

徐 德, 郑远静, 高方平, 等. 花色苷的生物合成及其影响因素研究进展[J]. 江苏农业学报, 2019, 35(5): 1246-1253.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2019.05.035

花色苷的生物合成及其影响因素研究进展

徐 德¹, 郑远静¹, 高方平¹, 李欲轲¹, 孙 威^{1,2}

(1. 贵州师范大学生命科学学院植物生理与发育调控重点实验室, 贵州 贵阳 550025; 2. 西南喀斯特山地生物多样性保护重点实验室, 贵州 贵阳 550025)

摘要: 花色苷是一种天然的水溶性色素, 常分布于植物的花、果实、茎、叶细胞中, 能赋予植物丰富的色彩。花色苷对植物具有重要的生理生态功能, 能帮助植物适应和抵御不良环境, 对人类还具有疾病预防和保健作用。研究结果证明, 花色苷的生物合成至少需要苯丙氨酸解氨酶(*PAL*)、查尔酮合成酶(*CHS*)、查尔酮异构酶(*CHI*)、黄酮-3-羟化酶(*F3H*)、类黄酮-3'-羟化酶(*F3'H*)、类黄酮-3', 5'-羟化酶(*F3'5'H*)、二氢黄酮醇-4-还原酶(*DFR*)、花色苷合成酶(*ANS*)、类黄酮 3-O-葡萄糖基转移酶(*3GT*)等酶共同参与, 同时受内在因素与外在因素的共同调控, 本文重点从花色苷生物合成及影响因素两方面进行综合评述, 为花色苷的生物合成及开发和利用研究提供基础。

关键词: 花色苷; 生物合成; 内在因素; 外在因素

中图分类号: Q946.83

文献标识码: A

文章编号: 1000-4440(2019)05-1246-08

Advances in the biosynthesis and influencing factors of anthocyanins

XU Hui¹, ZHENG Yuan-jing¹, GAO Fang-ping¹, LI Yu-ke¹, SUN Wei^{1,2}

(1. Key Laboratory of Plant Physiology and Development Regulation, College of Life Science, Guizhou Normal University, Guiyang 550025, China; 2. Key Laboratory of State Forestry Administration on Biodiversity Conservation in Karst Mountain Area of Southwest of China, Guiyang 550025, China)

Abstract: Anthocyanin is a kind of natural water-soluble pigment, which is usually distributed in the cells of flowers, fruits, stems and leaves, and can endow abundant colors to plants. It has been reported that anthocyanin possesses important physiological and ecological functions and can help plants adapt to and resist adverse environment. In addition, anthocyanin has the function of disease prevention and health promotion for human beings. Previous studies demonstrated that phenylalanine ammonialyase (*PAL*), chalcone synthase (*CHS*), chalcone isomerase (*CHI*), flavanone-3-hydroxylase (*F3H*), flavonoid-3'-hydroxylase (*F3'H*), flavonoid-3', 5'-hydroxylase (*F3'5'H*), dihydroflavonol-4-reductase (*DFR*), anthocyanin synthase (*ANS*), flavonoid-3-O-glucosyltransferase (*3GT*) and other enzymes were required for anthocyanin biosynthesis at least, meanwhile, this biosynthesis was also regulated by both internal and external factors. In this paper, the biosynthesis of anthocyanin and the influencing factors were reviewed in order to provide the basis for the study of the anthocyanin biosynthesis and utilization.

收稿日期: 2019-01-01

基金项目: 国家自然科学基金项目(31760076); 贵州省教育厅青年科技人才成长项目[黔教合 KY 字(2017)122]; 贵州省重点实验室建设项目[黔科合 Z 字(2011)4005]; 贵州省联合基金项目[黔科合 LH 字(2016)7211 号、黔科合 LH 字(2017)7358 号]

作者简介: 徐 德(1995-), 女, 苗族, 贵州福泉人, 硕士研究生, 主要从事植物细胞与分子生物学研究。(E-mail) xuhui09@163.com

通讯作者: 孙 威, (E-mail) sunwei889@163.com

osynthesis at least, meanwhile, this biosynthesis was also regulated by both internal and external factors. In this paper, the biosynthesis of anthocyanin and the influencing factors were reviewed in order to provide the basis for the study of the anthocyanin biosynthesis and utilization.

