

彩色马铃薯花青素含量影响因素研究进展

王海艳, 王立春, 田国奎, 李凤云, 潘 阳, 庞 泽, 郝智勇

(黑龙江省农业科学院克山分院·农业农村部马铃薯生物学与遗传育种重点实验室·
黑龙江省马铃薯种质资源与遗传改良工程技术中心 黑龙江齐齐哈尔 161005)

摘要:彩色马铃薯富含花青素,其块茎及加工产品色泽鲜艳、营养丰富,市场认可度高。花青素具有一定的保健功效,对人体健康有较多益处,如提高机体免疫功能、增强抗氧化作用等。彩色马铃薯花青素积累会受到多种因素的综合调控,不同品种、不同组织部位、不同的生长发育阶段花青素含量是有差异的,这主要是由其内在因素所决定的。外界环境因素,如温度、光照、水分、植物激素、pH等也会对花青素含量产生影响,结构基因和调控基因的表达都会发生相应的变化。为了深入了解彩色马铃薯花青素合成的影响因素及合成机制,对影响彩色马铃薯花青素含量的内在因素和外界环境因素进行总结归纳,对彩色马铃薯花青素合成机制研究过程中存在的问题进行阐述,并提出了对应的解决途径,以期为高花青素含量彩色马铃薯的选育提供一定的指导,为彩色马铃薯的加工利用提供理论基础。

关键词:彩色马铃薯; 营养成分; 花青素; 影响因素

中图分类号:S532 文献标志码:A 文章编号:1673-2871(2025)12-001-08

Research progress on influencing factors of anthocyanin content in colored potato

WANG Haiyan, WANG Lichun, TIAN Guokui, LI Fengyun, PAN Yang, PANG Ze, HAO Zhiyong

(Keshan Branch of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences/Potato Biology and Genetics Key Laboratory of Ministry of Agriculture and Rural Affairs/Heilongjiang Potato Germplasm Resources and Genetic Improvement Engineering Technology Center, Qiqihar 161005, Heilongjiang, China)

Abstract: Colored potato is rich in anthocyanins, and their tubers and processed products have bright colors, rich nutrition, and high market recognition. Anthocyanins possess certain health benefits, such as enhancing immune function and antioxidant activity, which contribute positively to human health. The accumulation of anthocyanins in colored potato is comprehensively regulated by multiple factors. Intrinsic factors, including different varieties, tissue specificity, and growth stages, directly determine anthocyanin content. Meanwhile, external environmental factors, such as temperature, light, water, plant hormones and pH, also influence the content of anthocyanins, and induce corresponding changes in the expression of structural and regulatory genes. To further elucidate the factors influencing anthocyanin synthesis and its underlying mechanisms in colored potato, this paper summarizes the intrinsic and environmental factors affecting anthocyanin content, discusses existing challenges in the study of its synthesis mechanism, and proposes corresponding solutions, aiming to provide a theoretical foundation for the breeding and processing of high anthocyanin colored potato.

Key words: Colored potato; Nutritional component; Anthocyanin; Influencing factor

马铃薯的生育期比较短,而且营养比较丰富,富含蛋白质、维生素、矿物质、碳水化合物和人体所必需的8种氨基酸,有“地下苹果”之称^[1]。马铃薯

是茄科茄属一年生草本植物,彩色马铃薯是栽培马铃薯的一种。彩色马铃薯是指块茎的表皮或者内部呈现出来的除了常见的白色和黄色以外颜色的

收稿日期:2025-04-21;修回日期:2025-09-02

基金项目:黑龙江省省属科研院所科研业务费项目(CZKYF2024-1-C003);国家马铃薯产业技术体系齐齐哈尔综合试验站(CARS-09-ES37);黑龙江省“揭榜挂帅”科技攻关项目(2022ZXJ06B02-02a, 2022ZXJ06B01-03);黑龙江省农业科技创新跨越工程项目(CX23GG02);黑龙江省农业科技创新跨越工程农业科技基础创新优青项目(CX22YQ30);黑龙江省农业科技创新跨越工程项目(CX23YQ12)

