StCHS1a* 的基因序列有 7 个碱基不同, 但其功能高度相似, 都在花青素苷合成通路中有关键作用^[29]。

以上结果均表明, 茄科蔬菜中花青素苷合成途径中的结构基因对于花青素苷生物合成具有关键调控作用, 并且关键结构基因主要分布在合成途径的后期, 如 *F3'5'H*、*DFR*、*GT* 等结构基因, 它们的表达对花青素苷积累和果实着色的作用较大。可见对花青素苷合成途径中 *CHS*、*F3'5'H*、*DFR*、*GT* 等关键结构基因的深入研究具有重要意义, 而且在不同品种的茄科蔬菜中, 探索相似的结构基因的功能及相互作用是否相同, 对进一步了解花青素苷合成也具有重要意义。

3 调控花青素苷合成的调节基因

调节基因是编码调节结构基因表达的转录因子,对结构基因起到激活或抑制作用,在花青素苷的生物合成过程中起着重要的调控作用。因DNA保守结构域的不同,转录因子可分为多种不同的家族,主要有禽髓母细胞瘤病毒的原癌基因蛋白(v-myb avian myeloblastosis

viral oncogene homolog, MYB)、螺旋-环-螺旋(basic helix-loop-helix, bHLH)蛋白、WD(WD repeat, WD40)蛋白、亮氨酸拉链(basic region-leucine zipper, bZIP)蛋白、锌指(zinc-finger)蛋白和乙烯反应因子(ethylene response factor, ERF)蛋白等,其中在茄科蔬菜花青素苷合成中研究较多的有MYB蛋白、bHLH蛋白和WD40(表1)。

表1 茄科蔬菜中已经分离和鉴定参与调控花青素苷生物合成途径的MYB、bHLH和WD40蛋白
Table 1 MYB, bHLH and WD40 proteins involved in the regulation of the anthocyanin biosynthetic pathway identified in major solanaceous vegetables

Type	Species name	Latin name	Gene name	Type	References
MYB	Eggplant	<i>Solanum melongena</i> L.	<i>SmMYB1</i>	Activation	[12,30-32]
			<i>SmMybC</i>	Activation	[33]
			<i>SmMYB</i>	Activation	[34]
			<i>SmMYB6</i>	Activation	[18,35]
			<i>SmMYB75</i>	Activation	[36]
			<i>SmMYB113</i>	Activation	[37-38]
			<i>SmMYB18</i>	Activation	[39]
			<i>SmMYB86</i>	Repression	[40]
			<i>SmMYBL1</i>	Repression	[41]
			<i>SmMYB19</i>	Repression	[39]
	Tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	<i>SLANT1</i>	Activation	[42]
			<i>SLAN2</i>	Activation	[42]
			<i>SLAN2-like</i>	Activation	[43]
			<i>SIMYB75</i>	Activation	[44]
			<i>SIMYB12</i>	Activation	[45]
			<i>SIMYBATV</i>	Repression	[46-47]
			<i>SITRY</i>	Repression	[48]
			<i>CaMYB</i>	Activation	[49]
	Pepper	<i>Capsicum annuum</i> L.	<i>CaMYBA</i>	Activation	[50]
			<i>StAN1</i>	Activation	[51-54]
Potato	<i>Solanum tuberosum</i>	<i>StMYBA1</i>	Activation	[53]	
		<i>StMYB113</i>	Activation	[53]	
		<i>StAN2</i>	Activation	[55]	
		<i>StMYBATV</i>	Repression	[56]	
bHLH	Eggplant	<i>Solanum melongena</i> L.	<i>StMYB44</i>	Repression	[57]
			<i>SmGL3</i>	Activation	[58]
			<i>SmTT8</i>	Activation	[58-60]
	Tomato	<i>Solanum lycopersicum</i>	<i>SmbHLH13</i>	Activation	[61]
			<i>SIGL3</i>	Activation	[62-63]
	Pepper	<i>Capsicum annuum</i> L.	<i>SLAN1</i>	Activation	[64]
			<i>CaMYC</i>	Activation	[65]
	Potato	<i>Solanum tuberosum</i>	<i>CabHLH</i>	Activation	[3]
			<i>StbHLH1</i>	Activation	[53-54]
	WD40	Eggplant	<i>Solanum melongena</i> L.	<i>StMYB44</i>	Repression
<i>SmTTG1</i>				Activation	[40,58]
Tomato		<i>Solanum lycopersicum</i>	<i>SmWD40</i>	Activation	[66]
			<i>SLAN11</i>	Activation	[67]
Pepper		<i>Capsicum annuum</i> L.	<i>CaWD40</i>	Activation	[68]
Potato	<i>Solanum tuberosum</i>	<i>StAN11</i>	Activation	[69]	
			<i>StWD40</i>	Activation	[54]

3.1 MYB 转录因子

MYB 转录因子在决定花青素苷积累中起着重要的作用,主要通过调控花青素苷途径中结构基因的表达水平,以及与 bHLH 和 WD40 转录因子结合形成 MYB-bHLH-WD40 (MBW) 复合物起到激活或抑制作用,从而调控花青素苷的合成。近几年来,越来越多 MYB 转录因子在花青素苷合成途径中的调控功能得到验证。

3.1.1 MYB 转录激活因子

与白皮茄子相比, *SmMYB1*、*SmMYB2* 和 *SmAN11* 基因的表达量在紫皮茄子植株中积累较多^[12]。过表达 *SmMYB1* 和 *SmMYB6* 的转基因茄子株系与野生型茄子相比,同样显示出更高水平的花青素苷积累量^[30,35]。已发现茄子 *SmMYB113* (也称 *SmMYB1*), 可与 *SmCHS* 和 *SmDFR* 的启动子结合,促进花青素苷的合成,提高了茄子中花青素苷的积累^[37-38,70]。茄子 *SmMYB75* 可以与 *SmCHS* 的启动子结合并激活其表达,并且过表达 *SmMYB75* 可使花青素苷的积累量增加,愈伤组织的颜色从绿色变为紫色^[36]。*SmMYB44*、*SmMYB86* 和 *SmMYB35* 也被证实参与了茄子花青素苷合成途径并发挥了重要作用^[71]。