Key words: anthocyanin; biosynthesis; internal factor; external factor

类黄酮、类胡萝卜素、甜菜碱是影响植物颜色形

成的三大类主要色素,前两者广泛分布在各种植物中,而甜菜碱只存在于石竹目植物中,并且不能与类黄酮化合物共存。类黄酮是植物呈色的主要物质之一,广泛存在于高等陆生植物中,根据其化学结构的不同可分为黄酮类、黄烷酮、黄酮醇、花色苷等,其中花色苷是使植物呈现出五彩斑斓色彩的主要物质^[1-2]。花色苷除能赋予植物丰富的色彩外,还能作为渗透调节物质帮助植物适应和抵御不良环境。例如,甜樱桃在受到干旱胁迫时,其体内矢车菊-3-*O*-葡萄糖苷和矢车菊-3-*O*-芸香糖苷 2 种花色苷的含量会显著增高,表明甜樱桃可通过提高花色苷含量增强其抗旱能力^[3];又如,在高盐胁迫下,甘蓝型油菜可通过调节体内花色苷含量,提高植株的耐盐性^[4]。除此之外,植物繁殖器官中的花色苷还可作为一种视觉信号吸引传粉者和种子传播者,提高植物延续后代的能力^[5]。所以花色苷不仅可以使植物呈现出丰富的颜色,还能提高植物抵抗逆境胁迫的能力,同时吸引传粉者和种子传播者提高植物育性。

很多研究结果证明,花色苷由于其较强的抗氧化能力而具有多种药理作用^[6]。对蓝莓花色苷的研究结果显示,蓝莓花色苷能够显著降低人视网膜色素上皮细胞的损伤,抑制细胞凋亡^[7];而金银花花色苷则可以有效杀伤荷瘤小鼠体内的肿瘤细胞,抑制肿瘤生长,改善荷瘤小鼠的生存状态^[8];同样 Mazewski 等的研究结果表明,植物花色苷提取物可降低抗凋亡蛋白的表达,进而诱导结肠癌细胞凋亡^[9]。

花色苷除具有上述抗氧化、抑制细胞凋亡、抗炎症、抗肿瘤等功能外,研究者通过对桑葚、黑枸杞、蓝莓、紫薯、紫甘蓝等食用植物花色苷提取物的研究结果证明,花色苷还具有抗癌、抗衰老、抗肥胖、抑菌、保护肝脏等功效^[6]。本文主要对花色苷的生物合成及其影响因素进行全面综述,旨在为花色苷的开发和利用提供理论依据。

1 花色苷的生物合成

1.1 花色苷的生物合成途径

花色苷的生物合成是类黄酮合成途径的一个分支,且该过程在玉米、拟南芥、葡萄、苹果等植物中研究得较为透彻^[10]。植物体内花色苷的生物合成最初是由苯丙氨酸经苯丙烷代谢途径合成香豆酰

CoA,随后香豆酰 CoA 进入类黄酮合成途径,与三分子丙二酰 CoA 合成查尔酮,查尔酮内环化形成的二氢黄酮醇进入各分支途径,合成不同种类的花色苷,整个过程需要在多种酶的参与下才能顺利完成(图 1)。

1.1.1 香豆酰 CoA 的合成 一切含苯丙烷骨架的物质都是由苯丙烷代谢途径直接或间接产生,苯丙氨酸在苯丙氨酸解氨酶(*PAL*)的作用下合成香豆酰 CoA。研究结果显示,*PAL* 是参与花色苷合成的第一个酶,但其是否为花色苷合成过程中的关键酶还存在争议。早期对草莓花色苷的研究结果表明,*PAL* 的活性与花色苷的积累呈正相关^[11]。而张雪等的研究却发现虽然 *PAL* 参与红梨花色苷的合成启动,但仅在启动前期活性很高,合成启动后其活性却逐渐降低^[12]。

1.1.2 黄烷酮的合成 香豆酰 CoA 与三分子丙二酰 CoA 在查尔酮合成酶(*CHS*)的作用下缩合、环化生成双环查尔酮,为花色苷的合成提供基本碳骨架。随后双环查尔酮在查尔酮异构酶(*CHI*)的作用下快速异构化形成具有生物学活性的无色黄烷酮。*CHS* 是花色苷生物合成的限速酶,其活性高低决定花色苷的有无及含量^[13]。如,鸳鸯茉莉盛开后,花色由深紫色变为纯白色,体内花色苷含量逐渐下降,相应地其 *CHS* 基因的表达量也逐渐下降,说明 *CHS* 基因的表达直接决定并影响植物花色苷的积累量^[14]。研究结果表明,查尔酮的异构化可自发发生,但 *CHI* 可以加速异构化进程,使异构化速度增加 10^7 倍,大大促进花色苷的合成。比如 *CHI* 基因在紫肉甘薯中大量表达,而在白肉甘薯中不表达,证明 *CHI* 基因可促进查尔酮的异构化及花色苷的合成与积累^[15]。