作者简介:王海艳,女,助理研究员,主要从事马铃薯遗传育种及加工马铃薯品质研究。E-mail:shuangyu_1986@126.com

通信作者:王立春,男,研究员,研究方向为马铃薯遗传育种。E-mail:potato2008@126.com

马铃薯品种,是一类营养丰富、具有多方面保健功能且富含花青素的新品种。彩色马铃薯与普通马铃薯在多数生物学特性等方面基本一致,区别在于花青素的合成。彩色马铃薯含有多种控制色素合成的基因,一类是结构基因,它能调控花青素合成过程中的多种酶类;另一类是调控基因,包括MYB、bHLH、WD40三类转录调节因子家族,有时三者会共表达,同时调控花青素的合成^[2]。马铃薯除了作为主食外,还能加工出多种产品,尤其是外观颜色鲜艳的彩色马铃薯,营养更丰富,越来越受到消费者的欢迎。彩色马铃薯因富含花青素,抗氧化能力是普通马铃薯的3~4倍^[3-4],对延缓衰老、美容养颜、抗炎等都有很好的效果。目前,我国已经选育出较多的彩色马铃薯品种,对于花青素合成的影响因素研究也较多。有研究表明,对作物进行UV照射时,UV-A和UV-B能明显促进花青素的合成^[5]。申宝营等^[6]认为,低温可以促进花青素合成,弱光会抑制其合成。杜宇倩等^[7]认为,当氮、磷、钾肥料质量比为2:2:1时,黑美人块茎花青素含量最高。郭函^[8]认为,喷施硒肥可以使花青素合成相关酶基因和结构基因的表达量增高。王可可^[9]认为,外源赤霉素处理可以提高花青素含量,但是要保证适宜的浓度。国外引进的彩色马铃薯品种有Congo、Negresse、Red Norland、Northern Ruby等,国内自育成第1个彩色马铃薯品种紫罗兰后,相继育成200多个彩色马铃薯品种及品系,而且部分品种已经推广上市^[10]。彩色马铃薯在我国新疆、河北、山东、甘肃等地都有一定的种植面积,随着市场需求的增加,其种植面积呈增长趋势,彩色马铃薯消费市场的潜力巨大,它在营养及深加工方面的优势,得到了有力的政策及科技的支持^[11]。彩色马铃薯花青素含量受多种因素的综合调控,笔者对影响彩色马铃薯花青素含量的因素,包括内在因素和外界环境因素进行了归纳总结,以期为提高彩色马铃薯花青素含量提供一定的指导,也为彩色马铃薯的开发利用提供一定的理论基础。

1 影响花青素含量的内在因素

1.1 品种差异

目前,已有6000多种花青素被鉴定出来,主要由6种色素及其衍生物组成,6种色素分别为矢车菊素、锦葵色素、天竺葵色素、牵牛花色素、飞燕草色素、芍药色素^[12]。这几种色素均已在彩色马铃薯中被发现^[13]。彩色马铃薯富含花青素,但是不同品

种间含量和组分差异较大。李华伟等^[14]研究表明,闽彩薯3号花青素含量(w,后同)最高,为1.40 g·kg⁻¹,闽彩薯1号为0.95 g·kg⁻¹。矮牵牛素衍生物混合芍药素衍生物为紫肉马铃薯品种花青素主要组分,矢车菊素和天竺葵素衍生物为红肉马铃薯花青素主要组分。李洁雅等^[15]对10个彩色马铃薯品种的花青素含量进行测定,发现紫色马铃薯的花青素含量在0.56~1.88 g·kg⁻¹,红色马铃薯含量在0.20~1.75 g·kg⁻¹,红色马铃薯花青素含量与块茎的颜色深浅呈正比。张婷等^[16]测定黑玫瑰花青素含量为0.44 g·kg⁻¹,其含量是红玫瑰的2倍,是普通马铃薯荷兰7号的27倍,是花青素的优质来源。许芸梅等^[17]利用BSA-seq分析对红色薯肉颜色调控基因进行了研究,研究表明调控薯肉花青素合成的主要位点位于第10号染色体51.47~51.85 Mb,此区间有2个候选基因。为了研究高花青素含量马铃薯品种的遗传规律,张霞等^[18]以四倍体彩色马铃薯品种及其F₂代分离群体为试验材料,利用SSR分子标记技术筛选出了3个与花青素含量极显著相关的分子标记SSR2-172、SSR2-237及SSR2-253,利用这些标记可以进行辅助育种。分子标记的开发和候选基因的定位分析,有助于后续彩色马铃薯新品种的培育,缩短育种周期。

1.2 组织部位

彩色马铃薯块茎花青素含量高,但是不同部位含量有差异。彩色马铃薯块茎薯皮的花青素含量可占整个块茎花青素含量的90%以上,而且有些品种薯皮花青素含量是薯肉的10倍左右,由于花青素是从薯皮开始积累,逐渐向内渗透,因此薯皮的花青素含量最高^[19]。殷丽琴等^[20]研究也认为,彩色马铃薯块茎薯皮的花青素含量高于薯肉,薯皮花青素含量高者约是薯肉的176倍,因此,彩色马铃薯块茎薯皮是天然色素和抗氧化剂的重要加工原料。

较多的基因被报道参与了彩色马铃薯肉色的合成。Du等^[21]以135个二倍体马铃薯品种为试验材料进行全基因组关联分析,发现在二倍体马铃薯10号染色体上存在调控薯肉颜色的遗传位点,其中StMYB200和StMYB210在红色薯肉的材料中高表达,在白色薯肉的材料中几乎不表达,因此确定二者为马铃薯块茎中花青素合成的候选基因。这2个基因可以调节花青素的积累,从而调控黄酮类和花青素合成路径中结构基因的表达。吴娟等^[22]以紫肉和黄肉的马铃薯品种为试验材料,对薯肉的转录组数据进行分析,获得了7个差异表达的ERF基

因,这些基因在紫色薯肉中呈高表达,表达量明显高于黄色薯肉。其中,*StERF72* 和 *StERF110* 与已知的 *ERFs* 具有较近的亲缘关系,可作为候选基因进一步验证。*Zhang* 等^[23]对薯肉有和无颜色的二倍体马铃薯种质进行了转录组学分析,发现了一种新的转录激活因子 *StWRKY70*,它与 *StDFR* 和其他 10 个花青素生物合成基因具有高度连通性,并且与花青素途径的已知 *WRKY* 具有同源性。它可以通过增强 *MYB* 转录因子 *StANI* 的功能来刺激 *StDFR* 和 *StANS* 的表达以及花青素的积累。

