

# 基于转录组测序的赤苍藤芽色形成机制 解析与关键转录因子鉴定

黄若兰, 韦婉羚, 杨海霞, 李恒锐, 何文, 黄珍玲

(广西南亚热带农业科学研究所·崇左市作物基因资源与遗传改良重点实验室·广西果蔬产业技术创新中心  
广西崇左 532415)

**摘要:**本研究以赤苍藤嫩芽叶(龙州绿芽和龙州红芽)为材料,利用转录组测序比较2种颜色嫩芽叶的基因表达,筛选差异表达基因及作用通路,旨在从分子层面阐明芽色形成的调控机制,为赤苍藤芽色的形成提供理论依据。结果表明,与绿芽相比,红芽的叶绿素含量显著降低,而类胡萝卜素含量显著上升;在转录组测序中共筛选出3656个差异表达基因,其中1962个上调表达,1694个下调表达;KEGG富集分析显示,差异表达基因主要集中在转录因子、蛋白磷酸酶和相关蛋白、泛素系统、淀粉和蔗糖代谢、植物激素信号转导、糖基转移酶和光合作用等通路;进一步分析发现,红芽中转录因子SPL15表达显著下调,可能激活了光信号通路关键因子,从而使类胡萝卜素生物合成通路中的分支点酶基因LCYE上调表达。因此,推测赤苍藤红芽的形成可能与光信号通路的调控密切相关。

**关键词:**赤苍藤;芽色;转录因子;光信号

中图分类号:S647

文献标志码:A

文章编号:1673-2871(2026)02-050-10

## Analysis of shoot color formation mechanism and identification of key transcription factors in *Erythralum scandens* based on transcriptome sequencing

HUANG Ruolan, WEI Wanling, YANG Haixia, LI Hengrui, HE Wen, HUANG Zhenling

(Guangxi South Subtropical Agricultural Science Research Institute/Chongzuo Key Laboratory of Crop Gene Resources and Genetic Improvement/Guangxi Fruit and Vegetable Industry Technology Innovation Center, Chongzuo 532415, Guangxi, China)

**Abstract:** This study used tender leaves of *Erythralum scandens* (Longzhou green shoot and Longzhou red shoot) as materials. Through transcriptome sequencing, the differences in gene expression between the two differently colored tender leaves were compared to screen for differentially expressed genes and related pathways. The aim was to elucidate the regulatory mechanisms underlying shoot color formation in *Erythralum scandens* at the molecular level. The results showed that, compared to green shoots, the chlorophyll content in red shoots significantly decreased, while the carotene content significantly increased. Transcriptome analysis identified a total of 3656 differentially expressed genes, of which 1962 were up-regulated and 1694 were down-regulated. KEGG enrichment analysis revealed that the differentially expressed genes were mainly enriched in pathways such as transcription factors, protein phosphatases and associated proteins, ubiquitin system, starch and sucrose metabolism, plant hormone signal transduction, glycosyltransferases, and photosynthesis. Further analysis revealed that the expression of the transcription factor SPL15 was significantly down-regulated in red shoots, potentially leading to the up-regulation of the branch-point enzyme gene LCYE in the carotene biosynthesis pathway by activating key factors in the light signaling pathway. In conclusion, the formation of red shoots in *Erythralum scandens* may be closely associated with the regulation of the light signal pathway.

**Key words:** *Erythralum scandens*; Shoot color; Transcription factor; Light signal

收稿日期:2025-07-09;修回日期:2025-09-25

基金项目:广西农业科学院基本科研业务专项(桂农科 2021YT158, 桂农科 2026YT030)

作者简介:黄若兰,女,助理研究员,研究方向为特色经济作物逆境生理。E-mail: hrlan629@163.com

通信作者:黄珍玲,女,高级农艺师,研究方向为特色经济作物资源开发与利用。E-mail: 675095618@qq.com

赤苍藤(*Erythralpalum scandens* Blume.),又称牛耳藤、细绿藤、龙须菜、姑娘菜,是赤苍藤科赤苍藤属多年生常绿大型藤本植物,兼具药用、食用和园林绿化观赏价值。其嫩芽叶富含脂质、蛋白质、维生素(B1、B2和C)及矿质元素(Ca、Fe、P、Zn),根部含有树脂、酚类和三萜类等活性成分,种仁则以油酸、蛋白质和氨基酸为主,并含多糖、生物碱、黄酮类和香豆素等次级代谢物<sup>[1-4]</sup>。现代医学研究证明其茎叶提取物具有较好的降尿酸、抗痛风、抗氧化和抗肿瘤的作用<sup>[1,4]</sup>。赤苍藤嫩芽质地脆嫩,风味独特,已成为高端蔬菜。市场上主要有红芽和绿芽两种类型,它们在口感和营养成分上略有不同。其中,绿芽烹制后色泽翠绿,汤色鲜亮,口感清脆香甜;红芽呈现紫红色,可能含有较高的花青素。黄酮类化合物不仅赋予果蔬鲜艳色泽、增强视觉吸引力,还通过其生物活性促进人体健康,从而显著提升商品价值并驱动消费者选择<sup>[5]</sup>。然而,目前赤苍藤芽色形成的分子机制尚未见报道,限制了其品质改良。因此,利用生物学技术解析赤苍藤不同芽色形成的分子机制,对今后通过栽培或育种手段提高其花青素含量并改善营养品质具有重要意义。