在番茄植株中,过表达 MYB 基因 *SIANT1* 或 *SIAN2*,可使花青素苷合成相关的结构基因 *SIDFR* 和 bHLH 转录因子 *SIANI* 的表达量上调,使花青素苷在番茄中积累,从而增强番茄果实的着色^[42]。同样,过表达 *SIMYB75* 基因能够促使花青素苷在番茄植株的不同部位中含量明显增多,同时促进乙烯、酚类、黄酮类和挥发性香气含量增加,提高了番茄果实的品质^[44]。而利用 CRISPR/Cas9 基因编辑技术将番茄植株中的 *SIAN2-like* 基因敲除,则显著减少了番茄果实中花青素苷的含量^[43]。目前有关紫色辣椒的研究较少,Zhang 等发现辣椒 *CaMYB* 基因的表达与花青素苷积累呈正相关,沉默 *CaMYB* 的辣

椒果实中花青素苷积累减少^[49]。

对紫色、红色和白色 3 种表皮不同颜色的马铃薯进行基因功能分析发现,MYB 家族基因 *StMYBA1*、*StANI* 和 *StMYB113* 可以在本氏烟草中与本氏烟草中与 bHLH 转录因子相互作用,促进了本氏烟草中花青素苷的积累^[53]。此外,马铃薯 *MYB11207*、*MYB47415* 和 *MYB79714*,可通过与花青素苷合成相关结构基因 (*CHS*、*F3H*、*DFR* 等) 的相互作用参与花青素苷的积累,在马铃薯块茎的花青素苷合成中发挥重要作用^[72]。在紫色马铃薯块茎中 *StANI* 基因表达水平较高,过表达 *StANI* 基因能够促进花青素苷积累明显增多,还能使本氏烟草叶片由绿色变为紫红色^[51-52]。通过差异基因的分析表明, *StMYB88* 和 *StMYB89* 调控马铃薯花青素苷的生物合成,但它们调控的模式是否一致还需进一步研究^[73]。

综上所述,MYB 转录激活因子在茄科蔬菜花青素苷的合成途径中可通过直接或间接作用,促进其结构基因的表达和花青素苷的合成,但目前茄科蔬菜中还有一些候选 MYB 转录激活因子的功能还不确定,尚待进一步验证。

3.1.2 MYB 转录抑制因子

除了可以激活花青素苷的生物合成之外,两类不同的 MYB 转录因子也可抑制花青素苷的合成,即 R2R3-MYB 和 R3-MYB 转录抑制因子。R2R3-MYB 转录抑制因子在其碳末端含有阻遏基序,而 R3-MYB 转录抑制因子不含有阻遏基序^[3]。R2R3-MYB 转录抑制因子通过其阻遏基序将 MBW 复合物的功能从激活转变为抑制,从而使下游基因的转录转为主动抑制。Li 等研究发现,茄子 *SmMYB86* 可以直接与 *SmCHS*、*SmF3H* 和 *SmANS* 的启动子结合并抑制其表达;将 *SmMYB86* 在茄子果皮中沉默,可显著提高 *SmCHS*、*SmF3H* 和 *SmANS* 的表达水平,促进花青素苷的积累^[40]。在番茄中通过转

录分析筛选出 4 个候选 R2R3-MYB 转录抑制因子基因 *SIMYB3*、*SIMYB7*、*SIMYB32* 和 *SIMYB76*，但它们是否调控番茄花青素苷的合成还不清楚^[74]。研究发现，R3-MYB 转录抑制因子需要与 bHLH 蛋白形成复合物，主动或被动地抑制结构基因的表达，阻止花青素苷的合成积累。对野生型番茄进行转录组分析表明，在 *SIMYBATV* 突变株系中大部分花青素苷生物合成的结构基因和几个调控基因 (*SIAN2*、*SIAN1* 和 *SIAN2-1*) 被上调，且负向调控番茄花青素苷的合成^[46-47]。茄子 *SmMYBL1* 基因可通过与 MYB 激活因子竞争 bHLH 结合位点，抑制 MYB 复合物的表达，进而抑制茄子花青素苷的生物合成^[41]。马铃薯中发现一个 R3-MYB 基因 *StMYBATV*，其翻译产物蛋白可与 bHLHs 蛋白结合，从而阻止了马铃薯细胞培养中花青素苷的生物合成^[56]。Li 等也鉴定了 5 个马铃薯 R3-MYB 基因 (*StMYB3*、*StMYB139*、*StMYB178*、*StMYB210* 和 *StMYB215*)，发现它们可能参与马铃薯花青素苷生物合成的负调控，但是否直接与花青素苷合成有关还不明确^[73]。

可见，两种类型的 MYB 转录抑制因子都能够通过与 MYB 激活因子竞争形成 MBW 复合物中的 bHLH 蛋白来抑制花青素苷的生物合成，从而降低其激活能力，减少花青素苷的积累。与 MYB 转录激活因子相比，茄科蔬菜中 MYB 转录抑制因子研究还较少，已在番茄和马铃薯中筛选得到的候选 MYB 转录抑制因子的作用模式也还需进一步的研究。

3.2 bHLH 和 WD40 转录因子

bHLH 作为植物的第二大转录因子家族，具有调控花青素苷生物合成的作用。研究表明，在茄科蔬菜中有 2 个主要的 bHLH 分支参与花青素苷合成调控，一个是 AN1 通过形成 MYB-AN1-WD40 (MBW) 复合物直接激活花

