

# 辣椒花青素生物合成相关基因的表达分析研究

李 珍<sup>1,2</sup>, 刘金兵<sup>2</sup>, 刁卫平<sup>2</sup>, 王述彬<sup>2</sup>, 潘宝贵<sup>2</sup>, 戈 伟<sup>2</sup>, 郭广君<sup>2</sup>

(1. 南京农业大学 园艺学院, 江苏 南京 210095; 2. 江苏省农业科学院 蔬菜研究所, 江苏 南京 210014)

**摘要:**为了明确辣椒花青素生物合成途径中相关基因的表达调控模式,选取3种不同果实颜色的辣椒品系(紫晶、淡紫、水晶)为试材,提取果实不同发育阶段的RNA并反转录成cDNA,利用qRT-PCR技术分析相关基因(*CHS*、*CHI*、*F3H*、*F3'5'H*、*DFR*、*ANS*、*UFGT*、*ANP*、*GST*)在不同辣椒材料果实不同发育阶段的表达情况。结果显示:*CHS*、*CHI*在3种材料果实发育过程中表达量都很少且无规律可循,*F3H*在淡紫、紫晶中表达量较高,且在果实发育的第15~20天时出现较大峰值,与之相比在水晶中的表达量可以忽略不计。*F3'5'H*、*ANP*、*GST*、*DFR*、*UFGT*在3种材料中相对表达量随着果实的发育分别呈现同步变化,且*F3'5'H*、*ANP*、*GST*在材料紫晶果实发育的第15天相对表达量出现较大峰值,*ANS*在3种材料果实发育过程中的相对表达量变化没有一定规律可循。*F3H*、*F3'5'H*、*ANP*、*GST*是辣椒花青素代谢途径的关键基因。

**关键词:**辣椒;花青素;生物合成;表达分析

中图分类号:Q78 文献标识码:A 文章编号:1000-7091(2014)04-0087-06

## Research and Analysis of the Expression of Anthocyanin Biosynthesis Related Gene in Pepper

LI Zhen<sup>1,2</sup>, LIU Jin-bing<sup>2</sup>, DIAO Wei-ping<sup>2</sup>, WANG Shu-bin<sup>2</sup>,  
PAN Bao-gui<sup>2</sup>, GE Wei<sup>2</sup>, GUO Guang-jun<sup>2</sup>

(1. College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 2. Institute of Vegetable Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China)

**Abstract:** In order to clarify the expression and regulation patterns of related gene in the process of anthocyanin biosynthesis in pepper, select three pepper strains which fruit of different color for materials (Zijing, Danzi, Shuijing), extract RNA of different stages of the fruit and reverse transcribed into cDNA, then using qRT-PCR technology to analysis of expression of structure genes (*CHS*, *CHI*, *F3H*, *F3'5'H*, *DFR*, *ANS*, *UFGT*, *ANP* and *GST*) in pepper fruit of three kinds of materials in different development stages. The results showed that the expression of *CHS*, *CHI* are rarely and disorder in the process of fruit development of three kinds of materials, the expression of *F3H* is higher in Danzi and Zijing, and appear larger peak in the fruit development of 15–20 days, compared with it, the amount of expression in Shuijing can be negligible. The relative transcription level of *F3'5'H*, *ANP*, *GST*, *DFR* and *UFGT* express synchronous change in three kinds of materials, and the relative expression of *F3'5'H*, *ANP* and *GST* in the 15th day of Zijing fruit appeared larger peak, the relative transcription level of *ANS* without some rules to follow. *F3H*, *F3'5'H*, *ANP* and *GST* are the key genes to the anthocyanins metabolic pathway in pepper.