花青素是一种广泛存在于植物中的水溶性天然色素,主要分布于植物的花、果实、叶片等部位,并赋予其多种颜色。在植物生长发育过程中,花青素不仅有助于吸引传粉者,促进传粉,还有利于种子的传播与扩散。此外,花青素还具有增强植物抗逆性的作用,能够帮助植物抵御外界环境胁迫,如紫外线辐射、低温等不利因素。从生理功能角度而言,花青素具有较强的抗氧化活性,可通过清除体内自由基延缓细胞衰老,对人体健康具有积极的促进作用<sup>[6]</sup>。因此,颜色越鲜艳的蔬菜、水果和花卉越受消费者欢迎。例如,杨树(*Populus×euramericana* Zhonghuahongye)、芥蓝(*Brassica oleracea* var. *alboglabra*)和铁皮石斛(*Dendrobium nobile* L.)等因其花青素含量高而备受关注<sup>[7-9]</sup>。现有研究已证实,花青素的生物合成途径受到其自身代谢通路中相关结构基因的表达调控,如编码酶的结构基因,包括苯丙氨酸解氨酶(*PAL*)、查尔酮乙酰酶(*CHS*)、查尔酮异构酶(*CHI*)、黄烷酮 3-羟化酶(*F3H*)、类黄酮 3'-羟化酶(*F3'H*)、二氢黄酮醇 4-还原酶(*DFR*)和花青素合酶(*ANS*)等<sup>[9]</sup>。此外,这些结构基因主要受到 R2R3 型 MYB、碱性螺旋-环-螺旋(bHLH)和 WD40 重复序列(WDR)转录因子的调控,它们构成了 MYB-bHLH-WDR(MBW)转录复合物<sup>[10]</sup>。MBW 复

合物可通过识别和结合结构基因启动子中的特定序列来促进或抑制花青素的合成<sup>[11]</sup>。R2R3-MYB 转录因子(TFs)参与调节植物的发育、次生代谢和对环境胁迫的反应。在拟南芥中,MYB113、MYB114 和 MYB118 3 个 TFs 参与控制花青素的产生<sup>[9]</sup>。miR858-MYB87 模块通过调节南天竹中 *DFR* 基因的表达,促进花青素在应对渗透胁迫时的积累<sup>[12]</sup>。mdm-miR858 以转录因子基因 *MdMYB9* 和 *MdMYBP1* 为靶标,负向调控苹果花青素的积累<sup>[13]</sup>。其他转录因子,如生长素响应因子(ARFs)、茉莉酸酯 zim 结构域(JAZ)、组成型光形态发生 1(COP1)和 SQUAMOSA 启动子结合蛋白样蛋白 9(SPL9)等也参与了花青素的生物合成。因此,植物颜色的多样性呈现是由一个复杂的调控网络所决定的。

为深入解析赤苍藤不同芽色形成的分子机制,本研究以龙州绿芽和龙州红芽 2 种赤苍藤的嫩芽叶为研究对象,运用转录组测序技术筛选出参与芽色形成的候选基因,并对相关功能通路进行富集分析。本研究旨在揭示赤苍藤芽色差异的基因表达调控机制,为赤苍藤的芽色改良及遗传育种提供理论基础和关键基因靶点,进而为该物种的遗传改良和资源利用提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

龙州绿芽(绿色嫩芽叶,LL)和龙州红芽(红色嫩芽叶,HL)均为 2018 年野外引种(图 1),于 2021 年通过实生苗繁殖,并集中种植于广西南亚热带农



图 1 赤苍藤红芽和绿芽

Fig. 1 Red and green shoots of *Erythralpalum scandens*

业科学研究所赤苍藤种质资源圃。资源圃内为黄壤土,单行双线立架种植,行距 1.2 m,株距 1.0 m,每年修剪控高 1.2~1.6 m。两种材料引种栽培时间、生长环境一致。于 2023 年 6 月赤苍藤生长最旺盛、日照最充足的时候,选取其顶端 5 cm 的嫩芽叶,每个芽色的赤苍藤各设置 3 个生物学重复(每个重复 5 株)。将采集好的样品混合均匀后立即置于液氮中,然后放在 -80 °C 冰箱保存待用。

## 1.2 叶绿素和类胡萝卜素含量测定

使用植物叶绿素、类胡萝卜素含量检测试剂盒,在 0.1 g 样品研磨液中加入提取液( $V_{\text{无水乙醇}}:V_{\text{丙酮}}=1:2$ )并定容于 10 mL 容量瓶中,提取液为空白对照,测定 663 nm、645 nm 和 470 nm 处吸光值,分别记为  $A_{663}$ 、 $A_{645}$  和  $A_{470}$ ,具体方法参照试剂盒说明书。计算公式如下:

叶绿素 a 含量/( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ) =  $2 \times (12.7 \times A_{663} - 2.69 \times A_{645}) \times V \times D / 1000 \text{ m}$ ;

叶绿素 b 含量/( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ) =  $2 \times (22.9 \times A_{645} - 4.68 \times A_{663}) \times V \times D / 1000 \text{ m}$ ;

叶绿素总含量/( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ) =  $2 \times (20.21 \times A_{645} + 8.02 \times A_{663}) \times V \times D / 1000 \text{ m}$ ;

类胡萝卜素含量/( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ) =  $2 \times (1000A_{470} - 3.27C_a - 104C_b) \div 229 \times V \times D / 1000 \text{ m}$ 。

$V$ :提取液体积,10 mL;

$D$ :稀释倍数;

$m$ :样本质量。

使用 GraphPad Prism 10.4 绘图。

## 1.3 总 RNA 提取、cDNA 文库构建及转录组测序

使用 TRIzol 总 RNA 提取试剂盒(天根公司,中国北京)从植物组织中分离出总 RNA。使用 Nanodrop One 分光光度计(Thermo Scientific, Wilmington, DE, USA)和 Bioanalyzer 2100 系统(Agilent, Santa Clara, CA, USA)分别检测 RNA 样品的纯度和完整性。将检测合格的总 RNA 送到上海伟寰生物科技有限公司进行测序,构建 cDNA 文库,利用 Illumina NovaSeq 6000 测序平台(paired end 150)对文库进行测序。原始数据已上传 NCBI 数据库(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/sra/PRJNA1191898>)。

## 1.4 测序数据处理

为确保数据质量,对下机的原始数据(raw reads)采用 Fastp 软件进行严格的质量控制。具体操作包括:去除含有测序接头的序列、剔除含 N 碱基比例超过 10% 的序列、过滤掉全为 A 碱基的序列

以及低质量的序列。经过上述质控步骤后,最终获得高质量的干净序列(clean reads),并以 FASTQ 文件格式进行储存。后续所有分析均基于这些高质量序列展开。

## 1.5 基因组组装和基因功能注释

利用 Trinity 进行组装,选择每个基因的最长转录本作为 unigene,对所有转录本及 unigene 分别进行组装质量的评判,包括转录本长度和 GC 含量等,获得的 unigenes 用于后续分析。将 unigenes 分别与 NR、Swiss-Prot、Pfam、eggNOG、GO 和 KEGG 等 6 种权威数据库进行比对,获得其相应的注释信息。