1.3 生长发育阶段

花青素在植物体内的积累是一个兼具复杂性与动态变化特征的过程,它会随着植物的生长发育而逐渐积累。和家梅等^[24]研究认为,试验用紫色马铃薯品种在块茎膨大期时,块茎花青素的总积累量最多,可达到 $0.22 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,随着生长进程的推进,花青素含量逐渐下降,到完熟期,块茎总花青素含量比块茎膨大期下降 80.00%~85.71%,块茎颜色也变浅。块茎膨大期,调控花青素合成的相关基因表达旺盛,而到完熟期基本不表达。余文昌^[25]以 3 个不同颜色薯肉的马铃薯品种为试验材料,测定块茎的花青素含量,发现花青素含量均在播种后 80 d(块茎膨大关键期)达到最大值。廖君琳^[26]对紫薯块根的花青素含量进行测定,发现在栽插 90 d 左右块根花青素含量达到最大值,在整个生育期内含量呈先升后降的趋势,可能与生育后期块根膨大迅速、碳水化合物的积累速率高于花青素的合成速率有关。马杰茹等^[27]以紫肉品种华颂 66 和白肉品种大西洋为试验材料,于块茎形成期、膨大期和成熟期取样,进行转录组测序分析,发现大西洋各时期均检测不到花青素,华颂 66 花青素含量呈先升高后下降的趋势,还发现了 9 个 *StARFs* 基因影响花青素合成,其中 *StARF9-1* 在 3 个取样时期内,在华颂 66 中表达水平一直较高,而在大西洋中表达量一直为 0,这说明 *StARF9-1* 很可能是调控马铃薯块茎中花青素合成的关键基因。

2 影响花青素含量的外界环境因素

2.1 光照

光照是植物花青素合成重要的影响因子。强烈的光照能促进花青素形成所需的糖分积累,因此有利于花青素的形成^[28]。吴翠平^[29]研究认为,增加光照时间和光照强度能提高紫色马铃薯块茎花青素含量,光照 2 h 和 4 h 条件下,6000 lx 和 9000 lx

光照强度均能提高其含量,还能提高花青素合成关键酶活性。延长光照时间能提高叶片中类黄酮合成途径中结构基因 *CHI*、*F3H*、*DFR* 和 *UFGT* 的表达量,增加花青素苷和黄酮醇苷的积累量^[30]。洪艳等^[31]研究认为,光照会对花青素合成途径中的结构基因 *CHS*、*DFR*、*ANS*、*CHI*、*F3H*、*F3'H*、*F3'5'H*、*MT*、*GT* 进行调控,还会对调控基因如 *R2R3-MYB* 转录因子、*HY5* 转录因子、*NAC* 转录因子、*ERF* 转录因子的表达量进行间接调控,从而影响最终花青素苷的含量。在光照不足条件下,果实的变色时间延迟,花青素含量降低,花青素种类减少,花青素合成关键酶的活性受到抑制^[32]。光质也会对花青素含量产生影响,有研究表明,红光可以提高花青素生物合成酶基因 *CHS*、*CHI*、*F3H*、*F3H*、*DFR*、*LDOX* 和 *UFGT* 以及调控因子 *PAP1*、*TT8*、*TTG1*、*GL3* 和 *EGL3* 的转录水平,从而促进花青素的积累^[33]。作物经过蓝光、持续红光和远红光照射后,均会使花青素的积累量得到提升。樊颖伦等^[34]研究表明,增强红光和 UV-A 后,黑美人和黑金刚的薯块中花青素积累量更多,这可能是因为促进了花青素合成途径中关键基因的表达。也有研究认为,在作物成熟前期进行蓝光处理,可以提高果皮中花青素的积累量^[35]。

2.2 温度

温度是花青素合成的又一影响因子,它会对花青素的稳定性及花青素合成过程中的关键酶活性产生影响^[36]。邹雪等^[37]研究认为,低温或者温差有利于马铃薯块茎花青素的合成,黑美人试管薯的薯肉在常温条件下几乎无花青素合成,在长期低温或短期低温刺激下,花青素含量有所提高,但是不同基因型受低温刺激的程度不同。而高温胁迫会使花青素合成关键酶活性下降,从而导致果皮花青素和类黄酮含量下降^[38]。温度对花青素含量的调控,上游主要是对 *CHI*、*PAL* 和 *CHS* 基因进行调控,下游主要是对 *ANS* 和 *DFR* 基因进行调控,温度过高,会抑制这些基因的表达^[39]。陈碧聪^[40]研究认为,在马铃薯中 *R2R3MYB* 型的 *MYB* 转录因子 *St-MYB113* 的启动子上具有 LTR(低温响应)元件,有调控花青素合成的功能。

2.3 植物激素

植物的生长发育也会受到植物激素的调控,激素种类不同、浓度不同,会产生不同的调控效果,激素主要调控花青素合成过程中基因的表达^[41]。植物激素调控花青素的合成,有正向调控和负向调控两