1.1.3 二氢黄酮醇的合成 二氢黄酮醇(DHK、DHQ、DHM)是类黄酮代谢途径中的重要中间产物,为黄酮醇、花色素、花色苷等类黄酮的合成提供前体物质。二氢山奈酚(DHK)是黄烷酮在黄烷酮 3-羟化酶(*F3H*)作用下生成的产物,且其又可在类黄酮 3'-羟化酶(*F3'H*)和类黄酮 3'5'-羟化酶(*F3'5'H*)的作用下发生羟基化,分别合成二氢槲皮素(DHQ)和二氢杨梅黄酮(DHM)。研究结果表明,*F3H* 基因的表达水平可调节植物花色苷的积累。例如,矮牵牛、香石竹、草莓的 *F3H* 基因被抑制表达后,其花和果实颜色随之减弱,甚至失去颜色^[16]。*F3'H* 和 *F3'5'H*

拟南芥中过量表达紫薯 3GT 基因,使拟南芥茎中的花色素迅速糖基化,显著提高了其花色苷的积累量^[24]。

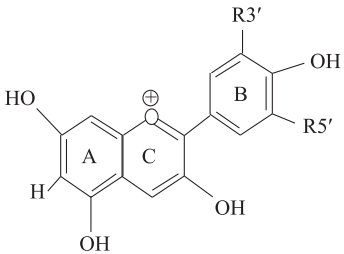
综上,花色苷的生物合成是苯丙氨酸经多步酶促反应的产物,其合成过程需要在苯丙氨酸解氨酶(PAL)、查尔酮合成酶(CHS)、查尔酮异构酶(CHI)、黄烷酮 3-羟基化酶(F3H)、类黄酮 3'-羟化酶(F3'H)、类黄酮 3',5'-羟化酶(F3'5'H)、二氢黄酮醇 4-还原酶(DFR)、花色素合成酶(ANS)、类黄酮 3-O-葡萄糖基转移酶(3GT)等酶的参与下才能完成,且其合成速率和积累量与上述酶的活性息息相关。

1.2 花色苷的结构和种类

花色苷的配基为花色素,由 2 个芳香环(A 环和 B 环)和 1 个含氧杂环(C 环)相连而成,由于共轭双键的存在,其能够吸收可见光而呈现出一定的颜色^[25]。自然条件下,花色素极不稳定,常与糖类结合形成稳定的花色苷,并且所形成的花色苷可进一步经糖基化、甲基化和酰基化修饰,从而形成更多不同种类的花色苷。因此,不同种类花色苷之间的区别主要在于其 C 骨架上羟基数目、甲基化程度、糖基化与酰

基化的种类、数目和位置的不同。如,花色素的糖基化首先发生在 C-3 位置上,形成 3 种最常见的非甲基化花色苷,即天竺葵素 3-O-糖苷、矢车菊素 3-O-糖苷、飞燕草素 3-O-糖苷,而后两者可再经过不同程度的甲基化修饰形成芍药素 3-O-糖苷、牵牛素 3-O-糖苷和锦葵素 3-O-糖苷(表 1)。以上这六类花色苷一方面可由于所结合糖分子(葡萄糖、鼠李糖、半乳糖、木糖、阿拉伯糖等)种类的不同形成不同种类的花色苷;另一方面可在此基础上继续在 C-3 和 C-5 或 C-3 和 C-7 位置上发生糖基化从而形成不同种类的二糖苷和三糖苷^[26]。所形成的糖基化花色苷也可被有机酸酰化再生成酰基化花色苷,参与酰化的有机酸主要有香豆酸、阿魏酸、咖啡酸、对羟基苯甲酸等,这些有机酸可结合在花色苷的 3'OH 上,也可结合在 5'OH 上,根据结合有机酸数目和位置的不同生成单酰化花色苷、双酰化花色苷和多酰化花色苷。综上,由于不同的修饰方式,使得自然界中存在多种多样的花色苷,研究结果显示,目前从不同植物中鉴定出的花色苷已超过 6 000 多种,仅在紫薯、黑接骨木果和红甘蓝中就已鉴定出约 37 种^[27-30]。