青素苷生物合成途径，另一个是 JAF13 通过形成上游的 MYB-JAF13-WD40(MBW)复合物来调控 AN1 转录间接激活花青素苷生物合成途径^[75]。在马铃薯中参与块茎果皮和果肉中花青素苷合成的 bHLH 转录因子 StbHLH1 被 StJAF13 激活，间接促进了花青素苷的合成，使马铃薯块茎形成紫色^[53]。来自 bHLH 家族的 CaMYC 在辣椒花青素苷代谢中具有重要作用，沉默 *CaMYC* 可导致花青素苷合成途径中结构基因表达减弱，花青素苷合成减少^[65]。茄子 bHLH 转录因子 SmTT8 不仅可以直接结合 *SmCHS* 基因的启动子，还可与花青素苷合成正向调控因子 SmMYB1 协同作用，增强花青素苷合成途径结构基因启动子的表达水平，使花青素苷的积累增加^[58-59]。来自茄子的 SmbHLH13 结合并激活 *SmCHS* 和 *SmF3H* 结构基因的表达，并且在拟南芥中过表达 *SmbHLH13* 增强了花青素苷的积累^[61]。Tian 等根据系统发育分析发现，茄子 *SmbHLH1* 和 *SmbHLH117* 可能参与花青素苷合成，但它们在茄子花青素苷合成中是起促进作用还是抑制作用，以及如何调控花青素苷合成的还在进一步研究^[76]。

WD40 是一类高度保守的蛋白，这类蛋白缺少 DNA 结合区，不能直接与下游基因启动子结合，因此 WD40 蛋白为 MYB 和 bHLH 蛋白一起形成 MBW 复合物提供了一个稳定的平台。在 *CaWD40* 基因被 VIGS 独立沉默的辣椒果实中，结构基因 *CHS*、*F3H*、*F3'5'H*、*DFR* 和 *3GT* 转录水平和花青素苷合成量出现降低现象^[68]。马铃薯中过表达 WD40 蛋白 StAN11 使结构基因 *StDFR* 的表达水平上调，花青素苷的积累增加，块茎颜色加深^[69]。番茄茎和叶中，WD40 蛋白 SIAN11 与 bHLH 转录因子 (SITT8 和 SIGL3) 相互作用，并与 MYB (SIANT1 和 SIAN2) 和 bHLH 转录因子形成 MBW 复合物，

调控 *SIDFR* 的表达和花青素苷的合成^[67]。但 Li 等却发现, 与已有报道不同, 茄子 WD40 蛋白 SmTTG1 可与 *SmCHS* 的启动子结合, 促进花青素苷的合成^[40], 可见, WD40 在花青素苷合成过程中是如何与下游基因启动子结合发挥调控作用尚待进一步研究。而且到目前为止, 在茄科蔬菜中有关 WD40 转录因子的研究还较少, WD40 蛋白在 MBW 复合物中是如何与 MYB 和 bHLH 共同作用调节花青素苷合成也有待进一步探索。

3.3 其他调控因子

其他基因家族也参与了调控花青素苷的合成, 如 bZIP 类的转录因子 HY5, 在光信号和低温信号通路中都具有重要的作用。在番茄中 SIHY5 能够直接识别并结合花青素苷生物合成基因的启动子 (如 G-box 和含 ACGT 元件的 *CHS1*、*CHS2* 和 *DFR*) 促进花青素苷的积累, 而沉默 *SIHY5* 基因减少了花青素苷的积累^[77]。最近的研究发现, 番茄中 B-box 转录因子 *SIBBX20* 基因的转录水平与叶片中花青素苷的积累呈正相关, *SIBBX20* 可以直接结合在 *SIDFR* 的启动子上激活其表达, 从而促进番茄花青素苷的积累^[78-79]。

除了 MYB 阻遏物, 研究还发现微小 RNA (microRNA, miRNA) 在转录后可使花青素苷的合成受到抑制, 如 miRNA858 通过抑制 R2R3-MYB 转录激活因子编码基因 (*SIMYB7L* 和 *SIMYB48L*) 在番茄中的表达, 减少了花青素苷的积累^[80]。在不同颜色的马铃薯中测定花青素苷含量和 miRNA828 积累量发现, miR828 在马铃薯紫色色素区表达水平较高, 在非色素区表达水平较低, 表明 miRNA828 的表达可促使马铃薯块茎皮紫色或红色组织的形成^[81]。有关 miRNA 对花青素苷积累的影响还处于起步阶段, miRNA 在不同作物中如何表达 (促进或

抑制花青素苷的合成) 尚不清楚, 其本身与其他转录因子是如何协同调控花青素苷生物合成的机制等问题都尚待研究。

4 影响花青素苷合成的因素

花青素苷的合成受到各种环境因素 (如光照、温度、水、土壤等) 及激素的调控, 这些因素主要通过调控花青素苷合成中的调控基因的表达水平来促进或抑制花青素苷的合成与积累。

4.1 光照

光是影响花青素苷积累的重要环境因子之一。强光可刺激许多植物的花青素苷合成的增加。光强可以调节光响应基因如 *COPI* 和 *HYS* 的表达, 从而增加花青素苷合成^[70]。除了光强外, 光质也会影响花青素苷的生物合成。在低紫外透光率的温室中生长的茄子果实花青素苷积累减少, 着色较差, 可以通过提供 UV-A 照射来改善其着色; 相比白光, UV-A 照射提高了番茄幼苗和番茄果实的花青素苷含量^[82]。将蓝光的比例增加, 番茄幼苗中花青素苷的含量也会随之增加; 而蓝光照射下生长的茄子植株中花青素苷生物合成却出现减少^[83-84]。可见光质对不同植物体内花青素苷生物合成的影响机理不尽相同。

光强和光质对花青素苷含量的影响归因于它们对花青素苷生物合成基因的影响, 强光主要通过控制 R2R3-MYB 转录因子来调控花青素苷的合成。通过对强光和弱光分别处理的转基因与野生番茄幼苗花青素苷含量检测发现, 转录调控因子编码基因 *SIAN2*、*SITT8* 和 *SIMYBL2* 在强光处理的转基因番茄植株中皆显著上调^[85]。然而强光对茄科蔬菜 AN1 转录因子的影响报道并不一致, 如在强光照射下, 番茄幼苗中的 *SIAN1* 表达量增加^[42], 而在辣椒叶片中未观察到 *CaAN1* 的转录发生显著变化^[86]。因此光是如