**Key words:** Pepper; Anthocyanins; Biosynthesis; Expression analysis

花青素是植物体内一类重要的水溶性色素,属于类黄酮类化合物,是使植物花、叶、果实显色的物质基础。此外,花青素是植物天然的抗氧化剂和抗菌剂<sup>[1-2]</sup>,已有研究显示,花青素具有抗氧化、消炎、

调节血脂、抗肿瘤等一系列生理活性,具有作为保健食品或辅助治疗药物开发利用的巨大潜力和价值<sup>[3-4]</sup>。目前,围绕花青素生物合成途径中的基因转录调控已成为当前植物次生代谢物质研究的热

收稿日期:2014-05-10

基金项目:国家科技支撑计划项目(2012BAD02B02);现代农业产业技术体系建设专项基金项目(CARS-25);国家高技术研究发展计划“863计划”项目(2012AA100103);江苏省农业科技自主创新基金项目(CX(12)1004)

作者简介:李 珍(1989-),女,山东菏泽人,在读硕士,主要从事辣椒遗传育种研究。

通讯作者:刘金兵(1967-),男,安徽安庆人,研究员,博士,主要从事辣椒新品种选育研究。

点<sup>[5-6]</sup>。

目前,针对花青素的研究越来越广泛,国内外研究主要集中在大豆、紫叶李、茄子、拟南芥和蓝莓等作物上,对花青素的提取和生物学作用以及花青素合成途径中的关键酶基因进行了定位和表达研究<sup>[7-13]</sup>。Atanassova 等<sup>[14]</sup>发现,智利番茄在花青素代谢产物积累方面上要优于其他含花青素的番茄品种。郑永春等<sup>[15]</sup>对紫叶李叶中花青素含量动态变化进行研究,发现低温、延长光照有利于花青素的合成。Schreiber 等<sup>[16]</sup>研究发现,番茄花青素合成相关基因的过表达可以提高番茄抵抗不良环境条件的能力。黄鸿曼等<sup>[17]</sup>研究了外界环境条件对花青素生物合成的影响,发现光照、低温和糖对花青素合成有促进作用。朱晓双等<sup>[18]</sup>对大豆 16 个花青素合成途径中的关键酶基因进行了定位和结构分析,将 16 个基因分别定位在 10 个连锁群上,并分析了每个基因内含子和外显子的数目;Allan 等<sup>[19]</sup>研究发现了 MYB 类转录因子是参与花青素生物合成过程中的关键转录因子。邵文婷等<sup>[20]</sup>对茄子花青素合成相关基因 *SmMYB* 的克隆与表达分析进行了研究,发现遮光处理后该基因表达量变化与花青素合成量变化趋势相似。

辣椒是一类重要的茄科蔬菜,果实颜色丰富多彩,果实发育过程中有紫色、乳白色、橙色、绿色和黄色等颜色,是研究花青素生物合成与分子调控的良好材料。目前,国外已有一些对辣椒花青素合成相关的研究报道。2004 年 Chaim 等<sup>[21]</sup>发现,辣椒花青素的生物合成途径涉及 9 种结构酶基因,并对 *CHS*、*CHI*、*DFR* 和 *ANS* 几种基因在绿色和紫色 2 种辣椒果实中的表达进行了分析,结果表明:*CHS*、*CHI* 这 2 种基因的表达在花青素的合成中是基本的,然而,在他最新的研究中又发现在含和不含花青素的

2 种辣椒材料的叶、花、果实中 *CHS*、*DFR*、*ANS* 的表达均与色素的形成呈正相关<sup>[22]</sup>。2012 年 Gonzales 等<sup>[23]</sup>对辣椒花青素生物合成过程中的相关酶基因进行了半定量分析,找出了与辣椒花青素合成密切相关的 9 种结构酶基因,并对这些基因的表达进行了分析,结果显示:*F3'5'H*、*DFR*、*UFGT* 和 *GST* 基因在紫色和淡紫色辣椒材料中表达并且与花青素的积累呈正相关,*CHS*、*CHI*、*F3H* 和 *ANP* 在紫色和绿色辣椒材料中均表达。

可以看出,国外对辣椒花青素合成基因的表达调控仍有争议,相关数据也不完全,国内还没有相关的研究,而且不同辣椒品种的花青素生物合成途径及主要组成成分并不相同<sup>[23-24]</sup>。因此,有必要拓宽辣椒花青素生物合成与调控机理的相关研究,本研究对 3 种花青素含量不同的辣椒果实材料进行分析,通过测定花青素合成相关基因在果实不同发育阶段的表达情况,为揭示其与花青素积累的相关性以及提高辣椒花青素含量及改进辣椒果实品质提供新的理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验材料