表 1 花色苷的基本结构
Table 1 Basic structure of anthocyanin

基本结构	R3'	R5'	花色苷
	- OH	- OH	飞燕草素-3-O-糖苷
	- OH	- OCH ₃	牵牛素-3-O-糖苷
	- OCH ₃	- OCH ₃	锦葵素苷-3-O-糖苷
	- OH	- H	矢车菊-3-O-糖苷
	- OCH ₃	- H	芍药素-3-O-糖苷
	- H	- H	天竺葵素-3-O-糖苷

2 影响花色苷合成的内在因素及外在因素

2.1 内在因素

2.1.1 生长发育阶段 在果实中,花色苷自果实形成期开始合成,进入着色期,花色苷合成速率加快。如葡萄和山桃稠李果实从着色期至成熟期总花色苷含量表现为上升趋势,至成熟期其含量达到最大值^[31-32]。花瓣中花色苷的积累通常在半开时达到最

大值,而盛开期以后只降解不合成。如日本杏花瓣和紫枝玫瑰花瓣中花色苷的积累模式均与此相符^[33-34]。对于叶片而言其花色苷的积累与叶绿素含量和周围环境密切相关,在进入冬天时气候寒冷干燥,植物叶片叶绿素含量下降,而花色苷大量合成,叶片变红;并且此时花色苷的大量积累有利于植物适应寒冷的环境^[35]。

2.1.2 植物生长物质 脱落酸(ABA):脱落酸(ABA)是一种具有倍半萜结构的内源性植物激素,可

通过 2 个方面促进花色苷的积累。一方面是通过影响植物各内源激素间的比例促进花色苷的积累。如喷施外源 ABA 后,果实内源 ABA 及乙烯释放量增加,使植物体内 ABA、乙烯等激素之间的动态平衡也发生改变,导致果实花色苷大量积累^[36]。另一方面,ABA 能够上调花色苷合成途径中相关基因的表达,从而促进花色苷的积累。例如,经 ABA 处理后的草莓果肉中花色苷合成相关基因(*CHS*、*CHI*、*F3H*、*3GT*、*DFR*)表达量上升,同时草莓颜色加深^[37]。

赤霉素(GA):赤霉素(GA)是植物六大激素之一,在植物生长过程中发挥调控作用,同时也是植物花色苷合成与积累的重要调控因子。牛亮亮等^[38]的试验结果证明,增加紫薯中外源 GA 浓度后,其花色苷含量逐渐增加,并且块茎中 *CHS*、*CHI*、*F3H*、*F3'H* 等基因的表达量增加,表明 GA 通过上调紫薯花色苷合成相关酶基因的表达促进花色苷的合成;但是也有研究结果证明 GA 在一定程度上可抑制花色苷的合成,比如芒果在采摘前喷施 GA,能够有效延缓果皮中花色苷含量的上升,推迟果实成熟衰老的进程^[39]。所以 GA 对花色苷合成积累的影响具有物种特异性,是植物花色苷合成的重要调控因子。

研究结果显示,除上述调节剂外茉莉酸甲酯、二氢茉莉酸丙酯、乙烯利和芸苔素内酯均可促进水果果皮中花色苷的积累,进而达到改善果实品质的目的^[40-41]。

2.1.3 糖含量 糖能够为花色苷合成提供前体物质和能量,且高浓度糖存在时,植物体内水分活度下降,可使花色苷得到保护。研究结果显示,北美豆叶梨在叶色基因表达期间,其可溶性糖含量逐渐增加并且一直保持在较高水平^[42];另外,万寿菊在含有蔗糖或葡萄糖的培养基上培养时,其花瓣颜色不断加深且花色苷积累量增加,表明蔗糖和葡萄糖有利于万寿菊花色苷的积累^[43]。此外,糖类的分解产物可以激活糖信号途径,进而调节花色苷的合成量,但其如何激活糖信号途径以及调节花色苷的合成仍需要进一步探索。

2.2 外在因素

2.2.1 光照 光是植物合成花色苷的重要环境因子之一,其对花色苷合成的影响表现在 3 个方面。首先,在不同光质下,花色苷的积累量不同。番茄幼苗在黑暗环境中不合成花色苷,在单色红光或蓝光照下,随光源光照度增加,其体内花色苷积累量增加,且单红光的促进作用显著优于单蓝光^[44];而草莓经单