方面的作用。正向调控的激素有脱落酸、生长素、茉莉酸、细胞分裂素等,负向调控的激素有赤霉素,而乙烯具有双向调控作用^[42]。韩田雨^[43]研究认为,在蓝莓绿果晚期外施 $1000 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的脱落酸,能促进果实的成熟以及呈色,果实的总花青素含量和抗氧化能力提高,花青素合成相关的结构基因 *CHI*、*CHS*、*DFR* 和 *LDOX/ANS* 的表达量增加。陈俊洁等^[44]也认为,外源施加脱落酸能促进拟南芥幼苗中花青素的积累,花青素的合成受到 *ABI5* 与 *MBW* 复合体的协同作用。茉莉酸可以调控 *MBW* 三联复合体来促进野生型拟南芥花青素的积累^[45]。孙惠莉^[46]研究表明,外源褪黑素可以促进梨果皮着色,对品质无影响,果皮中花青素含量可提高 30.08% 左右,显著上调了花青素合成基因 *CHS*、*F3H*、*ANS*、*UFGT*、*GSTF12* 的表达水平。王丽等^[47]认为,外源施加赤霉素会下调花青素合成关键酶基因 *CHS*、*CHI*、*F3H*、*ANS* 的表达。植物种类不同,乙烯调节花青素生物合成的作用也不相同,*SIAN2-like* 基因转录会受到乙烯的抑制,从而使花青素合成受到抑制^[48],而在葡萄表皮喷施乙烯,发现花青素合成关键酶基因 *CHI* 和 *F3H* 的转录水平得到提高^[49]。植物激素一般微量使用便可对植物产生明显作用,一直是植物领域研究的重点。

2.4 干旱

干旱对植物的生长发育会产生很大的影响,水分的缺乏会影响细胞正常的分裂、分化和增殖^[50]。但是花青素可以充当渗透调节剂的角色,以此保障水分平衡^[51]。徐艳平等^[52]对野生大豆幼苗进行干旱胁迫模拟试验,发现随着胁迫的加强叶片花青素含量呈升高的趋势,干旱胁迫条件下,花青素含量的变化可以从一定程度上反映植物抵抗或者耐干旱的能力。有研究表明,干旱胁迫条件下,抗旱品种抗逆相关基因 *SiPOD1*、*SiPOD2*、*SiSOD* 和花青素合成基因 *SiPAL*、*SiLDOX* 的表达量会显著上调,花青素积累增多,对逆境的耐受能力增强^[53]。张莉^[54]研究认为,拟南芥在干旱胁迫条件下 *SibHLH137* 基因一方面可以上调干旱胁迫响应基因的转录水平,以此来使 ABA 信号途径激活;另一方面可以通过促进花青素的合成,使植物在干旱胁迫条件下的抗氧化能力提高。因此,提高花青素的积累量对抵御干旱胁迫是很有必要的,可避免作物的正常生长发育受到影响。

2.5 盐胁迫

植物的细胞膜透性、光合作用与呼吸作用等生

理过程极易受土壤盐胁迫干扰,这一环境胁迫已成为制约植物生长发育进程及产量形成的关键因子。马铃薯属于中等耐盐的作物,盐胁迫会使马铃薯的产量和品质下降,对内源激素、光合作用等生理生化过程都会造成一定的影响^[55],但是适度的盐胁迫可以促进花青素的积累。李爽^[56]将拟南芥幼苗盐胁迫($100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl)处理 3 d 后,测定其花青素含量,发现花青素含量显著增加。调控花青素合成的 *CHS*、*CHI*、*F3H*、*DFR* 等基因的表达量均有不同程度的增加,其中 *CHI* 和 *F3H* 受盐胁迫的影响最大。盐胁迫可以提高 *MIR858A* 以及花青素合成相关基因的表达量,使作物积累更多花青素^[57]。在 $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 的盐胁迫处理下,耐盐基因型水稻的花青素含量显著高于盐敏感基因型水稻^[58]。关于盐胁迫下马铃薯花青素含量变化的研究比较少,但是不同品种对盐胁迫的耐受程度不同,因此花青素含量的变化也存在一定的差异。

2.6 糖

糖类调控作用体现在两个方面,一是花青素的合成需要糖类的参与,通过糖基化过程形成稳定的花色苷;二是花青素合成的前体物质莽草酸的形成需要糖类的呼吸分解作用^[59-60]。糖类还可以对信号机制进行调控从而影响花青素的合成^[61]。杨瑞娟等^[62]将紫色马铃薯外植体接种在不同蔗糖浓度的培养基上培养,发现花青素含量随着蔗糖浓度的增加而增加,其中 $120 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 蔗糖浓度下花青素积累量最多,是对照组的 8.89 倍, *StF3'5'H*、*StUFGT* 以及 *StDFR* 的表达量也随之增加。Ohto 等^[63]研究认为,拟南芥在含有蔗糖的培养基中生长,其花色苷含量会有明显提升。王翔^[64]研究认为,60 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 蔗糖处理对拟南芥植株中花青素的积累最有利,糖含量高,为花青素合成提供了更多的底物,花青素的积累明显增多。拟南芥中花青素色素基因 *PAPI* 的表达可被蔗糖诱导显著增强,由此使得花青素含量得以提升^[65]。蔗糖可以调控 *CHS*、*DFR*、*F3H*、*C4H*、*CHI* 等基因的表达^[66-67]。在拟南芥中,蔗糖可以增加花青素的积累,而葡萄糖和果糖却没有这种作用^[68]。一方面蔗糖通过专属的特异信号通路影响拟南芥花青素的生物合成;另一方面蔗糖与其代谢衍生糖类协同作用,借由其他信号途径共同参与调节进程^[69]。