选取具有代表性的辣椒材料水晶(绿叶、白花、绿茎、嫩果乳白色、成熟果红色)、淡紫(紫叶、紫花、紫茎、嫩果紫色,成熟果红色)和紫晶(紫叶、紫花、紫茎、嫩果紫黑色,成熟果红色)为试材,材料种子由江苏省农业科学院蔬菜所辣椒课题组提供。种子于 2012 年 12 月初播于 50 孔穴盘中,采用美国进口基质,2013 年 2 月初将辣椒幼苗移栽入基地大棚,待其开花后用液氮桶分别收集授粉后 5, 10, 15, 20, 25, 30 d 的果实(每个品种每阶段收集 3~5 个果实)置于 -70℃ 的冰箱内备用。

表 1 辣椒花青素生物合成相关基因引物序列

Tab. 1 Primers of gene related to anthocyanin biosynthesis in pepper

引物名称 Name of primer	正向引物(5' - 3') The forward primer	反向引物(3' - 5') The reverse primer
<i>CHS</i>	TCGACCCTCAGTCAAACGAC	CCCCAAAGAGTGCTTGTCCA
<i>CHI</i>	CCTTGCTGGTGCAGGGATTA	GGAACGGCACTCTCTTCCAT
<i>F3H</i>	AGGCAGTAATGGATGAGCCC	CTCAATGGGCATGGATTCCAAC
<i>F3'5'H</i>	GGCCTACAATGCCCAAGACA	ATATCCGCCACCACAACGC
<i>DFR</i>	CGGCTGGATTTATCGGCTCT	CTTCCACGGTCAAGTCTGCT
<i>ANS</i>	TTCTCCTCCCAGACACCGAT	AATCACTCTGTGTCCACGC
<i>UFGT</i>	AAACAAGGCAATGACACCCC	TTCCTCCTCTGCCTCTTTCA
<i>ANP</i>	CGCCAATATGGTGTAATTCCT	TCCATCGCACTCTCCATTCA
<i>GST</i>	GAATGACGGTGGCTTTGCAC	GGCCAGGTGACATCTCTGATT
<i>ACTIN</i>	GTCCTCTTCCAACCATCCAT	TACTTTCTCTCTGGTGGTGC

1.2 RNA 提取和 qRT-PCR 分析

以 3 种辣椒材料的不同授粉后天数(5,10,15,20,25,30 d)的果实为试材进行总 RNA 的提取和 cDNA 第一链的合成,方法参照植物总 RNA 提取试剂盒(购自天根生物技术公司)和反转录试剂盒(购自 TaKaRa)操作程序进行。以 *Actin 1* 为荧光定量 PCR 的内参基因,标准曲线构建及数据处理分析参照 Liu<sup>[25]</sup> 的方法进行。

1.3 引物设计及合成

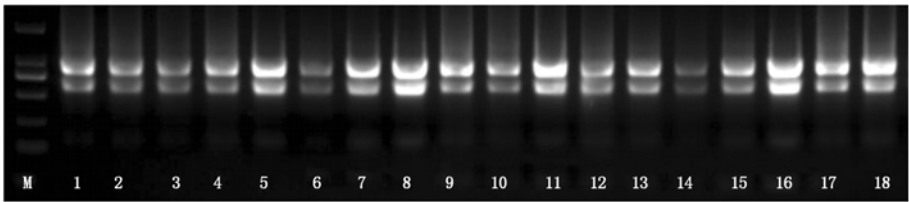
根据文献 Gonzalez 已报道的辣椒花青素生物合成途径中相关的基因序列设计特异引物(表 1),由

南京钟鼎生物有限公司合成。

2 结果与分析

2.1 RNA 提取检测结果

以收集的 3 种辣椒授粉后 5,10,15,20,25,30 d 的果实为材料提取 RNA。提取的总 RNA 经 1% 琼脂糖凝胶电泳检测结果,电泳条带清晰,无 DNA 污染,经分光光度计测定 OD<sub>260/280</sub> 为 1.9~2.2,OD<sub>260/230</sub> 为 2.1~2.2,表明所提取的 RNA 纯度较好,能满足试验需要(图 1)。



1~6,7~12 和 13~18 分别为水晶、淡紫和紫晶不同发育时期的样品。  
1-6,7-12 and 13-18 were samples of different development stages of Shuijing, Danzi and Zijing, respectively.