何通过 MYB 转录因子参与调控花青素苷的机制还需进一步研究。

4.2 温度

温度是影响花青素苷积累的又一个重要的环境因子,在低温条件下花青素苷合成增加,高温条件下花青素苷合成减少。如番茄在正常环境条件下,SIANT1 和 SIAN2 两者都能诱导转基因番茄合成花青素苷,而在高光或低温条件下,只有 SIAN2 在营养组织中作为花青素苷合成的激活转录因子,促进了花青素苷的合成^[42]。低温条件下,过表达 *SIHY5* 基因的番茄植株中结构基因 *CHS*、*CHI* 和 *F3H* 的表达量显著升高,且体内积累了更多的花青素苷^[87]。在高温条件下,马铃薯白色块茎中 *StMYB44s* 高度表达,在烟草中进行瞬时表达发现 *StMYB44s* 通过直接抑制 *DFR* 启动子的活性抑制了本氏烟草中花青素苷的积累^[57]。Leon-Chan 等研究发现低温处理显著提高了甜椒茎秆中花青素苷合成相关结构基因 *CaF3'5'H* 和 *CaDFR* 的表达水平^[88]。Zhou 等发现,3 个冷诱导基因 *SmCBF1*、*SmCBF2* 和 *SmCBF3* 在茄子抗寒性中起关键作用,其中 *SmCBFs* 和 *SmMYB113* 共表达显著提高了烟草中花青素苷的含量和花青素苷结构基因的表达水平;此外, *SmCBF2* 和 *SmCBF3* 的过表达有利于拟南芥在低温条件下花青素苷的积累^[38-89]。尽管在耐冷性和花青素苷积累方面已进行了一些研究,但低温条件下花青素苷生物合成的分子调控机制仍不清楚。

4.3 其他因素

花青素苷的积累还受到糖以及生长素的调节。蔗糖已被证明可以调节植物中花青素苷的生物合成,通过上调 *PAP1* 基因的表达进而促进花青素苷积累;在拟南芥中 *SUC1* (*sucrose transporter1*) 基因的突变降低了其花青素苷的积累、可溶性糖含量和乙烯产量^[90-91]。在拟南

芥的红色 *pap1-D* 细胞培养中发现不同的生长素 (IAA、NAA 和 2,4-D) 主要通过诱导 *TT8*、*GL3* 和 *PAP1* 基因的表达来控制花青素苷的生物合成^[92]。脱落酸 (abscisic acid, ABA) 也同样影响花青素苷的合成,ABA 处理茄子幼苗后发现,花青素苷相关基因 *SmGL3*、*SmTT8* 和 *SmTTG1* 的表达量有明显的升高,花青素苷的含量也出现升高^[31]。利用外源生长调节剂可促进花青素苷积累,使果实着色,提高果实品质,并且方法简便、经济有效,但对于不同茄科蔬菜 and 不同品种的作用浓度、作用时间仍需不断地探索。

5 总结与展望

随着人们对茄科蔬菜花青素苷合成途径的研究逐步深入,在茄子、番茄和马铃薯中发现并克隆了很多相关结构基因和调控基因并验证了其功能,大多结构基因的表达水平与花青素苷的合成成正相关,目前对花青素苷合成途径中研究较多的是 *CHS*、*F3'5'H*、*DFR*、*ANS*、*GT* 等关键结构基因。此外,结构基因的等位突变会改变其功能,从而可能会对花青素苷合成和茄科蔬菜的着色产生影响;结构基因的表达强弱与否,也会改变茄科蔬菜的颜色;而且在不同的品种中结构基因的功能也略有差异,因此在茄科蔬菜中明确结构基因的功能对进一步了解花青素苷合成具有重要意义。

目前关于调控基因的研究大多集中在 MYB 转录因子,MYB 转录因子调控花青素苷合成是一个复杂的调节机制,其既能激活花青素苷的合成,又能抑制花青素苷的积累;而且,MYB 转录因子既可直接作用于结构基因的启动子,增加或减少花青素苷的合成,又可与 bHLH 蛋白和 WD40 蛋白形成 MBW 复合物,调控结构基因的表达和花青素苷的合成积累。

同时 MYB 转录激活因子和抑制因子之间可竞争与 bHLH 蛋白或结构基因启动子的结合。但是, 有关 MYB 转录抑制因子在不同茄科蔬菜中的调节机制是否相同尚待进一步研究。笔者课题组以紫皮茄和白皮茄为材料, 利用 BSA 法构建极端基因池, 在亲本、基因池和 F₂ 代群体中进行筛选, 以期筛选出与之相关的 SSR 或 SRAP 标记, 并能够定位到花青素苷合成相关基因的位点上, 为茄子的果色育种提供参考; 同时通过对茄子 MYB 转录因子开展研究, 已筛选并克隆出与花青素苷合成相关的 MYB 转录抑制因子, 并将对其上下游基因进行研究, 以探明其抑制茄子花青素苷合成积累的调控机制。此外, bHLH、WD40 或其他转录因子对花青素苷的积累也起着重要作用, 但研究相对较少, 还有 miRNA、BBX 家族基因和 WRKY 家族基因对花青素苷合成的作用也有待深入研究。各种转录因子除了影响茄科蔬菜花色苷的合成外, 可能还与其他代谢密切相关。因花青素苷和原花青素的生物合成都需要花青素作为合成前体, 两者存在一定的竞争关系, 因此在不阻碍原花青素合成的前提下, 如何增加花青素苷的合成积累也值得研究。光照、温度等外部环境响应因子与结构基因和调控基因之间如何相互作用影响花青素苷的合成还有很多未知之处, 深入研究各转录因子在花青素苷生物合成的作用, 对于探明花青素苷调控网络具有重要的意义。