色红光和蓝光处理后其花色苷的积累均显著增加^[45]。其次,花色苷合成需要适当的光照度。研究结果证明,美国红栌叶片、芒果和白桦幼苗等在强光诱导下花色苷含量显著增高^[46-48];但对于杜鹃红山茶花、紫白菜和地被菊等植物,高光照和低光照均不利于其花瓣中花色苷的积累^[49-51]。再次,合适的光周期有利于花色苷的合成与积累。四季秋海棠叶片在低温下经短日照处理,花色苷积累量最高^[52];红叶生菜在弱光下,延长光照时间其花色苷含量显著提高^[53]。因此,对于不同植物要选择适当的光照度及光周期,才能促进其花色苷的合成与积累。

2.2.2 温度 温度是影响花色苷代谢的重要因子之一。研究结果显示低温可通过上调花色苷合成途径中相关基因的表达,从而促进花色苷的积累。如富士苹果在低温处理下其果实 *GT* 酶活性明显增强,花色苷含量显著高于对照组^[54]。而高温胁迫在促进花色苷合成的同时也会加速花色苷的降解。研究结果表明,红美丽李果实经高温处理后,其 *PAL*、*CHS*、*DFR* 及 *ANS* 等的酶活性明显增强,但在处理第 9 d 后,约有 16.5% 的花色苷发生由高温直接导致的化学降解,超过 60.0% 的花色苷发生由过氧化氢介导的生理性降解^[55]。因此,高温条件下,花色苷合成和降解能力都增强,而植物体中花色苷的最终含量取决于其合成与降解之间的平衡。

2.2.3 水分状况 花色苷是植物细胞渗透调节物质之一,通过提高植物体内花色苷含量可增强其抗旱能力。在干旱胁迫下,云南文山辣椒叶片中积累大量花色苷,有利于植株强化渗透调节能力,从而提高耐旱性^[56];在水分胁迫下,紫色不结球白菜体内的花色苷作为一种渗透调节物质,被大量合成以调节其体内稳态,进而抵御水分胁迫的侵害^[57]。此外,研究结果证明灌溉水的 pH 值对花色苷的生物合成和积累也有影响。例如,中性水和碱性水灌溉下,白桦幼苗花色苷合成量均增加,而酸性水灌溉下则作用相反^[48]。

2.2.4 土壤养分状况 不同的土壤质地所含的营养元素和化学元素各不相同,同种植物在不同土壤中其营养状况也存在较大差异。研究结果表明,土壤中营养元素的有效性、浓度及微生物活性等均影响植物体内花色苷的合成与积累。比如,土壤中的营养元素(有机质)增加,葡萄果皮中的花色苷含量也显著增加^[58];而苹果和拟南芥在低氮条件下,则通过上调其花色苷合成相关基因(*PAL*, *CHS*, *CHI*, *ANS*, *GTs*)的

表达及增加可溶性糖的含量使花色苷大量积累,从而增强其对缺氮的耐受性^[59];钙离子是植物生长发育所必需的,其在花色苷生物合成过程中也发挥一定作用。如萝卜经 UV-A 光照并灌溉加钙富氢水时,其下胚轴花色苷含量增加,但如果灌溉缺钙的富氢水,花色苷含量则不发生变化^[60];同时,钙离子可作为诱导物,诱导花色苷合成关键酶基因(*DFR*、*GTs*)表达量升高,从而调控花色苷的合成^[61-62];此外有研究结果显示,当土壤 pH 为 6~8 时,其养分有效性和土壤微生物活性最高,有利于植物生物量和代谢物积累,可为花色苷的合成提供前体物质,从而促进花色苷的合成和积累^[48, 63]。

3 结 语

迄今,花色苷的生物合成途径在多种模式植物中已有较为清晰的认识,但在不同物种中花色苷合成后的修饰过程却存在显著差异。因此,对花色苷合成过程中共性和特异性的研究还需继续深入。其次,关于影响花色苷生物合成的内部与外部因素研究尚处于起步阶段,且各种因素之间的交互作用错综复杂,因此深入研究各因素及各因素之间的协同或抑制作用对花色苷的合成积累影响具有重要意义。最后,由于花色苷的稳定性容易受各种因素的影响,限制了花色苷的开发和应用,且花色苷对人体的促健康作用机制研究缺乏临床试验,因此,花色苷在人体内如何吸收、如何代谢以及何种有效成分发挥功效等,将成为今后研究的热点内容之一。

参考文献:

- [1] 申 欢, 林 建, 李欲轲, 等. 日本蛇根草 *CHI* 基因原核表达载体的构建及重组蛋白的纯化 [J]. 贵州师范大学学报(自然科学版), 2018, 36(4): 36-39.
- [2] TARIQ P, JIU S, FAEZEH F. Naturally occurring anthocyanin, structure, functions and biosynthetic pathway in fruit plants [J]. Journal of Plant Biochem Physiol, 2017, 5(2): 1-9.
- [3] 阳妹婷. 干旱胁迫对甜樱桃生理及果实品质的影响 [D]. 四川: 四川农业大学, 2016.
- [4] JIHYE K, WON J L, TIEN T V, et al. High accumulation of anthocyanins via the ectopic expression of AtDFR confers significant salt stress tolerance in *Brassica napus* L. [J]. Plant Cell Reports, 2017, 36: 1215-1224.
- [5] MIHAELA T, ANA M O, GABRIELA R. Anthocyanins: naturally occurring fruit pigments with functional properties [J]. The Annals of the University Dunărea de Jos of Galati Fascicle VI-Food Technology, 2015, 39(1): 9-24.
- [6] VAZHAPPILLY C G, GRAHAM D H P, VASANTHA R. Plant flavonoids in cancer chemoprevention: role in genome stability [J]. Journal of Nutritional Biochemistry, 2016, 45: 1-14.
- [7] HUANG W Y, WU H, LI D J, et al. Protective effects of blueberry anthocyanins against H₂O₂-induced oxidative injury in human retinal pigment epithelial cells [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2018, 66(7): 1638-1648.
- [8] ZHOU L P, WANG H, YI J J, et al. Anti-tumor properties of anthocyanins from *Lonicera caerulea* 'Beilei' fruit on human hepatocellular carcinoma: in vitro and in vivo study [J]. Biomedicine & Pharmacotherapy, 2018, 104: 520-529.
- [9] MAZEWSKI C, LIANG K, GONGZALEZ D M E. Comparison of the effect of chemical composition of anthocyanin-rich plant extracts on colon cancer cell proliferation and their potential mechanism of action using *in vitro*, *in silico*, and biochemical assays [J]. Food Chemistry, 2018, 242: 378.
- [10] SANTOS B C, MATEUS N, DE F V. Anthocyanins. plant pigments and beyond [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2014, 62(29): 6879-6884.
- [11] POMBO M A, MARTINEZ G A, CIVELO P M. Cloning of *FaPAL6* gene from strawberry fruit and characterization of its expression and enzymatic activity in two cultivars with different anthocyanin accumulation [J]. Plant Science, 2011, 181(2): 111-118.
- [12] 张 雪, 王 荔, 瞿 飞, 等. 引种红梨花青苷合成及相关因子变化 [J]. 西南农业学报, 2017, 30(5): 1162-1167.
- [13] NORIMOTO S, TOSHIO A, SHUSEI S. A Cluster of genes encodes the two types of chalcone isomerase involved in the biosynthesis of general flavonoids and legume-specific 5-deoxy (iso) flavonoids in *Lotus japonicus* [J]. Plant Physiology, 2003, 131(3): 941-951.
- [14] MIN L, YU T C, SI R Y, et al. Isolation of *CHS* gene from *Brunfelsia acuminata* flowers and its regulation in anthocyanin biosynthesis [J]. Molecules, 2016, 22(1): 44.
- [15] GUO J, ZHOU W, LU Z, et al. Isolation and functional analysis of chalcone isomerase gene from purple-fleshed sweet potato [J]. Plant Molecular Biology Reporter, 2015, 33(5): 1451-1463.
- [16] 王 蕊, 郑 健, 李彦慧, 等. 华北紫丁香黄酮-3'-羟化酶基因克隆及表达分析 [J]. 分子植物育种, 2018, 16(12): 3863-3869.
- [17] 康美玲, 冯 凯, 段 希, 等. 水芹类黄酮 3'-羟化酶基因的克隆与表达特性分析 [J]. 植物生理学报, 2018, 54(2): 282-290.
- [18] LIU F, YANG Y J, GAO J W, et al. A comparative transcriptome analysis of a wild purple potato and its red mutant provides insight into the mechanism of anthocyanin transformation [J]. PLoS ONE, 2018, 13(1): e0191406.
- [19] KENJIRO K, RINTARO S I, WATARU T, et al. A new buckwheat dihydroflavonol 4-reductase (DFR), with a unique substrate binding structure, has altered substrate specificity [J]. BMC Plant Biology, 2017, 17(1): 239.
- [20] CHRISTIAN H G, SILVIJA M, DARIA N, et al. Great cause-small