## 1.6 差异基因筛选及富集分析

根据各 unigenes 在不同样品中的高质量序列数量,用 RSEM (RNA-seq by Expectation Maximization) (1.3.3 版)程序确定每个基因的 TPM (transcripts per million) 值。以绿芽为对照,采用 DESeq2 进行差异表达分析,首先,对 read count 进行归一化处理,然后基于模型利用 wald-test 进行假设检验概率 ( $P$ -value) 计算,对多重假设检验校正,得到 FDR 值(错误发现率)。结合  $|\log_2(\text{fold change})| > 1$  和  $\text{FDR} < 0.05$  确定差异表达基因(differentially expressed genes, DEGs)。利用 cluster Professor R 软件包(3.16)对 DEGs 进行 GO 富集和 KEGG 通路分析,从而获得 DEGs 在生物体内的生物学功能和代谢途径。

# 2 结果与分析

## 2.1 不同芽色赤苍藤中叶绿素和类胡萝卜素含量的差异

如图 2 所示,与绿芽(LL)相比,赤苍藤红芽(HL)的叶绿素含量显著降低,而类胡萝卜素含量显著提高。该结果与图 1 的表型相呼应,说明红芽的形成可能是类胡萝卜素积累的结果。

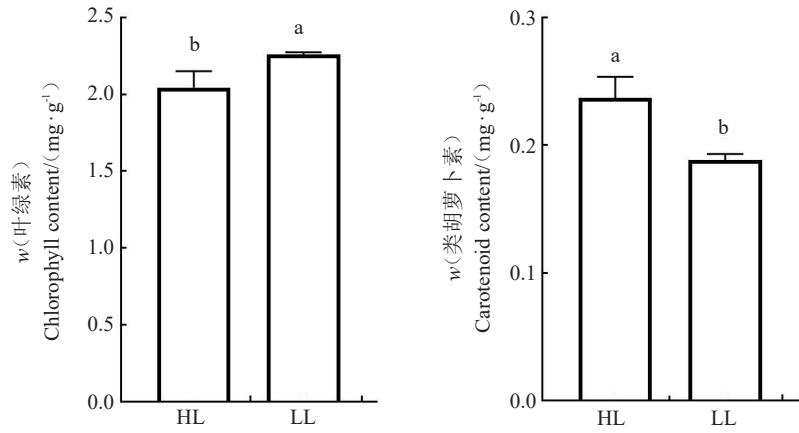
## 2.2 转录组数据质控与组装

用 Illumina NovaSeq 6000 测序平台对赤苍藤绿色和红色嫩芽叶进行转录组测序,结果显示,通过对原始数据进行过滤后,得到 64 257 652 条高质量序列,其 Q20 和 Q30 平均值分别为 97.37% 和 93.00%,平均每个样品的 GC 含量为 50.7%(表 1)。以上数据表明本次转录组数据质量较高,可用于后续的数据分析。

由于赤苍藤没有参考基因组,用 Trinity 软件对获得的 clean reads 从头组装,去冗余后获得 185 481 条 unigene,平均长度为 431.56 bp,  $N_{50}$  为 463 bp,其中长度为 200~400 bp 的 unigene 数量最

多,达到 132 119 条,占比为 71.23%,长度为 1800~2000 bp 的数量最少,仅 1005 条,占比为 0.5%

(图 3)。以上结果表明转录组数据测序及组装完整性较好,可用于后续分析。



注:不同小写字母表示在 0.05 水平差异显著。  
Note: Different small letters indicate significant difference at 0.05 level.

图 2 不同芽色赤苍藤中叶绿素和类胡萝卜素含量  
Fig. 2 Chlorophyll and carotenoid contents of *Erythralum scandens* with different shoot colors

表 1 测序数据统计  
Table 1 Sequence data statistics

样品 Sample	质控序列数 Read No.	质控碱基数 Base No.	Q20/%	Q30/%	GC 含量 GC content/%
HL-1	57 637 624	8 396 409 764	97.18	92.82	49.75
HL-2	57 792 024	8 401 200 671	97.79	93.98	50.02
HL-3	106 423 712	15 728 248 322	95.45	88.75	50.04
LL-1	59 760 690	8 511 409 241	98.22	94.72	51.86
LL-2	52 477 618	7 589 368 052	97.81	93.83	51.31
LL-3	51 454 248	7 451 993 297	97.77	93.92	51.22
均值 Mean	64 257 652	9 346 438 225	97.37	93.00	50.70