图 1 辣椒样品 RNA 电泳图

Fig.1 Electrophoresis of total RNA from pepper sample

2.2 花青素合成相关基因的荧光定量分析

Borovsky<sup>[22]</sup> 和 Gonzalez<sup>[23]</sup> 报道辣椒花青素生物合成途径涉及的相关基因有 *CHS*、*CHI*、*F3H*、*F3'5'H*、*ANS*、*ANP*、*DFR*、*UGT* 和 *GST*,本研究对上述基因在 3 种不同果色辣椒品系的不同果实发育时期中表达情况进行了 qRT-PCR 分析。由表 2 可以看出,果实

发育到第 5 天时,*CHS*、*CHI*、*F3H*、*F3'5'H*、*DFR*、*UGT*、*GST* 在淡紫中的相对表达量远高于紫晶和水晶;而 *ANS* 在紫晶中的相对表达量最高,也是整个果实发育阶段的最高值,水晶次之,淡紫最少;*ANP* 在紫晶中的相对表达量高于淡紫,在水晶中的最少。

表 2 花青素合成相关基因在不同材料果实不同发育阶段的相对表达量(2<sup>-ΔΔCt</sup>法)

Tab.2 The relative transcript level of anthocyanis related gene in different materials and fruit developmental stages

材料 Material	授粉后天数/d Day of pollinated	<i>CHS</i>	<i>CHI</i>	<i>F3H</i>	<i>F3'5'H</i>	<i>DFR</i>	<i>UGT</i>	<i>ANS</i>	<i>ANP</i>	<i>GST</i>
水晶 Shuijing	5	0.004 9	0.000 5	0.007 4	0.001 9	0.007 6	0.003 8	22.264 4	0.029 4	0.001 8
	10	1.583 7	0.000 3	1.508 7	3.854 8	3.972 4	4.734 9	4.189 2	1.580 1	2.032 6
	15	0.937 4	0.000 8	1.658 6	1.874 7	2.422 8	2.537 4	2.281 5	1.325 6	1.132 9
	20	0.952 6	0.000 3	1.208 6	2.428 4	2.675 9	3.981 6	3.899 6	1.378 7	1.713 2
	25	0.618 4	0.033 0	2.496 7	1.382 0	1.331 8	2.340 3	13.800 7	1.135 5	1.259 9
	30	0.286 5	0.008 1	1.378 7	1.454 0	3.638 5	3.160 2	0.071 5	1.156 7	0.583 7
淡紫 Danzi	5	0.622 7	0.222 2	14.928 5	0.862 5	0.557 4	0.510 5	0.521 2	0.749 2	0.509 3
	10	0.004 7	0.002 4	2.372 9	0.021 8	0.009 0	0.044 3	41.355 3	0.125 0	0.009 0
	15	0.399 6	0.020 3	19.881 2	0.307 1	0.448 5	0.764 9	10.654 1	1.167 4	0.844 8
	20	0.087 4	0.006 1	86.024 0	0.139 3	0.346 3	0.150 4	49.751 4	1.609 6	2.224 3
	25	0.012 6	0.040 6	16.185 9	0.024 0	0.178 4	0.338 4	41.642 9	0.083 6	0.030 4
	30	0.013 7	0.173 5	18.895 9	0.024 6	0.259 4	0.590 5	101.359 2	0.791 9	0.050 9
紫晶 Zijing	5	0.002 4	0.002 3	2.445 3	0.058 0	0.035 3	0.012 2	52.709 8	1.794 2	0.038 8
	10	0.249 4	0.066 8	3.689 2	0.309 2	0.791 9	1.138 1	1.741 1	2.982 8	0.451 7
	15	0.014 0	0.005 3	188.706 5	78.249 0	4.037 1	0.710 4	25.872 2	24.990 9	38.230 9
	20	0.005 0	0.000 4	33.668 6	0.112 7	0.443 4	0.009 5	19.517 1	18.126 1	0.125 0
	25	0.002 8	0.000 2	48.615 1	0.903 3	1.733 1	0.008 3	3.466 1	4.510 6	0.329 9
	30	0.006 3	0.000 5	117.241 0	4.724 0	1.781 8	0.011 7	25.457 2	15.779 7	0.202 6