- effect; undeclared genetically engineered orange petunias harbor an inefficient dihydroflavonol 4-reductase [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 149.
- [21] WEISS D. Regulation of flower pigmentation and growth: multiple signaling pathways control anthocyanin synthesis in expanding petals [J]. *Physiologia Plantarum*, 2000, 110(2): 152-157.
- [22] SHI S G, YANG M, ZHANG M, et al. Genome-wide transcriptome analysis of genes involved in flavonoid biosynthesis between red and white strains of *Magnolia sprengeri* pamp [J]. *BMC Genomics*, 2014, 15(1): 706.
- [23] 韦青. 3GT 基因转化马铃薯的研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2010.
- [24] HU M, LU Z, GUO J, et al. Cloning and characterization of the cDNA and promoter of UDP-glucose: flavonoid 3-O-glucosyltransferase gene from a purple-fleshed sweet potato [J]. *South African Journal of Botany*, 2016, 106: 211-220.
- [25] ARACELI C O, MA DE LOURDES P H, MA ELENA P H, et al. Chemical studies of anthocyanins: a review [J]. *Food Chemistry*, 2009, 113: 859-871.
- [26] KARIN S, JUN I N, MAMI Y, et al. Recent advances in the biosynthesis and accumulation of anthocyanins [J]. *Natural Product Reports*, 2003, 2(3): 288-303.
- [27] TARIQ P, JIU S, FAEZEH F, et al. Naturally occurring anthocyanin, structure, functions and biosynthetic pathway in fruit plants [J]. *Journal of Plant Biochemistry & Physiology*, 2017, 5: 2.
- [28] WICZKOWSKI W, SZAWARA-N D, TOPOLSKA J. Red cabbage anthocyanins: profile, isolation, identification, and antioxidant activity [J]. *Food Research International*, 2013, 51(1): 303-309.
- [29] OHMIYA A. Biosynthesis of plant pigments: anthocyanins, betalains and carotenoids [J]. *Plant Journal*, 2010, 54(4): 733-749.
- [30] GRISEBACH H. Chapter 3-Biosynthesis of Anthocyanins [M]. Pittsburgh: Academic Press, 1982.
- [31] HUNTER J J, VOLSCHEK C G. Chemical composition and sensory properties of non-wooded and wooded Shiraz (*Vitis vinifera* L.) wine as affected by vineyard row orientation and grape ripeness level [J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2017, 98(7): 2689-2704.
- [32] 刘清玮, 赵权. 山桃稠李果实成熟过程花色苷含量的变化 [J]. *北方园艺*, 2017(11): 40-43.
- [33] WU X X, GONG Q H, NI X P, et al. UFGT: the key enzyme associated with the petals variegation in Japanese apricot [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 108.
- [34] 张玲, 徐宗大, 汤腾飞, 等. 紫枝玫瑰 (*Rosa rugosa* Zi zhi) 开花过程花青素相关化合物及代谢途径分析 [J]. *中国农业科学*, 2015, 48(13): 235-236.
- [35] HUGHES N M, NEUFELD H S, BURKEY K O. Functional role of anthocyanins in high-light winter leaves of the evergreen herb *Galax urceolata* [J]. *New Phytologist*, 2006, 168(3): 575-587.
- [36] 马文瑶, 程大伟, 顾红, 等. 脱落酸 (ABA) 促进果实着色研究进展 [J]. *果树学报*, 2018, 35(8): 1016-1026.
- [37] 贾海峰, 赵密珍, 王庆莲, 等. 生长素和脱落酸在草莓果实发育过程中的作用 [J]. *江苏农业科学*, 2016, 44(11): 173-176.
- [38] 牛亮亮. 赤霉素影响紫心甘薯花色苷合成机制的初步研究 [D]. 广州: 华南师范大学, 2014.
- [39] 曾凤, 郭子娟, 李雯. 赤霉素对台农芒果保鲜效果的研究 [J]. *广东农业科学*, 2016, 43(5): 112-117.
- [40] TU Y H, LIU F, GUO D D, et al. Molecular characterization of flavanone 3-hydroxylase gene and flavonoid accumulation in two chemotyped safflower lines in response to methyl jasmonate stimulation [J]. *BMC Plant Biology*, 2016, 16(1): 132.
- [41] 马文婷. 脱落酸、乙烯利和芸苔素内酯对蛇龙珠葡萄果实品质及果皮花色苷的影响 [D]. 银川: 宁夏大学, 2015.
- [42] 杨暖. 北美豆梨叶色变化及生理特性研究 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2016.
- [43] 刘健晖, 王志新, 曹丽敏, 等. 糖和植物生长调节剂对万寿菊花色苷合成的影响 [J]. *衡阳师范学院学报*, 2016, 37(3): 128-131.
- [44] 贾真真, 王春英, 胡超, 等. 不同光质对番茄幼苗花色苷积累的影响 [J]. *黑龙江农业科学*, 2018(1): 66-67.
- [45] ZHANG Y T, JIANG L Y, LI Y L, et al. Effect of red and blue light on anthocyanin accumulation and differential gene expression in strawberry (*Fragaria × ananassa*) [J]. *Molecules*, 2018, 23(4): 820.
- [46] 刘炜. 遮阴处理对美国红栎叶片色素含量的影响 [J]. *山西林业科技*, 2017, 46(2): 37-39.
- [47] VELU S, OLEG F, SONIA D, et al. Increased anthocyanin and flavonoids in mango fruit peel are associated with cold and pathogen resistance [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2016, 111: 132-139.
- [48] YANG L, ZHANG D, QIU S, et al. Effects of environmental factors on seedling growth and anthocyanin content in *Betula* 'Royal Frost' leaves [J]. *Journal of Forestry Research*, 2017(6): 45-53.
- [49] 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.
- [50] ZHU H, LI X, ZHAI W, et al. Effects of low light on photosynthetic properties, antioxidant enzyme activity, and anthocyanin accumulation in purple pak-choi (*Brassica campestris* ssp. *Chinensis* Makino) [J]. *PLoS ONE*, 2017, 12(6): e0179305.
- [51] 赵夏陆. 遮阴对地被菊花色苷和类黄酮糖基转移酶基因 *CmUFGT* 表达的影响 [D]. 晋中: 山西农业大学, 2015.
- [52] 靳慧慧. 过剩光能对四季秋海棠叶片花色苷合成的影响及调控机理 [D]. 郑州: 河南农业大学, 2016.
- [53] 余意, 刘文科. 弱光条件下光质和光周期对水培生菜生长与品质的影响 [J]. *中国农业气象*, 2015, 36(6): 739-745.
- [54] 段瑛. 夜间低温对富士苹果果皮花色苷代谢的调控机制研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2016.
- [55] 牛俊萍. 高温对红美丽李果实花色苷代谢的影响 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2015.
- [56] 李云, 孟凡来, 赵昶灵, 等. 云南文山辣椒花色苷和渗透调