2.7 pH

花青素是一种水溶性的色素,与植物呈色有很大关系,存在部位是植物细胞内的液泡,因此液泡

内 pH 值会对花青素产生影响。在低 pH 值时,含有花青素的植物组织部位会呈现红色,而在弱酸性或中性条件下,其颜色会变为紫色或蓝色^[70]。潘月^[71]研究认为,蓝莓花青素提取液在 pH 3.0 和 6.0 条件下,颜色分别为红色和紫色,花青素稳定性比较好,pH 9.0 时,颜色为深墨绿色,稳定性较差,而且随着 pH 的升高,花青素化合物的种类由最初的 10 种降为 2 种,含量大大减少。郝煜丽等^[72]研究认为,pH 5.0 时花青素合成关键基因 *CHS*、*CHI*、*F3H*、*DFR* 表达量较高,而 pH 9.0 时表达量很低,花青素正向调控基因 *BcTT8* 和 *BcTTG1* 在弱酸条件下表达量更高。总之,酸性条件下花青素的稳定性比较好,中性和碱性条件下容易受到破坏,稳定性降低。

2.8 其他因素

肥料的种类、施肥时期及用量、种植密度等因素也会对花青素的含量产生影响,适宜肥料用量和适中的种植密度能促进花青素在植物体内的积累^[73]。张招娟等^[74]研究认为,土壤调节剂和复合肥搭配施用可以提高华颂 66 马铃薯块茎的花青素含量,含量高达 $2.42 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,而单独施用缓释肥时块茎的花青素含量仅为 $1.83 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,肥料种类不会影响花青素的种类,只会影响花青素各种类所占的比例。丁悦^[75]研究表明,马铃薯匍匐茎中花青素含量与施肥量呈正相关,与栽培密度呈正向曲线关系。吴金栋等^[76]研究认为,用有机肥替代基肥中 50 % 的化肥可以提高茄子果皮中的花青素含量,使表皮的颜色加深,施用有机肥可以增加苯丙氨酸含量,有利于类黄酮物质的生物合成。喷施硒肥、钙肥、氨基酸等肥料均可以提高花青素的含量^[77-78]。

花青素具有不稳定性,而且非常容易降解,马铃薯贮藏期间,其花青素含量会显著下降,组分也会发生改变^[15]。史瑞翔等^[79]测定了 11 个彩色马铃薯品种的花青素含量,发现未经贮藏的马铃薯品种花青素含量在 $0.20\sim0.52 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 之间,且随着贮藏时间的延长其含量会下降。杨雪莹^[80]研究表明,贮藏 90 d 时,马铃薯块茎花青素含量明显下降,与贮藏初期相比,青薯 9 号下降 77.3%,红玫瑰下降 56.1%,紫玫瑰下降 55.2%。不同马铃薯品种遗传特性不同,贮藏期间花青素含量的变化幅度和趋势会有所差异,适宜的低温贮藏可以延缓马铃薯的衰老和代谢进程,有利于保持较高的花青素含量。

3 展望

花青素分布广泛,多种作物都富含花青素,它

是一类天然的色素,对植物的生长发育意义重大。花青素可以抵御各种生物和非生物胁迫,还能吸引昆虫进行授粉和种子传播^[81]。而且花青素在医疗保健领域的应用越来越多,对保持人体健康有重要的作用。花青素的合成会受到内在因素和外界环境因素的综合调控,调控机制错综复杂,因此,还需要更深入地研究,以明确花青素分子调控机制。明确花青素分子调控机制有利于筛选、鉴定和创制高花青素含量的马铃薯优良品种,对彩色马铃薯的行业发展是很有帮助的。

在花青素合成机制研究过程中,还存在一些问题。第一,目前研究仅局限于单一的外界因素对花青素合成的结构基因表达所产生的影响,然而,花青素的合成调控是一个复杂且精细的过程,涉及多种因素的相互作用。在自然环境中,植物可能受到光照、温度以及土壤养分等多种因素的综合作用,而目前的研究未能将这些因素整合到一起进行分析,因此多因素对花青素合成的综合调控是一个研究的缺口。第二,花青素容易降解,目前研究大多专注于其合成的机制,而对其降解机制几乎没有涉及,使得人们对于花青素在植物体内的动态平衡过程不是很明确,因此限制了对花青素在植物生理过程中作用的深入了解,也不利于实际应用中对花青素含量进行精准调控。第三,目前研究多侧重于调控花青素含量的结构基因,如 *CHS*、*CHI*、*F3H*、*ANS* 等,在不同的影响因素下,这些基因的表达量之间差异研究较多。已有相关研究 *MYB* 转录因子与花青素合成有关,如 *MYB113*^[82] 和 *MYB44*^[83],但对于 *bHLH* 具体如何与 *MYB* 和 *WD40* 协同作用,以及 *WD40* 在不同生理状态下的功能变化的研究较少。*MBW* 复合体中三者的信号传递和协同工作机制并不十分清楚,而且在马铃薯不同生长阶段或受到不同环境刺激时,三者的组装和解离以及这种动态的变化对下游基因表达的影响尚不清晰。

为了明确植物体内花青素合成机制,可从以下几方面入手。第一,未来的研究重点应放在多因素与环境互作调控花青素合成的分子机制上,可以通过设计多因素试验,模拟自然环境中所面临的复杂条件,运用基因芯片或蛋白质组学等先进的分子生物学技术,全面监测相关基因的表达变化及蛋白质的修饰与功能变化,以此来构建更加完整和准确的花青素合成调控网络,真正明确其调控机制。第二,对于花青素降解机制的研究可以从生理生化试验入手,分析不同条件下花青素的降解速率和产