果实发育到第 15 天时,结合表 2 和图 2 可以看出:*CHS*、*UFGT* 的相对表达量在水晶中最高,淡紫次之,紫晶中最少;*CHI* 的相对表达量在淡紫中最高,紫晶中次之,水晶中最少;*F3H*、*ANS* 的相对表达量在紫晶中最高,淡紫次之,水晶最少;*F3'5'H*、*DFR*、*ANP*、*GST* 的相对表达量在紫晶中最高,水晶次之,淡紫中最少。

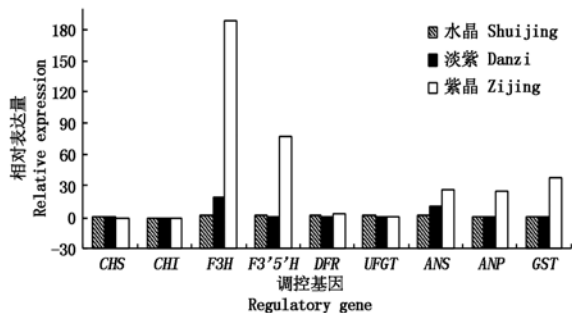


图 2 果实发育 15 d 时各调控基因的表达情况

Fig. 2 The expression of regulatory gene in 15 days after pollinated of fruit development

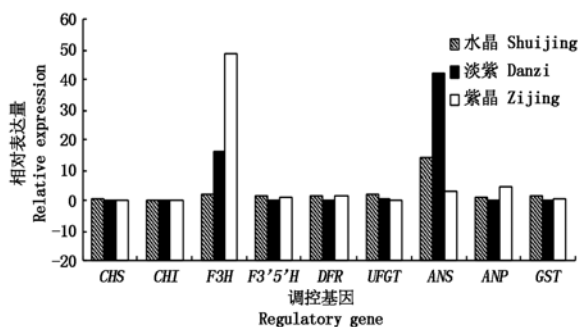


图 3 果实发育 25 d 时各调控基因的表达情况

Fig. 3 The expression of regulatory gene in 25 days after pollinated of fruit development

由图 3 可以看出,果实发育到第 25 天时,*CHS*、*UFGT* 的相对表达量在水晶中最高,淡紫次之,紫晶中最少;*CHI*、*ANS* 的相对表达量在淡紫中最高,水晶次之,紫晶中最少;*F3H* 的相对表达量在紫晶中最高,淡紫次之,水晶最少;*DFR*、*ANP* 的相对表达量在紫晶中最高,水晶次之,淡紫最少;*F3'5'H*、*GST* 的相对表达量在水晶中最高,紫晶次之,淡紫最少。

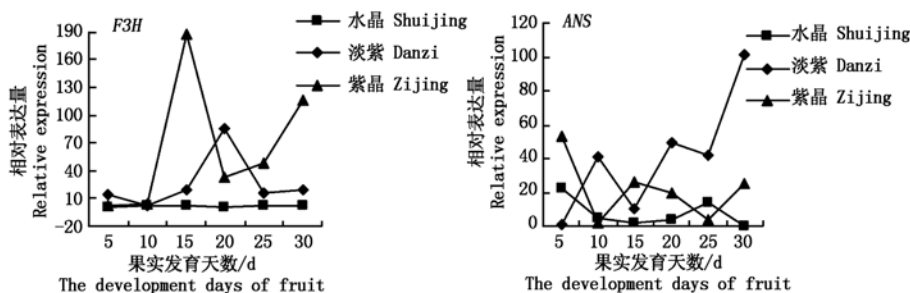


图 4 *F3H* 和 *ANS* 在 3 种材料果实发育过程中的相对表达量变化情况

Fig. 4 The relative expression of *F3H* and *ANS* in the process of three kinds of material fruit development

*CHS* 在水晶发育过程中的相对表达量呈现先增后降的变化,在淡紫和紫晶中的变化没有一定的规律。*CHI* 在 3 种材料中的相对表达量均较低,规律不明显,在果实整个发育阶段没有明显峰值,初步分析认为,这 2 个基因在花青素的合成中并不是起着极其关键的作用,但这并不意味着可以缺少, Gonzalez 等<sup>[23]</sup>在研究中也提到这 2 个基因不是花青素合成所特有的,在不同基因型植物生长的任何阶段都存在,且在花和叶子中也有表达。