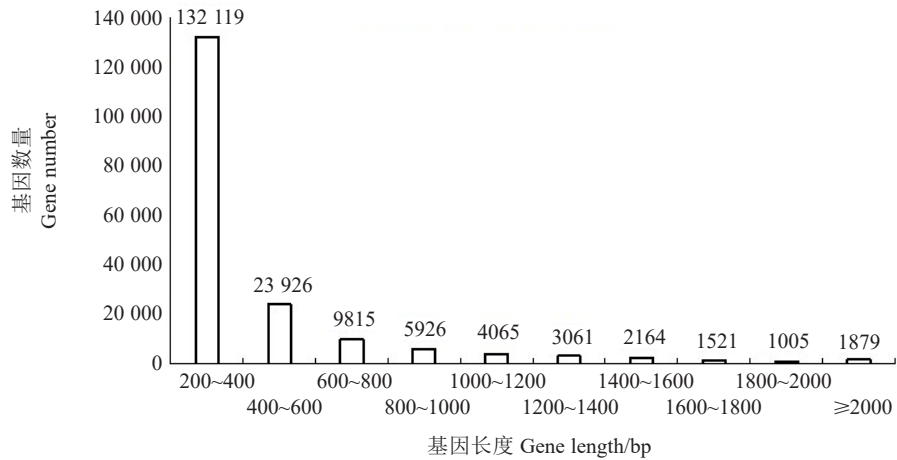


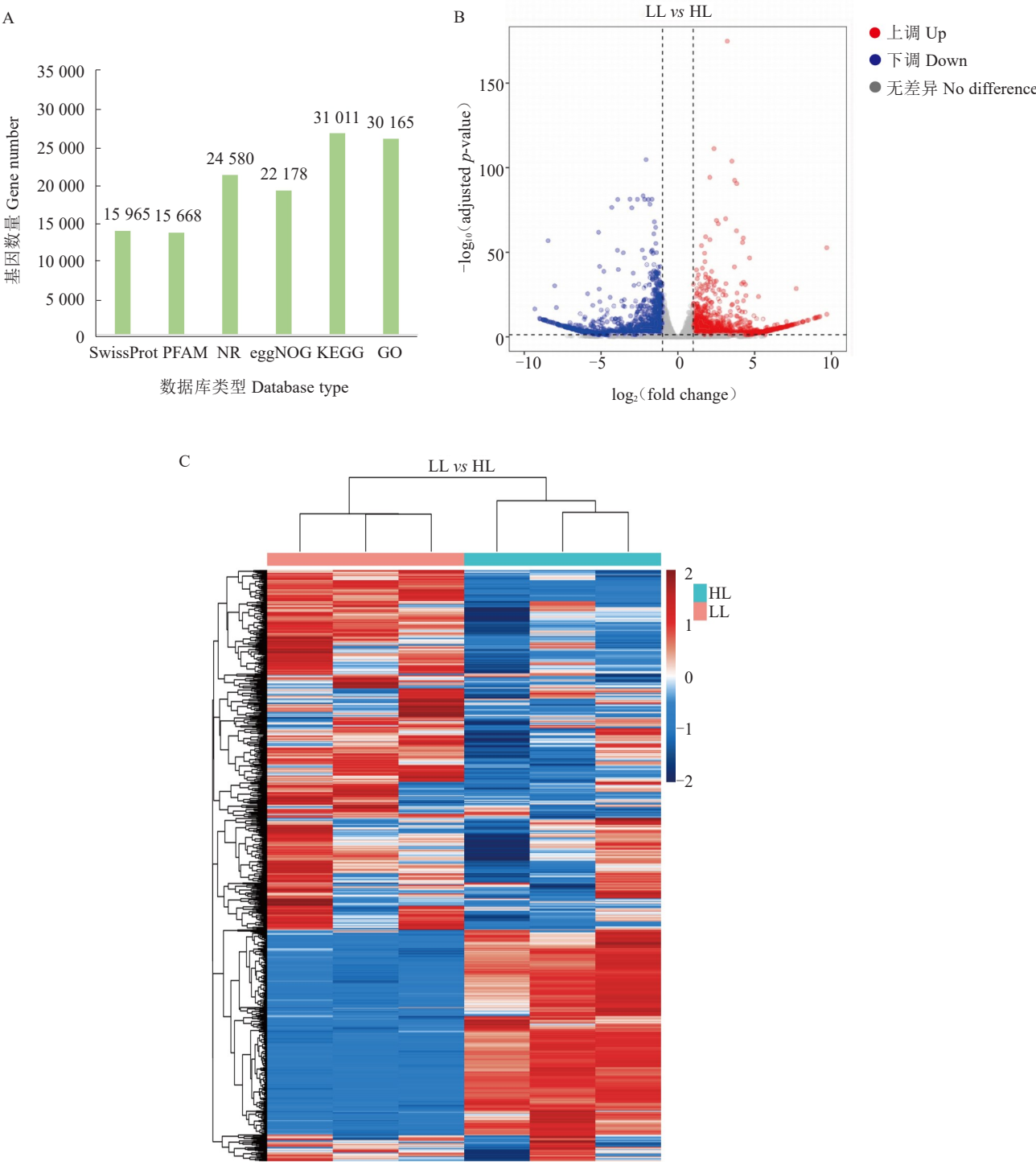
图 3 赤苍藤 unigenes 长度分布  
Fig. 3 Distribution of different lengths of unigenes in *Erythralum scandens*



2.3 基因功能注释及差异表达分析

采用 BLAST X 软件,将 185 481 条 unigenes 分别与 NR、Swiss-Prot、Pfam、eggNOG、GO 和 KEGG 数据库进行比对,共获得了 139 567(75.25%)unigenes 注释信息,其中 15 965(8.61%)、15 668

(8.45%)、24 580(13.25%)、22 178(11.96%)、31 011(16.72%)和 30 165(16.26%)unigenes 注释到相应数据库中(图 4-A)。为了进一步获得差异表达基因,以赤苍藤绿芽为对照,选取阈值 $|\log_2(\text{fold change})| > 1$ 和  $\text{FDR} < 0.05$  为筛选标准,共获得



注:A. 赤苍藤 unigenes 与数据库比对结果;B. LL 和 HL 间差异表达基因火山图;C. LL 和 HL 间差异表达基因聚类热图。  
Note: A. The results of the comparison of *Erythrophalum scandens* unigenes with the database; B. Volcano plot of differentially expressed genes between LL and HL; C. Clustering heatmap of differentially expressed genes between LL and HL.

图 4 不同芽色赤苍藤的差异表达基因分析  
Fig. 4 Analysis of differentially expressed genes in different shoot colors *Erythrophalum scandens*

3656 个 DEGs,其中有 1962 个上调表达基因和 1694 个下调表达基因(图 4-B)。

聚类热图展示了 3656 个 DEGs 在 6 个样本中的表达模式,主要用于呈现基因在不同样本或条件下的表达差异及其相似性(图 4-C)。结果显示,不同颜色嫩芽的基因表达存在显著差异,而同一组内的生物学重复样本之间则高度一致。LL 组和 HL 组的样本分别聚集,进一步验证了试验设计的合理性。在热图中,红色表示高表达,蓝色表示低表达。值得注意的是,在 LL 组中低表达的差异基因

却在 HL 组中表现为高表达,反之亦然。这一结果对于研究赤苍藤嫩芽不同颜色形成的分子机制提供了重要线索。

## 2.4 差异表达基因的 GO 富集分析

对赤苍藤红色和绿色嫩芽之间的 3656 个 DEGs 进行了 GO 功能注释,其中共有 2845 个 DEGs 得到了注释。如图 5 所示,这些 DEGs 在生物过程(biological process, BP)、细胞组分(cellular component, CC)和分子功能(molecular function, MF)3 个方面均有富集。进一步对富集基因数量排