- 节物含量对 PEG-6000 模拟干旱胁迫的响应 [J]. 农业科学与技术, 2016, 17(6): 1295-1300.
- [57] 沈露露, 胡春梅, 许玉超, 等. 水分胁迫对紫色不结球白菜花色苷合成及相关基因表达的影响 [J]. 西北农业学报, 2016, 25(4): 588-594.
- [58] MARKUS K, GEZA H. Interaction of nitrogen availability during bloom and light intensity during veraison. II. Effects on anthocyanin and phenolic development during grape ripening [J]. American Journal of Enology & Viticulture, 1998, 49(3): 341-349.
- [59] SUN X, JIA X, HUO L, et al. *MdATG18a* overexpression improves tolerance to nitrogen deficiency and regulates anthocyanin accumulation through increased autophagy in transgenic apple [J]. Plant Cell & Environment, 2018, 41(2): 469.
- [60] ZHANG X Y, WEI J Y, HUANG Y F, et al. Increased cytosolic calcium contributes to hydrogen-rich water-promoted anthocyanin biosynthesis under UV-A irradiation in radish sprouts hypocotyls [J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9:1020.
- [61] RACHEL G, SYLVIE E, VIOLETA C T, et al. Expression of the grape dihydroflavonol reductase gene and analysis of its promoter region [J]. Journal of Experimental Botany, 2002, 53(373): 1397-1409.
- [62] PENG H, YANG T, WHITAKER B D, et al. Calcium/calmodulin alleviates substrate inhibition in a strawberry UDP-glucosyltransferase involved in fruit anthocyanin biosynthesis [J]. BMC Plant Biology, 2016, 16(1):197.
- [63] TANG K, ZHU W W, ZHOU W X, et al. Research progress on effects of soil pH on plant growth and development [J]. Crop Research, 2013, 27(2): 207-212.

(责任编辑:陈海霞)