*F3'5'H* 在水晶中的相对表达量随着果实的发育呈现升-降-升-降-升的间隔变化,且在果实发育第 10 天时相对表达量达到最大;在淡紫的发育过程中,其相对表达量相对较低,在第 5 天时达到最大,但比水晶的最大值小很多;在紫晶中,其相对表达量变化幅度较大,总体呈现升-降-升的变化,并在第 15 天时出现峰值,且峰值较大。

*DFR* 在水晶中相对表达量变化趋势与 *F3'5'H* 类似,不同的是在第 10 天时和第 30 天时出现 2 次峰值,且这 2 个峰值数值接近;在淡紫中相对表达量在第 5 天时最大,随后迅速下降,到第 10 天后又开始上升,第 15 天后又下降,到第 30 天时又有所上升;在紫晶中,其相对表达量整体变化趋势与 *F3'5'H* 类似,只是峰值略小。

*UFGT*、*ANP* 随着果实的发育其相对表达量在水晶变化趋势与 *F3'5'H* 类似,同样在第 10 天时达到峰值;在淡紫中,其相对表达量呈降-升-降-升的变化,分别第 15、20 天时达到峰值;在紫晶中,其相对表达量呈升-降-升的变化,分别第 10、15 天时达到最大。

*GST* 随着果实的发育其相对表达量在水晶中呈现升-降-升-降的变化,在第 10 天时达到峰值;在淡紫中,其相对表达量呈降-升-降-升的变化,在第 20 天时达到峰值;在紫晶中,其相对表达量呈升-降-升-降的变化,在第 15 天时达到最大。

结合表 2 和图 4 可以看出, *F3H* 在水晶中的相对表达量较低, 且在果实发育过程中变化平缓, 总体呈现升-降-升-降的变化趋势, 第 25 天时相对表达量最大; 在淡紫中, 其相对表达量呈现降-升-降-升的变化, 在第 20 天时达到最大, 且其最大值远高于水晶; 在紫晶中, *F3H* 相对表达量变化较大, 总体呈升-降-升的变化, 有 2 个高峰, 分别在第 15, 30 天, 且其第 15 天的峰值远高于其在淡紫中第 20 天时的峰值。

*ANS* 在 3 种材料中的相对表达量变化稍微复杂, 总体来看均出现升降间隔的变化情况, 在淡紫的变幅更大, 但相对表达量总体呈上升趋势。在水晶中的相对表达量呈现降-升-降的变化, 在果实发育第 5, 25 天出现 2 个高峰, 第 5 天的峰值略高于第 25 天的; 在淡紫中, 其相对表达量是升-降-升-降-升的变化, 在果实发育第 10, 20 天时相对表达量均较高, 但第 30 天时的相对表达量达到整个发育过程的高峰; 在紫晶中, 其相对表达量呈降-升-降-升的变化, 在果实发育第 5 天时其相对表达量是最大的, 在随后的发育中, 第 15, 30 天时表达量相对较大, 但都小于发育初期的数值。

### 3 讨论

花青素合成属于类黄酮化合物的分支途径, 从苯丙氨酸开始经羧基化、糖基化、甲基化、酰基化修饰后转运、富集至液泡, 高等植物花青素合成涉及 *CHS*、*CHI*、*F3H*、*F3'5'H*、*DFR*、*ANS*、*ANP*、*GST*、*UFGT* 等基因<sup>[26-28]</sup>。大部分植物花青素合成需要各个基因协同调控, 其中部分基因的表达具有组织特异性<sup>[29-30]</sup>。这就导致有些基因在不同颜色果实的发育过程中出现表达量不同步的现象, 如图 2 中 *ANS* 的表达。在 3 种材料的果实发育过程中, 调控花青素合成的相关基因相对表达量相差很多, 且增减不同步, 说明在同一物种不同品种的植物中, 花青素合成过程并不相同, Gonzalez 等<sup>[23]</sup>的研究也提到, 在不同植物器官、组织中花青素的积累通常与参加其生物合成过程中的酶含量和活性有关。