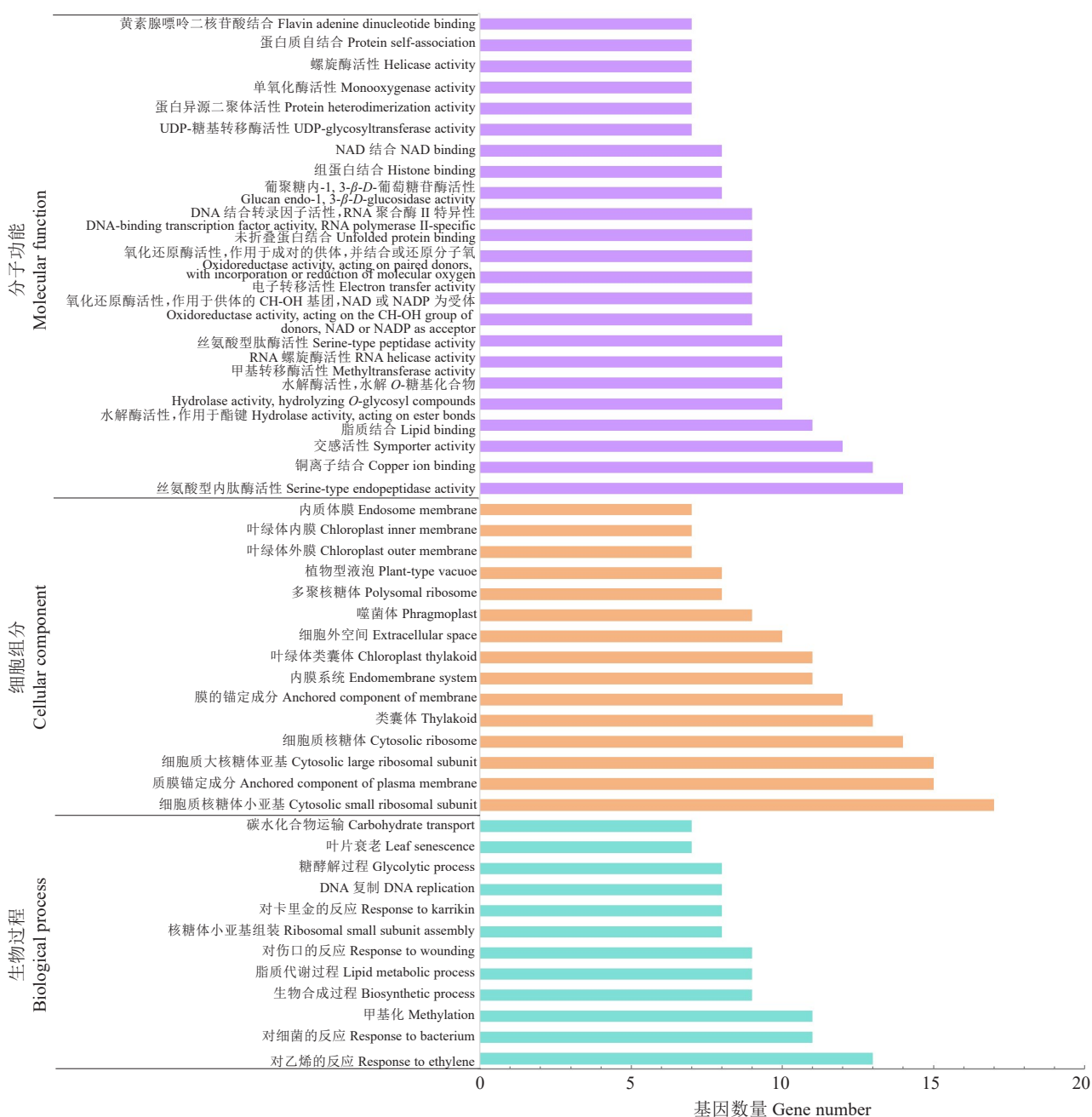


图 5 差异表达基因的 GO 富集分析

Fig. 5 GO enrichment analysis of differentially expressed genes

名前 50 的通路进行分析归类,结果显示,在生物过程方面有 12 个通路富集,在细胞组分方面有 15 个通路富集,在分子功能方面有 23 个通路富集。在生物过程中,差异基因主要富集在对环境信号的响应、代谢过程、细胞组分组装以及细胞周期和发育过程等方面。在细胞组分中富集的差异基因主要反映了细胞内蛋白质合成、物质运输、能量代谢和细胞间信号转导等重要功能的结构基础。在分子功能分析中,差异基因主要富集在酶活性、底物结

合、氧化还原相关活性、蛋白质相互作用以及转录调控等方面。

2.5 差异表达基因的 KEGG 富集分析

为进一步研究 DEGs 参与的代谢通路,对 3656 个 DEGs 进行 KEGG 功能途径注释。结果表明,差异基因主要集中在转录因子、蛋白磷酸酶和相关蛋白、泛素系统、淀粉和蔗糖代谢、植物激素信号转导、糖基转移酶和光合作用等(图 6)途径。其中,还注释到了苯丙烷生物合成途径,该途径中的差异基