REFERENCES

- [1] Caputi L, Malnoy M, Goremykin V, et al. A genome-wide phylogenetic reconstruction of family 1 UDP-glycosyltransferases revealed the expansion of the family during the adaptation of plants to life on land. *Plant J*, 2012, 69(6): 1030-1042.
- [2] Mattioli R, Francioso A, Mosca L, et al. Anthocyanins: a comprehensive review of their chemical properties and health effects on cardiovascular and neurodegenerative diseases. *Molecules*, 2020, 25(17): 3809.
- [3] Liu Y, Tikunov Y, Schouten RE, et al. Anthocyanin biosynthesis and degradation mechanisms in solanaceous vegetables: a review. *Front Chem*, 2018, 6: 52.
- [4] Krga I, Milenkovic D. Anthocyanins: from sources and bioavailability to cardiovascular-health benefits and molecular mechanisms of action. *J Agric Food Chem*, 2019, 67(7): 1771-1783
- [5] 张映, 赵悦琪, 陈钰辉, 等. 茄子紫色形成的分子研究进展. *园艺学报*, 2019, 46(9): 1779-1796.
Zhang Y, Zhao YQ, Chen YH, et al. Progress in molecular research on purple formation of eggplant. *Acta Horti Sin*, 2019, 46 (9): 1779-1796 (in Chinese).
- [6] 庄维兵, 刘天宇, 束晓春, 等. 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*, 2018, 54(11): 1630-1644.
Zhuang WB, Liu TY, Shu XC, et al. The molecular regulation mechanism of anthocyanin biosynthesis and coloration in plants. *Plant Physiol J*, 2018, 54(11): 1630-1644 (in Chinese).
- [7] 宋建辉, 郭长奎, 石敏. 植物花青素生物合成及调控. *分子植物育种*, 2021, 19(11): 3612-3620.
Song JH, Guo CK, Shi M. Anthocyanin biosynthesis and transcriptional regulation in plant. *Mol Plant Breed*, 2021, 19(11): 3612-3620 (in Chinese).
- [8] 吕玲玲, 冯雪锋, 李威, 等. 茄子花青素研究进展. *分子植物育种*, 2018, 16(15): 5065-5071.
Lv LL, Feng XF, Li W, et al. Research progress of anthocyanin in eggplant. *Mol Plant Breed*, 2018, 16(15): 5065-5071 (in Chinese).
- [9] 王星, 罗双霞, 于萍, 等. 茄科蔬菜苯丙烷类代谢及相关酶基因研究进展. *园艺学报*, 2017, 44(9): 1738-1748.
Wang X, Luo SX, Yu P, et al. Advances in phenylpropanoid metabolism and its enzyme genes in solanaceae vegetables. *Acta Horti Sin*, 2017, 44(9): 1738-1748 (in Chinese).
- [10] Mes PJ, Boches P, Myers JR, et al. Characterization of tomatoes expressing anthocyanin in the fruit. *J Amer Soc Hort Sci*, 2008, 133(2): 262-269.
- [11] Su XY, Xu JT, Rhodes D, et al. Identification and quantification of anthocyanins in transgenic purple tomato. *Food Chem*, 2016, 202: 184-188.
- [12] Zhang Y, Hu Z, Chu G, et al. Anthocyanin accumulation and molecular analysis of anthocyanin

- biosynthesis-associated genes in eggplant (*Solanum melongena* L.). *J Agric Food Chem*, 2014, 62(13): 2906-2912.
- [13] Xiao XX, Wenqiu L, Wei L, et al. The analysis of physiological variations in M₂ generation of *Solanum melongena* L. mutagenized by ethyl methane sulfonate. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 17.
- [14] Jiang MM, Liu Y, Ren L, et al. Molecular cloning and characterization of anthocyanin biosynthesis genes in eggplant (*Solanum melongena* L.). *Acta Physiol Plant*, 2016, 38(7): 1-13.
- [15] 周婷婷. 茄子萼片花青素合成相关基因 *DFR* 和 *MYB* 的克隆及表达分析[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2016.
Zhou TT. Cloning and function analysis of the anthocyanin biosynthesis related genes *DFR* and *MYB* in eggplant sepals[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2016 (in Chinese).
- [16] 胡德龙. 茄子花青素合成相关基因 *SmDFR* 的克隆与生物信息学分析. 金陵科技学院学报, 2017, 33(2): 84-88.
Hu DL. Cloning and bioinformatics analysis of *SmDFR* gene in eggplant. *J Jinling Inst Technol*, 2017, 33(2): 84-88 (in Chinese).
- [17] 李翔. 茄子花青素生物合成关键基因的克隆与表达分析[D]. 上海: 上海交通大学, 2011.
Li X. Cloning and expression characterization of the anthocyanin biosynthesis key genes in eggplant (*Solanum melongena* L.)[D]. Shanghai: Shanghai Jiaotong University, 2011 (in Chinese).
- [18] 王世界. 茄子花青素生物合成关键 MYB 转录因子的筛选及克隆[D]. 泰安: 山东农业大学, 2016.
Wang SJ. Screening and cloning of key MYB transcription factor of anthocyanin biosynthesis in eggplant (*Solanum melongena* L.)[D]. Taian: Shandong Agricultural University, 2016 (in Chinese).
- [19] 孙保娟, 黎振兴, 罗少波, 等. 光照对茄子果色的调控及相关基因的分离. 园艺学报, 2012, 39(Supp): 2672.
Sun BJ, Li ZX, Luo SB, et al. Light regulation of aubergine fruit color and isolation of related genes. *Acta Horticult Sin*, 2012, 39(Supp): 2672.
- [20] 胡德龙. 茄子花青素糖基转移酶基因 *SmGT* 的克隆与生物信息学分析. 浙江农业科学, 2017, 58(11): 2029-2033.
Hu DL. Cloning and bioinformatics analysis of eggplant anthocyanin glycosyltransferase gene *SmGT*. *J Zhejiang Agric Sci*, 2017, 58(11): 2029-2033 (in Chinese).
- [21] Povero G, Gonzali S, Bassolino L, et al. Transcriptional analysis in high-anthocyanin tomatoes reveals synergistic effect of *Aft* and *atv* genes. *J Plant Physiol*, 2011, 168(3): 270-279.
- [22] Wang YL, Luo ZD, Lu C, et al. Transcriptome profiles reveal new regulatory factors of anthocyanin accumulation in a novel purple-colored cherry tomato cultivar Jinling Moyu. *Plant Growth Regul*, 2019, 87(1): 9-18.
- [23] Tang B, Li L, Hu Z, et al. Anthocyanin accumulation and transcriptional regulation of anthocyanin biosynthesis in purple pepper. *J Agric Food Chem*, 2020, 68(43): 12152-12163.
- [24] Liu Y, Lin-Wang K, Deng C, et al. Comparative transcriptome analysis of white and purple potato to identify genes involved in anthocyanin biosynthesis. *PLoS One*, 2015, 10(6): e0129148.
- [25] Liu F, Yang Y, Gao J, et al. A comparative transcriptome analysis of a wild purple potato and its red mutant provides insight into the mechanism of anthocyanin transformation. *PLoS One*, 2018, 13(1): e0191406.
- [26] Jung CS, Griffiths HM, De Jong DM, et al. The potato P locus codes for flavonoid 3', 5'-hydroxylase. *Theor Appl Genet*, 2005, 110(2): 269-275.
- [27] Strygina KV, Khlestkina EK. Anthocyanins synthesis in potato (*Solanum tuberosum* L.): genetic markers for smart breeding (review). *S-h Biol*, 2017, 52(1): 37-49.
- [28] Zhang HL, Zhao XJ, Zhang JP, et al. Functional analysis of an anthocyanin synthase gene *StANS* in potato. *Sci Hortic*, 2020, 272: 109569.
- [29] 聂利珍, 李晓东, 谢锐, 等. 彩色马铃薯查尔酮合酶基因的克隆及生物信息学分析. 分子植物育种, 2021, 1-14.
Nie LZ, Li XD, Xie R, et al. Cloning and bioinformatics analysis of the charone synthase gene from color potato (*Solanum tuberosum* L.). *Molecular Plant Breeding*, 2021, 1-14.
- [30] Zhang YJ, Chu GH, Hu ZL, et al. Genetically engineered anthocyanin pathway for high health-promoting pigment production in eggplant. *Mol Breed*, 2016, 36(5): 1-14.
- [31] 刘卫. 茄子花青素合成相关转录因子的研究[D]. 上海: 上海交通大学, 2017.
Liu W. Study on transcription factors related to anthocyanin synthesis in eggplant[D]. Shanghai: Shanghai Jiaotong University, 2017 (in Chinese).
- [32] Docimo T, Francese G, Ruggiero A, et al. Phenylpropanoids accumulation in eggplant fruit:

- characterization of biosynthetic genes and regulation by a MYB transcription factor. *Front Plant Sci*, 2016, 6: 1233.
- [33] Stommel JR, Dumm JM. Coordinated regulation of biosynthetic and regulatory genes coincides with anthocyanin accumulation in developing eggplant fruit. *J Amer Soc Hort Sci*, 2015, 140(2): 129-135.
- [34] 邵文婷, 刘杨, 韩洪强, 等. 茄子花青素合成相关基因 *SmMYB* 的克隆与表达分析. *园艺学报*, 2013, 40(3): 467-478.
- Shao WT, Liu Y, Han HQ, et al. Cloning and expression analysis of an anthocyanin-related transcription factor gene *SmMYB* in eggplant. *Acta Horti Sin*, 2013, 40(3):467-478 (in Chinese).
- [35] 李鲁俊. 茄皮花青素含量分析及其受 *SmMYB₆* 调控的分子机制[D]. 泰安: 山东农业大学, 2018.
- Li LJ. Analysis of anthocyanin content in eggplant peel and molecular mechanism of anthocyanin biosynthesis regulated by *SmMYB₆*[D]. Taian: Shandong Agricultural University, 2018 (in Chinese).
- [36] Shi SL, Liu Y, He YJ, et al. R2R3-MYB transcription factor *SmMYB75* promotes anthocyanin biosynthesis in eggplant (*Solanum melongena* L.). *Sci Hortic*, 2021, 282: 110020.
- [37] Babak OG, Nekrashevich NA, Nikitinskaya TV, et al. Study of the Myb-factor polymorphism based on comparative genomics of vegetable solanaceae crops (tomato, pepper, eggplant) to search for DNA markers that differentiate samples by the anthocyanins accumulation. *Dokl Akad Nauk*, 2020, 63(6): 721-729.
- [38] Zhou L, He Y, Li J, et al. CBFs function in anthocyanin biosynthesis by interacting with *MYB113* in eggplant (*Solanum melongena* L.). *Plant Cell Physiol*, 2020, 61(2): 416-426.
- [39] 扶京龙. 调控茄子果实着色 MYB 转录因子表达分析及功能鉴定[D]. 广州: 华南农业大学, 2017.
- Fu JL. The expression analysis and functional identification of MYB transcription factor in regulation of eggplant fruit coloration[D]. Guangzhou: South China Agricultural University, 2017 (in Chinese).
- [40] Li L, He Y, Ge H, et al. Functional characterization of *SmMYB86*, a negative regulator of anthocyanin biosynthesis in eggplant (*Solanum melongena* L.). *Plant Sci*, 2021, 302: 110696.
- [41] Moglia A, Florio FE, Iacopino S, et al. Identification of a new R3 MYB type repressor and functional characterization of the members of the MBW transcriptional complex involved in anthocyanin biosynthesis in eggplant (*S. melongena* L.). *PLoS One*, 2020, 15(5): e0232986.
- [42] Kiferle C, Fantini E, Bassolino L, et al. Tomato R2R3-MYB proteins *SIANT1* and *SIAN2*: same protein activity, different roles. *PLoS One*, 2015, 10(8): e0136365.
- [43] Yan S, Chen N, Huang Z, et al. Anthocyanin fruit encodes an R2R3-MYB transcription factor, *SIAN2*-like, activating the transcription of *SIMYBATV* to fine-tune anthocyanin content in tomato fruit. *New Phytol*, 2020, 225(5): 2048-2063.
- [44] Jian W, Cao H, Yuan S, et al. *SIMYB75*, an MYB-type transcription factor, promotes anthocyanin accumulation and enhances volatile aroma production in tomato fruits. *Hortic Res*, 2019, 6: 22.
- [45] Ballester AR, Molthoff J, De Vos R, et al. Biochemical and molecular analysis of pink tomatoes: deregulated expression of the gene encoding transcription factor *SIMYB12* leads to pink tomato fruit color. *Plant Physiol*, 2010, 152(1): 71-84.
- [46] Cao X, Qiu Z, Wang X, et al. A putative R3 MYB repressor is the candidate gene underlying *atroviolacium*, a locus for anthocyanin pigmentation in tomato fruit. *J Exp Bot*, 2017, 68(21/22): 5745-5758.
- [47] Colanero S, Perata P, Gonzali S. The *atroviolacea* gene encodes an R3-MYB protein repressing anthocyanin synthesis in tomato plants. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 830.
- [48] Tominaga-Wada R, Wada T. Regulation of root hair cell differentiation by R3 MYB transcription factors in tomato and *Arabidopsis*. *Front Plant Sci*, 2014, 5: 91.
- [49] Zhang RX, Cheng GX, Liu GT, et al. Assessing the functional role of color-related *CaMYB* gene under cold stress using virus-induced gene silencing in the fruit of pepper (*Capsicum annuum* L.). *Sci Hortic*, 2020, 272: 109504.
- [50] Ohno S, Ueno M, Doi M. Differences in the *CaMYBA* genome between anthocyanin-pigmented cultivars and non-pigmented cultivars in pepper (*Capsicum annuum*). *Hortic J*, 2020, 89(1): 30-36.
- [51] Strygina KV, Kochetov AV, Khlestkina EK. Genetic control of anthocyanin pigmentation of potato tissues. *BMC Genet*, 2019, 20 (Suppl 1): 27.
- [52] 贾羊毛加, 王芳, 叶广继, 等. 紫色马铃薯花青素 *StAN1* 基因的克隆及功能分析. *西北植物学报*, 2019, 39(3): 397-403.
- JiayANG MJ, Wang F, Ye GJ, et al. Cloning and function analysis of anthocyanin *StAN1* gene from purple potato. *Acta Bot Boreali-Occidentalia Sin*, 2019,