*CHS*、*CHI* 在 3 种材料果实发育过程中的相对表达量变化不明显, 没有明显峰值, 说明对于所选材料来说, *CHS*、*CHI* 在花青素的合成过程中并不是最关键的基因。Borovsky<sup>[21]</sup>的研究结果也显示, *CHS*、*CHI* 与花青素的合成没有太大关系, 因为 *CHS*、*CHI* 在不同基因型植物生长的任何阶段都存在, 且在花和叶子中也有表达。

Gonzalez 等<sup>[23]</sup>对花青素苷生物合成途径中的 9 种酶基因 (*CHS*、*CHI*、*F3H*、*F3'5'H*、*DFR*、*ANS*、

*UFGT*、*ANP* 和 *GST*) 进行了果实不同发育时期的半定量表达分析, 发现 *F3'5'H*、*DFR*、*GST* 和 *UFGT* 在参与花青素合成的过程中起着关键作用。本试验中, *F3H*、*F3'5'H*、*DFR*、*UFGT*、*ANP*、*GST* 在水晶的发育过程中均呈现升-降-升-降-升 (*F3H*、*GST* 没有最后的上升) 的同步变化, 在淡紫中均出现降-升-降-升的同步变化, 在紫晶中均呈现升-降-升的变化, *GST* 在发育的最后阶段相对表达量又出现下降, 这些同步变化说明, *F3H*、*F3'5'H*、*DFR*、*UFGT*、*ANP*、*GST* 与供试材料花青素合成有密切关系, 并且是相互协调共同完成的, 这与 Gonzalez 等<sup>[23]</sup>的研究结果大致吻合。

*ANS* 是花色素合成酶基因, 在本试验中, *ANS* 在 3 种材料果实发育过程中的相对表达量变化没有一定规律可循, 且在每个试验材料中峰值出现的数目和阶段也很不一致, 就目前试验结果来看无法确定其花青素合成过程中所起的作用, 尚需进一步研究。

### 参考文献:

- [1] 王惠聪, 黄旭明, 胡桂兵, 等. 荔枝果皮花青苷合成与相关酶的关系研究 [J]. 中国农业科学, 2004, 37 (12): 2028 - 2032.
- [2] Jong W S D, Eannetta N T, Jong D M D, et al. Candidate gene analysis of anthocyanin pigmentation loci in the Solanaceae [J]. Theor Appl Genet, 2004, 108: 423 - 432.
- [3] Mano H, Ogasawara F, Sato K, et al. Isolation of a regulatory gene of anthocyanin biosynthesis in tuberous roots of purple fleshed sweet potato [J]. Plant Physiology, 2007, 143 (3): 1252 - 1268.
- [4] Griesser M, Hoffmann T, Bellido M L. Redirection of flavonoid biosynthesis through the downregulation of an anthocyanidin glucosyltransferase in ripening strawberry fruit [J]. Plant Physiol, 2008, 146: 1528 - 1539.
- [5] 张 龙, 李卫华, 姜淑梅, 等. 花色素苷生物合成与分子调控研究进展 [J]. 园艺学报, 2008, 35 (6): 909 - 916.
- [6] Farzad M, Griesbach R, Hammond J, et al. Differential expression of three key anthocyanin biosynthetic genes in a color changing flower, *Viola cornuta* cv. Yesterday, Today and Tomorrow [J]. Plant Sci, 2003, 165: 1333 - 1342.
- [7] Stobiecki M, Matysiak-Kata I, Franski R, et al. Monitoring changes in anthocyanin and steroid alkaloid glycoside content in lines of transgenic potato plants using liquid chromatography/mass spectrometry [J]. Phytochemistry, 2003, 62: 959 - 969.
- [8] 温素芳, 赵秋雁. 拟南芥花青素合成途径及其调控进展 [J]. 安徽农业科学, 2012, 40 (4): 1933 - 1935.
- [9] Lopiero A R, Puglisi I, Rapisarda P. Anthocyanins accu-