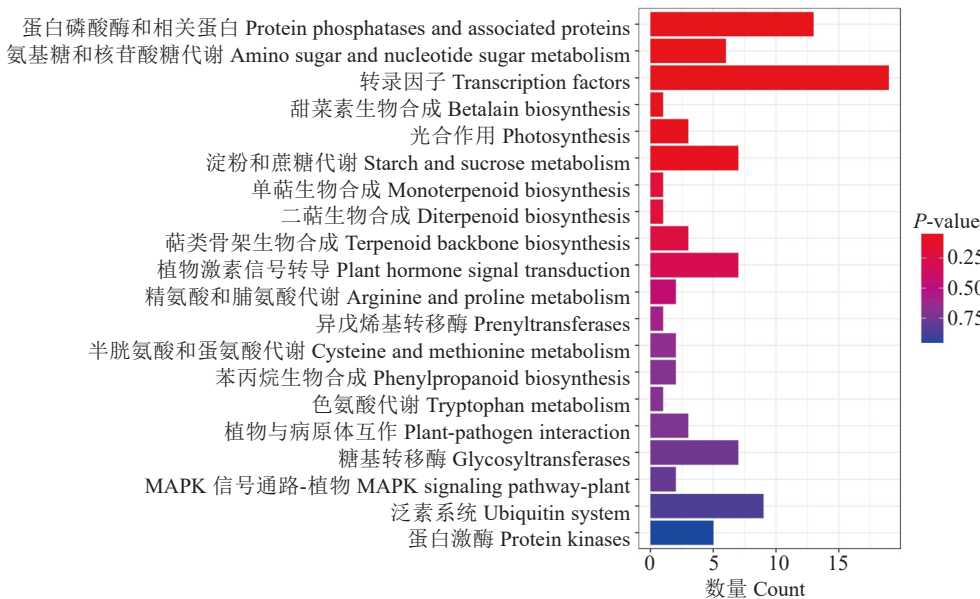


图 6 差异表达基因的 KEGG 富集分析  
Fig. 6 KEGG enrichment analysis of differentially expressed genes

因 TRINITY\_DN18460\_c0\_g1(BGL41, $\beta$ -葡萄糖苷酶)在 HL 组显著上调,而  $\beta$ -葡萄糖苷酶可以水解糖苷键,从而使具有颜色的花青素苷元释放出来。另外,LCYE(Lycopene  $\epsilon$ -cyclase)基因在 HL 中显著上调(2.73 倍),这与图 2 中类胡萝卜素含量在 LL 中显著上调相对应。

2.6 转录因子的表达模式分析

转录因子通常是信号通路的最终效应因子。本研究共鉴定出 39 个转录因子,其中 6 个功能未知,分别标记为 X1~X6。这些转录因子在不同颜色赤苍藤嫩芽中的表达水平存在显著差异:11 个转录因子在 HL 组显著上调,28 个显著下调(图 7),其中,X1(TRINITY\_DN2343\_c0\_g2)在红色嫩芽中的表达量是绿色嫩芽的 9.26 倍,SPL15(TRINITY\_DN54101\_c0\_g1)在红色嫩芽中下调,表达量仅为绿色嫩芽的 5.36 倍。此外,IAA18(TRINITY\_DN7542\_c0\_g2)、C3H67( TRINITY\_DN9949\_

c0\_g3)、WER( TRINITY\_DN4133\_c0\_g1)、X2( TRINITY\_DN2445\_c1\_g2)、X3( TRINITY\_DN249\_c0\_g1)、RITF1( TRINITY\_DN54101\_c0\_g1)和 SWI3C( TRINITY\_DN63608\_c0\_g1)等 7 个转录因子表现出显著差异表达( $|\log_2FC| > 2$ ),其中 IAA18、C3H67、WER、X2 和 X3 在 HL 中表达上调,而 SWI3C 和 RITF1 在 LL 中表达上调。说明红芽可能更容易感知到环境信号的变化(如光照、温度、损伤等),从而发生较大规模的转录。

3 讨论与结论

赤苍藤是一种营养价值较高的野生食用植物,其可食用的嫩芽有红色和绿色两种,而蔬菜的颜色是影响商品性的关键,目前关于赤苍藤不同芽色形成的分子基础仍不清楚。本研究对赤苍藤的红芽和绿芽进行了转录组学分析,通过对注释的 unigenes 进行差异表达分析,共获得 3656 个显著性较好