- 39(3): 397-403 (in Chinese).
- [53] Liu Y, Lin-Wang K, Espley RV, et al. Functional diversification of the potato R2R3 MYB anthocyanin activators AN1, MYBA1, and MYB113 and their interaction with basic helix-loop-helix cofactors. *J Exp Bot*, 2016, 67(8): 2159-2176.
- [54] Payyavula RS, Singh RK, Navarre DA. Transcription factors, sucrose, and sucrose metabolic genes interact to regulate potato phenylpropanoid metabolism. *J Exp Bot*, 2013, 64(16): 5115-5131.
- [55] Jung CS, Griffiths HM, De Jong DM, et al. The potato developer (D) locus encodes an R2R3 MYB transcription factor that regulates expression of multiple anthocyanin structural genes in tuber skin. *Theor Appl Genet*, 2009, 120(1): 45-57.
- [56] D'Amelia V, Villano C, Batelli G, et al. Genetic and epigenetic dynamics affecting anthocyanin biosynthesis in potato cell culture. *Plant Sci*, 2020, 298: 110597.
- [57] Liu YH, Wang KL, Espley RV, et al. StMYB44 negatively regulates anthocyanin biosynthesis at high temperatures in tuber flesh of potato. *J Exp Bot*, 2019, 70(15): 3809-3824.
- [58] 刘新宇, 韩洪强, 葛海燕, 等. 茄子花青素合成中 SmTTG1、SmGL3 和 SmTT8 的表达及其蛋白质间的相互作用. *园艺学报*, 2014, 41(11): 2241-2249.
Liu XY, Han HQ, Ge HY, et al. Cloning, expression and interaction of anthocyanin-related transcription factors SmTTG1, Sm GL3 and SmTT8 in eggplant. *Acta Hortic Sin*, 2014, 41(11): 2241-2249 (in Chinese).
- [59] He Y, Chen H, Zhou L, et al. Comparative transcription analysis of photosensitive and non-photosensitive eggplants to identify genes involved in dark regulated anthocyanin synthesis. *BMC Genomics*, 2019, 20(1): 678.
- [60] 赵雪洁. SmTT8 介导紫茄果实光依赖型花色苷生物合成的分子机理[D]. 郑州: 郑州大学, 2020.
Zhao XJ. Molecular mechanism of SmTT8 mediating light-dependent anthocyanin biosynthesis in eggplant fruits[D]. Zhengzhou: Zhengzhou University, 2020 (in Chinese).
- [61] Xi HC, He YJ, Chen HY. Functional characterization of SmbHLH13 in anthocyanin biosynthesis and flowering in eggplant. *Hortic Plant J*, 2021, 7(1): 73-80.
- [62] Tominaga-Wada R, Ota K, Hayashi N, et al. Expression and protein localization analyses of *Arabidopsis* GLABRA3 (GL3) in tomato (*Solanum lycopersicum*) root epidermis. *Plant Biotechnol* (Tokyo), 2017, 34(2): 115-117.
- [63] Tominaga-Wada R, Masakane A, Wada T. Effect of phosphate deficiency-induced anthocyanin accumulation on the expression of *Solanum lycopersicum* GLABRA3 (SIGL3) in tomato. *Plant Signal Behav*, 2018, 13(6): e1477907.
- [64] Qiu Z, Wang X, Gao J, et al. The tomato hoffman's anthocyaninless gene encodes a bHLH transcription factor involved in anthocyanin biosynthesis that is developmentally regulated and induced by low temperatures. *PLoS One*, 2016, 11(3): e0151067.
- [65] Lu BY, Cheng GX, Zhang Z, et al. CaMYC, a novel transcription factor, regulates anthocyanin biosynthesis in color-leaved pepper (*Capsicum annuum* L.). *J Plant Growth Regul*, 2019, 38(2): 574-585.
- [66] Gisbert C, Dumm JM, Prohens J, et al. A spontaneous eggplant (*Solanum melongena* L.) color mutant conditions anthocyanin-free fruit pigmentation. *HortScience*, 2016, 51(7): 793-798.
- [67] Gao Y, Liu J, Chen Y, et al. Tomato SIAN11 regulates flavonoid biosynthesis and seed dormancy by interaction with bHLH proteins but not with MYB proteins. *Hortic Res*, 2018, 5: 27.
- [68] Aguilar-Barragán A, Ochoa-Alejo N. Virus-induced silencing of MYB and WD40 transcription factor genes affects the accumulation of anthocyanins in chilli pepper fruit. *Biol Plant*, 2014, 58(3): 567-574.
- [69] Li W, Wang B, Wang M, et al. Cloning and characterization of a potato *StAN11* gene involved in anthocyanin biosynthesis regulation. *J Integr Plant Biol*, 2014, 56(4): 364-372.
- [70] Jiang M, Ren L, Lian H, et al. Novel insight into the mechanism underlying light-controlled anthocyanin accumulation in eggplant (*Solanum melongena* L.). *Plant Sci*, 2016, 249: 46-58.
- [71] Li J, Ren L, Gao Z, et al. Combined transcriptomic and proteomic analysis constructs a new model for light-induced anthocyanin biosynthesis in eggplant (*Solanum melongena* L.). *Plant Cell Environ*, 2017, 40(12): 3069-3087.
- [72] Zhang HL, Yang B, Liu J, et al. Analysis of structural genes and key transcription factors related to anthocyanin biosynthesis in potato tubers. *Sci Hortic*, 2017, 225: 310-316.
- [73] Li YM, Liang J, Zeng XZ, et al. Genome-wide analysis of MYB gene family in potato provides insights into tissue-specific regulation of anthocyanin biosynthesis. *Hortic Plant J*, 2021, 7(2): 129-141.
- [74] Zhao P, Li Q, Li J, et al. Genome-wide identification and characterization of R2R3MYB family in *Solanum*