- mulation and related gene expression in red orange fruit induced by low temperature storage [J]. Food Science, 2005, 53: 9083 – 9088.
- [10] Ahmed N, Maekawa M, Noda K. Anthocyanin accumulation and expression pattern of anthocyanin biosynthesis gene in developing wheat coleoptiles [J]. Biol Plant, 2009, 53: 223 – 228.
- [11] 王庆菊, 李晓磊, 王 磊, 等. 紫叶稠李叶片花色苷及其合成相关酶动态 [J]. 林业科学, 2008, 44(3): 45 – 49.
- [12] Zhang N, Hu Z L, Chen X Q, *et al.*. Analysis of metabolic pathway and establishment of regulating model of anthocyanin synthesis [J]. China Biotechnology, 2008, 28(1): 97 – 105.
- [13] 陈 健, 孙爱东, 高雪娟, 等. 蓝莓花青素的提取及抗氧化性的研究 [J]. 北京林业大学学报, 2011, 33(2): 126 – 129.
- [14] Atanassova S, Daskalov L, Shtereva. Anthocyanin mutations improving tomato and pepper tolerance to adverse climatic conditions [J]. Euphytica, 2001, 120: 357 – 365.
- [15] 郑永春, 邵梦茹, 薛晓丽. 紫叶李叶中花青素含量动态变化的研究 [J]. 湖北农业科学, 2012, 51(8): 1675 – 1677.
- [16] Schreiber G, Reuveni M, Evenor D. *et al.* Anthocyanin from *Solanum chilense* is more efficient in accumulating anthocyanin metabolites than its *Solanum lycopersicum* counterpart in association with the anthocyanin fruit phenotype of tomato [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2012, 124(2): 295 – 307.
- [17] 黄鸿曼, 袁利兵, 彭志红, 等. 花青素的生物合成与环境调控研究进展 [J]. 湖南农业科学, 2011(13): 118 – 120.
- [18] 朱晓双, 刘春燕, 杨 振, 等. 花青素合成关键酶基因的定位及结构分析 [J]. 大豆科学, 2011, 30(1): 24 – 28, 32.
- [19] Allan A C, Hellens R P, Laing W A. MYB transcription factors that colour our fruit [J]. Trends plant Science, 2008, 13(3): 99 – 102.
- [20] 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 [J]. 园艺学报. 2013, 40(3): 467 – 478.
- [21] Chaim A B, Borovsky Y, De Jong W. Linkage of the a locus for the presence of anthocyanin and fs10. 1, a major fruit-shape QTL in pepper [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2003, 106(5): 889 – 894.
- [22] Borovsky Y, Oren-Shamir M, Ovadia R, *et al.* The a locus that controls anthocyanin accumulation in pepper encodes a MYB transcription factor homologous to anthocyanin2 of petunia [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 109(1): 23 – 29.
- [23] Gonzalez C A, Isidron L H, Palenius H G, *et al.* Anthocyanin accumulation and expression analysis of biosynthesis related genes during chill pepper fruit development [J]. Biologia Plantarum, 2012, 99: 132 – 138.
- [24] Lightbourn G J, Griesbach R J, Novotny J A, *et al.* Effects of anthocyanin and carotenoid combinations on foliage and immature fruit color of *Capsicum annuum* L [J]. Journal of Heredity, 2008, 99(2): 105 – 111.
- [25] Liu M S, Wang F, Dong Y X, *et al.* Expression analysis of dihydroflavonol 4-reductase genes involved in anthocyanin biosynthesis in purple grains of wheat [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2005, 47(9): 1107 – 1114.
- [26] Zhang Q, Su L J, Chen J W, *et al.* The antioxidative role of anthocyanins in *Arabidopsis* under high-irradiance [J]. Biologia Plantarum, 2012, 56(1): 97 – 104.
- [27] 孟祥春, 张玉进, 王小菁. 非洲菊花序的离体培养及其舌状花花色素苷积累的调控 [J]. 华南农业大学学报, 2005, 26(3): 56 – 59.
- [28] 张 彬, 尹美强, 温银元, 等. 羽衣甘蓝花青素合成途径结构基因的表达特性 [J]. 山西农业科学, 2014, 42(4): 313 – 316.
- [29] Honda C, Kotoda N, Wada M, *et al.* Anthocyanin biosynthetic genes are coordinately expressed during red coloration in apple skin [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2002, 40: 955 – 962.
- [30] Tingrui M A, Jin wen, Zhang hui guang, *et al.* Anthocyanin synthesis and gene regulation [J]. Agricultural Science & Technology, 2012, 13(3): 507 – 511.