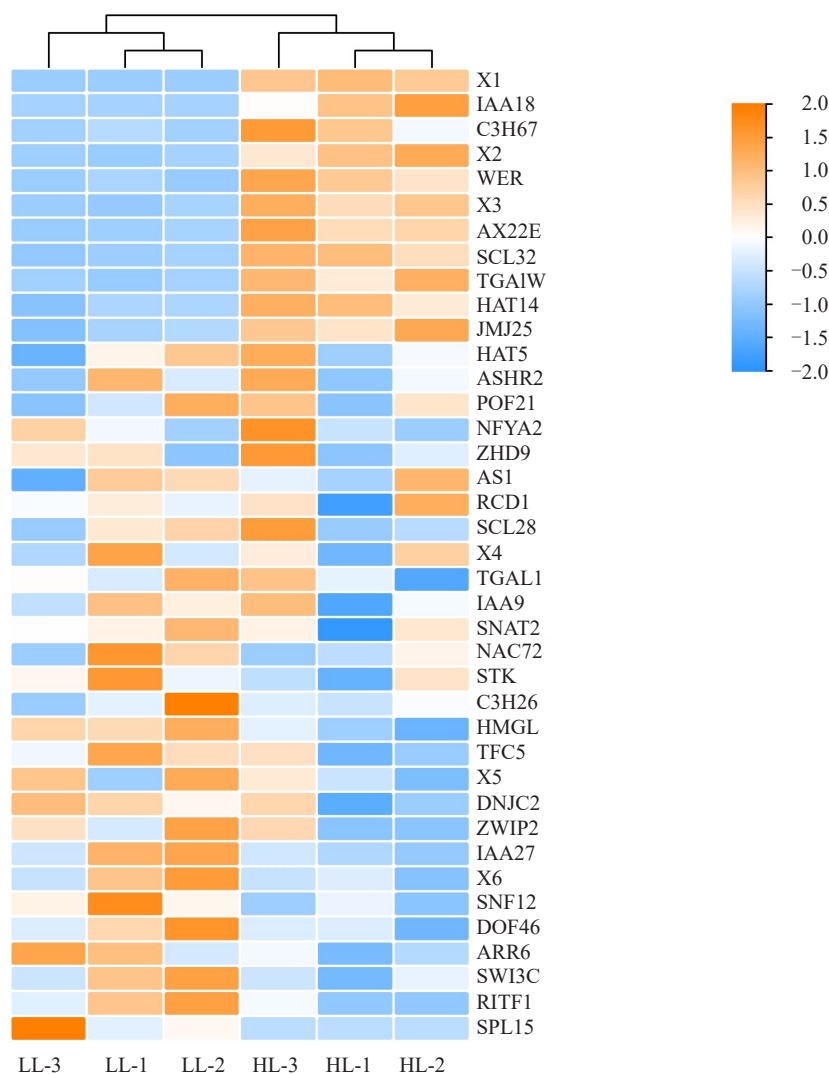


图7 转录因子的表达模式分析

Fig. 7 Expression pattern analysis of transcription factors

的差异表达基因,这表明赤苍藤绿芽与红芽转录组之间差异较大。在 GO 数据库中,共有 2845 个 DEGs 得到了注释,主要富集在酶活性、底物结合、氧化还原相关活性、蛋白质相互作用以及转录调控等分子功能中。进一步通过 KEGG pathway 富集分析发现,差异表达基因在转录因子、淀粉和蔗糖代谢、植物激素信号转导、糖基转移酶和光合作用等途径富集。由此推测,不同颜色赤苍藤嫩芽叶因差异表达基因的富集分布与表达量不同而导致其颜色、营养物质与活性物质代谢也有所差异。同时发现了苯丙烷生物合成途径中的关键酶基因 *BGL41*。研究表明, $\beta$ -葡萄糖苷酶可以通过水解花青素糖苷来调节花青素的积累和稳定性<sup>[14]</sup>。*BGL41* 基因上调可能通过类似的机制促进花青素的积累,从而影响植物的颜色表现。然而,目前尚不清楚

*BGL41* 基因与赤苍藤芽色的形成是否相关,需要进一步的研究来验证这一假设。

LCYE 是类胡萝卜素合成通道中的关键分支点酶,通常与 LCYB 共同作用生成  $\alpha$ -胡萝卜素和叶黄素,而叶黄素是已知的高效光保护剂和抗氧化剂<sup>[15]</sup>。研究表明,*LCYE* 基因的表达受光信号转录因子(HY5)和胁迫激素(如茉莉酸和脱落酸)的诱导<sup>[16]</sup>,其上调暗示着赤苍藤红芽的光信号或胁迫相应通路被激活,因此,赤苍藤红芽可能通过合成更多的保护性色素来应对逆境。

大量研究证明,转录因子在植物着色中起重要作用,例如,MYB、bHLH 和 WD40 通过形成 MBW 复合物来调节花青素的生物合成<sup>[9]</sup>。在本研究中发现 39 个差异表达的转录因子,推测这些转录因子可能在花青素生物合成上游起调控作用。此外,环



境刺激(如光照和温度)和植物激素(如生长素和茉莉酸盐)也会影响花青素的生物合成<sup>[17]</sup>。例如,前人在对胡萝卜悬浮培养的研究中表明,2,4-D能强烈抑制花青素的生物合成<sup>[18]</sup>。在转基因红肉苹果愈伤组织中过表达 *MdIAA121* 和 *MdARF13* 可缓解 *MdARF13* 对花青素生物合成的抑制作用<sup>[17]</sup>。而过表达 *MdIAA26* 可促进花青素积累,并上调花青素合成相关基因的表达<sup>[19]</sup>。在本研究中,IAA18 和 AX2E 在 HL 中上调表达,而 IAA9 和 IAA27 则下调表达,推测这些转录因子可能有助于调控与苯丙烷、类黄酮和花青素生物合成途径相关基因的表达。它们可能与某些下游受体或蛋白(TIR/AFB 复合物、非典型 AUX/IAA 蛋白、TMK1 蛋白)相互作用,以调控赤苍藤嫩芽颜色的变化。此外,研究发现,典型的 Aux/IAA 蛋白 OsIAA9 和非典型的 Aux/IAA 蛋白 OsIAA26 之间存在协同作用关系,SOR1 将 OsIAA26 当作泛素/26S 蛋白酶体介导的降解靶标,而 OsIAA9 则通过抑制 SOR1 的 E3 活性来保护 OsIAA26 蛋白不被降解<sup>[20]</sup>。WER(WEREWOLF)是一种 R2R3 型 MYB 转录因子<sup>[21]</sup>。刘悦等<sup>[22]</sup>研究发现,WER 作为 miR828a 的靶基因在调控紫娟茶树叶片颜色中发挥重要作用。在本研究中,WER 在赤苍藤红芽中显著高表达。研究表明,miR156 对特定 SPLs 亚群的靶向作用是高度保守的,在植物发育过程中起着至关重要的作用。miR156/SPLs 模块还参与了苯丙烷生物合成。例如,SPL9 通过破坏 MBW 复合物的稳定性和直接抑制拟南芥中花青素生物合成基因的表达,抑制了花青素的积累<sup>[23]</sup>。在杨树中,miR156-SPL 模块可能直接或间接与 miR160h 和 miR858 相互作用,从而影响花青素的生物合成<sup>[24]</sup>。VcMIR156-VcSPL12 可能是通过调节蓝莓中叶绿素和花青素的积累来控制果实着色的调控枢纽<sup>[25]</sup>。在本研究中,SPL15 在红芽中下调表达,这与 VcSPL12 在蓝莓中的表达趋势相似。而 SPL15 是否也结合了 miRNA 调控赤苍藤花青素生物合成,还需要结合 microRNA 组学进一步研究。另外,研究发现<sup>[26]</sup>,SPL 与光信号途径存在拮抗关系,推测 SPL15 的下调可能促进了 HY5 的积累,进而激活 LCYE 基因的表达,最终形成具有强光保护的红色嫩芽叶。

目前,利用高通量测序技术对赤苍藤转录组的研究还处于初级阶段,本研究通过转录组对 2 种芽色赤苍藤的嫩芽叶进行了较为全面的基因表达分析,鉴定出 3656 个差异表达基因,这些基因主要集

中在转录因子和代谢通路等关键领域,并发现其中多个转录因子的差异表达可能调控花青素合成途径,进而影响嫩芽叶颜色。这些发现对今后赤苍藤嫩芽菜品质提升和新品种选育具有重要作用,也为后续嫩芽叶颜色形成机制的解析及其功能验证和应用研究奠定了基础。