物,明确降解过程中参与的关键酶类,然后利用分子生物学手段对这些酶的编码基因进行克隆和鉴定,明确其表达调控的规律。还可以利用基因编辑技术,对相关基因进行敲除或者过表达,观察花青素降解过程的变化,从而深入了解花青素的降解机制。第三,今后研究应多注重 MYB、bHLH、WD40 三类转录因子及其复合体在植物不同组织、不同生长发育阶段,或在多样化的环境条件下这些转录因子是如何精确调控花青素合成相关基因的表达的。通过基因敲除或过表达等手段,观察转录因子功能变化对彩色马铃薯生理表型的影响,全面解析它们在花青素合成、生长发育和抗逆等过程中的作用。借助结构生物学技术,解析 MBW 的三维结构,明确各转录因子在复合体中的空间位置和相互作用方式,以及在不同环境条件下的动态变化。

参考文献

- [1] BABBAR N, OBEROI H S, SANDHU S K, et al. Influence of different solvents in extraction of phenolic compounds from vegetable residues and their evaluation as natural sources of antioxidants[J]. Journal of Food Science and Technology, 2014, 51(10): 2568-2575.
- [2] 肖旭峰,李猛,伍梦婷.彩色马铃薯花青素研究进展[J].现代园艺,2020,43(1):50-52.
- [3] TIERNO R, LÓPEZ A, RIGA P, et al. Phytochemicals determination and classification in purple and red fleshed potato tubers by analytical methods and near infrared spectroscopy[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2016, 96(6):1888-1899.
- [4] KRYSTYIAN M, GUMUL D, ARECZUK A, et al. Comparison of physico-chemical parameters and rheological properties of starch isolated from coloured potatoes (*Solanum tuberosum* L.) and yellow potatoes[J]. Food Hydrocolloids, 2022, 131(9):10.
- [5] LI W, TAN L Q, ZOU Y, et al. The effects of ultraviolet A/B treatments on anthocyanin accumulation and gene expression in dark-purple tea cultivar 'Ziyan' (*Camellia sinensis*) [J]. Molecules, 2020, 25(2):354.
- [6] 申宝营,吴宏琪,林碧英.低温弱光处理对茄子不同时期花青素含量及果实品质的影响[J].福建农业学报,2024,39(3): 310-319.
- [7] 杜宇倩,于国康,王梦怡,等.氮磷钾肥对马铃薯新品种‘黑美人’产量、淀粉及花青素含量的影响[J].天津农业科学,2020, 26(7):75-77.
- [8] 郭函.喷洒对彩麦营养品质及花青素生物合成酶基因表达的影响[D].四川雅安:四川农业大学,2019.
- [9] 王可可.外源赤霉素在心里美萝卜幼苗花青素代谢中作用研究[D].河南新乡:河南师范大学,2014.
- [10] 张桂芝,李洪兴,马光恕,等.彩色马铃薯种植技术研究[J].中国林副特产,2015(5):98-100.
- [11] 陈勤,王冬冬,赵华,等.彩色马铃薯产业与小康社会建设[C]//中国作物学会马铃薯专业委员会.马铃薯产业与小康社会建设.陕西杨凌:西北农林科技大学,2014:40-44.
- [12] 牛钰,李晶,王俊文,等.高等植物花青素生物合成、调控、生物活性及其检测的研究进展[J].浙江农业学报,2024,36(4): 978-996.
- [13] BROWN C R, WROLSTAD R, DURST R, et al. Breeding studies in potatoes containing high concentrations of anthocyanins[J]. American Journal of Potato Research, 2003, 80(4):241-249.
- [14] 李华伟,罗文彬,李国良,等.4个彩色马铃薯品种花青素组分和含量比较分析[J].现代食品科技,2024,40(7):44-52.
- [15] 李洁雅,李红艳,叶广继,等.马铃薯储藏期花青素变化及合成相关基因表达分析[J].作物学报,2022,48(7):1669-1682.
- [16] 张婷,杨慧仙,杨秀丽,等.3种马铃薯淀粉、蛋白质、花青素含量的测定及比较[J].山西农业科学,2019,47(4):560-562.
- [17] 许芸梅,李玉梅,贾玉鑫,等.马铃薯红色薯肉调控基因的精细定位与候选基因分析[J].中国农业科学,2019,52(15): 2678-2685.
- [18] 张霞,于卓,张海龙,等.基于 BSA 技术的彩色马铃薯花青素含量相关 SSR 标记的开发与验证[J/OL].分子植物育种, 1-14[2025-07-03]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230420.1105.004.html>.
- [19] 谷如祥,冯淑贞,刘聪慧,等.8种彩色马铃薯中花青素含量测定及其在贮藏过程中的含量变化研究[J].食品安全质量检测学报,2024,15(24):239-247.
- [20] 殷丽琴,彭云强,钟成,等.高效液相色谱法测定 8 个彩色马铃薯品种中花青素种类和含量[J].食品科学,2015,36(18): 143-147.
- [21] DU H, ZHAI Z F, JIN P, et al. Two tandem R2R3 MYB transcription factor genes cooperatively regulate anthocyanin accumulation in potato tuber flesh[J]. Plant Biotechnology Journal, 2025, 23(5):1521-1534.
- [22] 吴娟,武小娟,王沛捷,等.彩色马铃薯花青素合成相关 ERF 基因筛选及表达分析[J].生物技术通报,2024,40(9):82-91.
- [23] ZHANG Y Y, PU Y Y, ZHANG Y M, et al. Tuber transcriptome analysis reveals a novel WRKY transcription factor StWRKY70 potentially involved in potato pigmentation[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2024, 213:108792.
- [24] 和家梅,李茂兴,张兴,等.马铃薯不同时期块茎花青素累积差异与合成相关基因表达分析[J/OL].分子植物育种, 1- 13[2025- 04- 10]. <https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20241205.0846.002>.
- [25] 余文昌.三种色系马铃薯块茎花青素累积的蛋白质组学分析[D].福州:福建农林大学,2018.
- [26] 廖君琳.环境对不同品种紫薯花青素积累、产量和农艺性状的影响[D].杭州:浙江大学,2023.
- [27] 马杰茹,武小娟,王沛捷,等.彩色马铃薯 ARF 基因家族的鉴定与表达分析[J].中国农业大学学报,2025,30(7):105-118.
- [28] 沈学善,王平,吴翠平,等.不同光照地区对马铃薯花青素含量及品质的影响[J].西南农业学报,2017,30(12):2667-2672.
- [29] 吴翠平.光照对紫马铃薯块茎花青素合成及品质的影响[D].四川雅安:四川农业大学,2016.
- [30] CARVALHO I S, CAVACO T, CARVALHO L M, et al. Effect of photoperiod on flavonoid pathway activity in sweet potato (*Ip-*