- lycopersicum*. Mol Genet Genomics, 2014, 289(6): 1183-1207.
- [75] Montefiori M, Brendolise C, Dare AP, et al. In the Solanaceae, a hierarchy of bHLHs confer distinct target specificity to the anthocyanin regulatory complex. J Exp Bot, 2015, 66(5): 1427-1436.
- [76] Tian S, Li L, Wei M, et al. Genome-wide analysis of basic helix-loop-helix superfamily members related to anthocyanin biosynthesis in eggplant (*Solanum melongena* L.). PeerJ, 2019, 7: e7768.
- [77] Liu CC, Chi C, Jin LJ, et al. The bZip transcription factor HY₅ mediates CRY1a-induced anthocyanin biosynthesis in tomato. Plant Cell Environ, 2018, 41(8): 1762-1775.
- [78] Xiong C, Luo D, Lin A, et al. A tomato B-box protein SIBBX20 modulates carotenoid biosynthesis by directly activating phytoene synthase 1, and is targeted for 26S proteasome-mediated degradation. New Phytol, 2019, 221(1): 279-294.
- [79] Luo D, Xiong C, Lin A, et al. SIBBX20 interacts with the COP₉ signalosome subunit SICSN₅-2 to regulate anthocyanin biosynthesis by activating *SIDFR* expression in tomato. Horticulture Res, 2021, 8(1): 163.
- [80] Jia X, Shen J, Liu H, et al. Small tandem target mimic-mediated blockage of microRNA858 induces anthocyanin accumulation in tomato. Planta, 2015, 242(1): 283-293.
- [81] Bonar N, Liney M, Zhang R, et al. Potato miR828 is associated with purple tuber skin and flesh color. Front Plant Sci, 2018, 9: 1742.
- [82] Guo J, Wang MH. Ultraviolet A-specific induction of anthocyanin biosynthesis and PAL expression in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). Plant Growth Regul, 2010, 62(1): 1-8.
- [83] Hernández R, Eguchi T, Deveci M, et al. Tomato seedling physiological responses under different percentages of blue and red photon flux ratios using LEDs and cool white fluorescent lamps. Sci Horticulture, 2016, 213: 270-280.
- [84] He Y, Li D, Li S, et al. SmBICs inhibit anthocyanin biosynthesis in eggplant (*Solanum melongena* L.). Plant Cell Physiol, 2021, 62(6): 1001-1011.
- [85] 张彦杰. 紫白菜与紫茄花色苷生物合成及光调控的分子机理研究[D]. 重庆: 重庆大学, 2015.
Zhang YJ. Molecular analysis of light-regulated anthocyanin biosynthesis in purple Chinese cabbage and purple eggplant[D]. Chongqing: Chongqing University, 2015 (in Chinese).
- [86] Lightbourn GJ, Stommel JR, Griesbach RJ. Epistatic interactions influencing anthocyanin gene expression in *Capsicum annuum*. J Amer Soc Hort Sci, 2007, 132(6): 824-829.
- [87] 张田田. 番茄 *SlHY5* 基因在低温胁迫中的作用[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2016.
Zhang TT. Function of tomato *SlHY5* gene under cold stress[D]. Yangling: Northwest A & F University, 2016 (in Chinese).
- [88] LeonR, Lightbourn-Rojas LA, Lopez-meyer M, et al. Differential gene expression of anthocyanin biosynthetic genes under low temperature and ultraviolet-B radiation in bell pepper (*Capsicum annuum*). Int J Agric Biol, 2020, 23(3): 531-538.
- [89] Zhou L, Li J, He YJ, et al. Functional characterization of *SmCBF* genes involved in abiotic stress response in eggplant (*Solanum melongena*). Sci Horticulture, 2018, 233: 14-21.
- [90] Shi MZ, Xie DY. Biosynthesis and metabolic engineering of anthocyanins in *Arabidopsis thaliana*. Recent Pat Biotechnol, 2014, 8(1): 47-60.
- [91] Jeong SW, Das PK, Jeoung SC, et al. Ethylene suppression of sugar-induced anthocyanin pigmentation in *Arabidopsis*. Plant Physiol, 2010, 154(3): 1514-1531.
- [92] Liu Z, Shi MZ, Xie DY. Regulation of anthocyanin biosynthesis in *Arabidopsis thaliana* red pap1-D cells metabolically programmed by auxins. Planta, 2014, 239(4): 765-781.

(本文责编 郝丽芳)