### 参考文献

- [1] ADHIKARI A, ADHIKARI B, SHRESTHA D, et al. Antioxidant,  $\alpha$ -glucosidase, and  $\alpha$ -amylase inhibition activities of *Erythralum scandens* Blume[J]. Journal of Chemistry, 2023(1):1-4.
- [2] ZHU Z X, WANG J H, CAI Y C, et al. Complete plastome sequence of *Erythralum scandens* (Erythralaceae), an edible and medicinally important liana in China[J]. Mitochondrial DNA Part B, 2018, 3(1):139-140.
- [3] 黄诗宇, 杨天为, 张向军, 等. 不同品种赤苍藤种仁营养成分及潜在应用价值分析[J]. 中国油脂, 2025, 50(6):105-110.
- [4] 韦婉玲, 杨海霞, 何文, 等. 基于转录组测序的赤苍藤根、茎和叶基因表达分析[J]. 植物生理学报, 2023, 59(2):333-344.
- [5] LI Y, CHEN Q, XIE X D, et al. Integrated metabolomics and transcriptomics analyses reveal the molecular mechanisms underlying the accumulation of anthocyanins and other flavonoids in cowpea pod (*Vigna unguiculata* L.)[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2020, 68:9260-9275.
- [6] ARRUDA H S, SILVA E K, ARAUJO N M P, et al. Anthocyanins recovered from agri-food by-products using innovative processes: Trends, challenges, and perspectives for their application in food systems[J]. Molecules, 2021, 26(9):2632.
- [7] YANG Y, CHEN M J, ZHANG W, et al. Metabolome combined with transcriptome profiling reveals the dynamic changes in flavonoids in red and green leaves of *Populus × euramericana* Zhonghualongye[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14:1274700.
- [8] TANG K, KARAMAT U, LI G H, et al. Integrated metabolome and transcriptome analyses reveal the role of *BoGSTF12* in anthocyanin accumulation in Chinese kale (*Brassica oleracea* var. *alboglabra*)[J]. BMC Plant Biology, 2024, 24(1):335.
- [9] QIU Y J, CAI C C, XU M, et al. Transcriptome and metabolome analysis reveals the effect of flavonoids on flower color variation in *Dendrobium nobile* Lindl.[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14:1220507.
- [10] LI Y Q, SHAN X T, TONG L, et al. The conserved and particular roles of the R2R3-MYB regulator FhPAP1 from freesia hybrid in flower anthocyanin biosynthesis[J]. Plant and Cell Physiology, 2020, 61(7):1365-1380.
- [11] NI J B, PREMATHILAKE A T, GAO Y H, et al. Ethylene-activated PpERF105 induces the expression of the repressor-type R2R3-MYB gene *PpMYB140* to inhibit anthocyanin biosynthesis in red pear fruit[J]. The Plant Journal, 2020, 105(1):167-181.
- [12] SUMBUR B, GAO F, LIU Q, et al. The characterization of R2R3-MYB genes in *Ammopiptanthus nanus* uncovers that the miR858-AnaMYB87 module mediates the accumulation of an-

- thocyanin under osmotic stress[J]. *Biomolecules*, 2023, 13(12): 13121721.
- [13] LI Z Q, LIU W J, CHEN Q J, et al. Mdm-miR858 targets *Md-MYB9* and *MdMYBPA1* to participate anthocyanin biosynthesis in red - fleshed apple[J]. *The Plant Journal*, 2023, 113(6): 1295-1309.
- [14] XIE S, LIU Y Q, CHEN H W, et al. Anthocyanin degradation and the underlying molecular mechanism in a red-fleshed grape variety[J]. *LWT- Food Science and Technology*, 2021, 151: 112198.
- [15] 王雅慧, 张雨晴, 张榕蓉, 等. 胡萝卜番茄红素  $\epsilon$ -环化酶基因 DcLCYE 启动子活性分析及互作因子筛选[J]. *园艺学报*, 2025, 52(9): 2317-2328.
- [16] FILYUSHIN M A, SHCHENNIKOVA A V, KOCHIEVA E Z. Circadian regulation of expression of carotenoid metabolism genes (*PSY2*, *LCYE*, *CrtRBI*, and *NCED1*) in leaves of tomato *Solanum lycopersicum* L. *Doklady*[J]. *Biochemistry and Biophysics*, 2024, 518(1): 1-5.
- [17] WANG Y C, WANG N, XU H F, et al. Auxin regulates anthocyanin biosynthesis through the Aux/IAA - ARF signaling pathway in apple[J]. *Horticulture Research*, 2018, 5(59): 18-68.
- [18] OZEKI Y, KOMAMINE A. Effects of growth regulators on the induction of anthocyanin synthesis in carrot suspension cultures[J]. *Plant and Cell Physiology*, 1986, 27(7): 1361-1368.
- [19] WANG C K, HAN P L, ZHAO Y W, et al. Auxin regulates anthocyanin biosynthesis through the auxin repressor protein MdI-AA26[J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2020, 533(4): 717-722.
- [20] CHEN H, MA B, ZHOU Y, et al. E3 ubiquitin ligase SOR1 regulates ethylene response in rice root by modulating stability of Aux/IAA protein[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(17): 4513-4518.
- [21] WANG B H, LUO Q, LI Y P, et al. Structural insights into partner selection for MYB and bHLH transcription factor complexes[J]. *Nature Plants*, 2022, 8(9): 1108-1117.
- [22] 刘悦, 曲浩, 尚卫琼, 等. 紫娟茶树 miR828a 靶基因 *WER* 的克隆及生物信息学分析[J]. *山西农业科学*, 2020, 48(11): 1707-1710.
- [23] GOU J Y, DE FELIPPES F F, LIU C J, et al. Negative regulation of anthocyanin biosynthesis in *Arabidopsis* by a miR156- Targeted SPL transcription factor[J]. *The Plant Cell*, 2011, 23(4): 1512-1522.
- [24] WANG Y M, LIU W W, WANG X W, et al. MiR156 regulates anthocyanin biosynthesis through SPL targets and other microRNAs in poplar[J]. *Horticulture Research*, 2020, 7(1): 118.
- [25] LI X Y, HOU Y B, XIE X, et al. A blueberry MIR156a - SPL12 module coordinates the accumulation of chlorophylls and anthocyanins during fruit ripening[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(17): 5976-5989.
- [26] XU C Y, QI S Y, GUO F C, et al. SISPL15: A negative regulator targeted by SlmiR156a participates in regulating the light-induced anthocyanin biosynthesis of a tomato fruits[J]. *Physiologia Plantarum*, 2025, 177(5): e70471.