- omoea batatas* (L.) Lam. leaves[J]. Food Chemistry, 2010, 118(2):384-390.
- [31] 洪艳,武宇薇,宋想,等.光照调控园艺作物花青素苷生物合成的分子机制[J].园艺学报,2021,48(10):1983-2000.
- [32] 郭小兰.蓝莓花青素苷合成对光照强度的生理及分子响应[D].贵阳:贵州大学,2021.
- [33] LIU Z J, ZHANG Y Q, WANG J F, et al. Phytochrome-interacting factors PIF4 and PIF5 negatively regulate anthocyanin biosynthesis under red light in *Arabidopsis* seedlings[J]. Plant Science, 2015, 238:64-72.
- [34] 樊颖伦,孙艳茹,卞春松,等.不同光质对紫色马铃薯块花青素含量的影响[J].聊城大学学报(自然科学版),2013,26(4):76-79.
- [35] 王晓通,窦煜炜,陈晓璐,等.蓝光对不同成熟期紫色彩椒采后果实花青素生物合成的影响[J].植物生理学报,2022,58(8):1507-1518.
- [36] SHAKED-SACHRAY L, WEISS D, REUVENI M, et al. Increased anthocyanin accumulation in aster flowers at elevated temperatures due to magnesium treatment[J]. Physiologia Plantarum, 2002, 114(4):559-565.
- [37] 邹雪,丁凡,刘丽芳,等.低温刺激在马铃薯块茎花青素合成中的作用研究[C]//2020中国马铃薯大会论文集.2020:543-544.
- [38] 张圣美.高温胁迫对茄子果皮花青素生物合成的影响[D].南京:南京农业大学,2020.
- [39] WEI Y Z, HU F C, HU G B, et al. Differential expression of anthocyanin biosynthetic genes in relation to anthocyanin accumulation in the pericarp of *Litchi chinensis* Sonn.[J]. PLoS One, 2011, 6(4):19455.
- [40] 陈碧聪.彩色马铃薯对低温的生理响应及花色苷合成机制初探[D].昆明:云南农业大学,2023.
- [41] 赵杰堂.激素调控植物花青素合成分子机制的研究进展[J].分子植物育种,2016,14(7):1884-1891.
- [42] 王凤华,郭佳,吴正景,等.植物花青素合成的环境调控研究进展[J].中国野生植物资源,2024,43(2):78-83.
- [43] 韩田雨.基于脱落酸调控的蓝莓果实花青素合成与积累的分子机理研究[D].南京:南京林业大学,2022.
- [44] 陈俊洁,梅松,胡彦如.脱落酸激素诱导拟南芥幼苗中花青素的合成[J].广西植物,2020,40(8):1169-1180.
- [45] 黎明.茉莉酸和水杨酸信号参与调控真菌诱导的拟南芥花青素合成[D].合肥:安徽农业大学,2019.
- [46] 孙惠莉.外源褪黑素对梨果皮花青素合成的影响及其调控机制研究[D].沈阳:沈阳农业大学,2023.
- [47] 王丽,王曦烨,王可可,等.外源赤霉素对心里美萝卜幼苗花青素的影响[J].中国生物化学与分子生物学报,2016,32(3):326-331.
- [48] XU Y L, LIU X X, HUANG Y, et al. Ethylene inhibits anthocyanin biosynthesis by repressing the R2R3-MYB regulator SIAN2-like in tomato[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(14):7648.
- [49] EL-KEREAMY A, CHERVIN C, ROUSTAN J P, et al. Exogenous ethylene stimulates the long-term expression of genes related to anthocyanin biosynthesis in grape berries[J]. Physiologia Plantarum, 2003, 119(2):175-182.
- [50] GILL S S, TUTEJA N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2010, 48(12):909-930.
- [51] NAING A H, KIM C K. Abiotic stress-induced anthocyanins in plants: Their role in tolerance to abiotic stresses[J]. Physiologia Plantarum, 2021, 172(3):1711-1723.
- [52] 徐艳平,胡翠美,张文会,等.干旱胁迫对野生大豆幼苗光合作用相关指标的影响[J].大豆科学,2013,32(3):341-344.
- [53] 杨明真,孟小霞,王晨晨,等.干旱胁迫诱导的花青素积累与谷子抗旱性增强的关系研究[J].核农学报,2024,38(10):2011-2019.
- [54] 张莉.谷子 *SibHLH137* 基因对花青素积累和抗旱性功能的研究[D].太原:山西师范大学,2023.
- [55] 杨新月,闫梦,张剑峰,等.马铃薯耐盐碱研究进展[J].中国马铃薯,2021,35(5):456-462.
- [56] 李爽.非生物胁迫下拟南芥 miRNA858a 调控花青素合成的分子机理[D].郑州:河南农业大学,2018.
- [57] 王彦镔.非生物胁迫调控植物花青素合成的研究[D].郑州:河南农业大学,2022.
- [58] CHUTIPAIJIT S, CHA-UM S, SOMPORNAILIN K. High contents of proline and anthocyanin increase protective response to salinity in *Oryza sativa* L. spp. *indica*[J]. Australian Journal of Crop Science, 2011, 5(10):1191-1198.
- [59] 庄维兵,刘天宇,束晓春,等.植物体内花青素合成分子机制及呈色的分子调控机制[J].植物生理学报,2018,54(11):1630-1644.
- [60] 隋秀奇,姜志红.制约苹果红色形成的要素[J].落叶果树,1995(3):36.
- [61] 张学英,张上隆,骆军,等.果实花色苷合成研究进展[J].果树学报,2004,21(5):456-460.
- [62] 杨瑞娟,龚一富,郭伦,等.蔗糖对紫色土豆微型薯形成及花青素含量的影响[J].生物学杂志,2015,32(2):53-57.
- [63] OHTO M, ONAI K, FURUKAWA Y, et al. Effects of sugar on vegetative development and floral transition in *Arabidopsis*[J]. Plant Physiology, 2001, 127(1):252-261.
- [64] 王翔.糖光互作对转 *RspRx1* 基因拟南芥花青素代谢影响的初步研究[D].河南新乡:河南师范大学,2012.
- [65] OH J E, KIM Y H, KIM J H, et al. Enhanced level of anthocyanin leads to increased salt tolerance in *Arabidopsis* PAP1-D plants up-on sucrose treatment[J]. Journal of the Korean Society for Applied Biological Chemistry, 2011, 54(1):79-88.
- [66] TENG S, KEURENTJES J, BENTSINK L, et al. Sucrose-specific induction of anthocyanin biosynthesis in *Arabidopsis* requires the *MYB75/PAP1* gene[J]. Plant Physiology, 2005, 139(4):1840-1852.
- [67] 贾晓琳.外源糖在心里美萝卜幼苗花青素代谢中作用初探[D].河南新乡:河南师范大学,2013.
- [68] MINAKUCHI S, ICHIMURA K, NAKAYAMA M, et al. Effects of high-sucrose concentration treatments on petal color pigmentation and concentrations of sugars and anthocyanins in petals of bud cut carnations[J]. Horticulture Research (Japan),

- 2008,7:277-281.
- [69] 杨少华,王丽,穆春,等.蔗糖调节拟南芥花青素的生物合成[J].中国生物化学与分子生物学报,2011,27(4):364-369.
- [70] 杨波.马铃薯块茎花青素差异累积及光诱导累积的研究[D].武汉:华中农业大学,2019.
- [71] 潘月.温度和pH值对蓝莓果提取物组分稳定性的影响[D].北京:北京林业大学,2015.
- [72] 郝煜丽,梁文文,侯喜林,等.施用不同pH营养液对不结球白菜品质和花青素积累的影响[J].西北农业学报,2023,32(7):1024-1031.
- [73] 吴翠平,沈学善,屈会娟,等.栽培因子调控马铃薯、甘薯等作物花青素合成研究进展[J].中国农学通报,2016,32(24):90-96.
- [74] 张招娟,黄家伟,黄泷健,等.施用不同种类肥料对紫色马铃薯生长、产量品质及花青素的影响[J].江苏农业科学,2021,49(21):94-99.
- [75] 丁锐.栽培措施对紫色马铃薯花青素含量、产量及品质的影响研究[D].南昌:江西农业大学,2014.
- [76] 吴金栋,何勇,朱祝军.有机肥部分替代化肥对露地茄生长及品质的影响[J].浙江农林大学学报,2021,38(6):1195-1202.
- [77] 涂国青,柯璐瑶,柳展,等.喷施氨基酸对紫米产量和花青素含量的影响[J].江苏农业科学,2024,52(21):91-97.
- [78] 陈文红,王晓琴,万年鑫,等.不同时期喷施硒肥对紫色马铃薯块茎硒·花青素含量的影响[J].安徽农业科学,2015,43(21):92-94.
- [79] 史瑞翔,李博雯,孙圣卿,等.彩色马铃薯产量和品质性状评价[J].中国马铃薯,2022,36(6):481-488.
- [80] 杨雪莹,李曼,高玉亮,等.不同贮藏时期彩色马铃薯块茎抗氧化物质含量及抗氧化活性研究[J].食品安全导刊,2024(8):72-75.
- [81] 宋建辉,郭长奎,石敏.植物花青素生物合成及调控[J].分子植物育种,2021,19(11):3612-3620.
- [82] LIU Y H, KUI L W, RICHARD V E, 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]. Journal of Experimental Botany, 2016, 67(8):2159-2176.
- [83] LIU Y H, KUI L W, RICHARD V E, et al. *StMYB44* negatively regulates anthocyanin biosynthesis at high temperatures in tuber flesh of potato[J]. Journal of Experimental Botany, 2019, 70(15):3809-3824.