

· 专题论坛 ·

# 花青素代谢途径与植物颜色变异

祝志欣<sup>1,2</sup>, 鲁迎青<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室, 北京 100093

<sup>2</sup>海南大学园艺园林学院, 海口 570228

**摘要** 花青素是种子植物呈色的重要色素, 由一系列结构基因编码的酶(CHS、CHI、F3H、F3'H、F3'5'H、DFR、ANS和3GT)催化而成, 随后经过各种修饰被转运至液泡等部位储存。各类器官中差异表达的MYB、bHLH和WDR三种调控因子通过形成MBW复合体直接正调控以上结构基因的表达。这个过程涉及的基因变异常会导致植物的各种颜色变异。在生活中人们广泛利用这些变异品种, 取其丰富色味。造成颜色变异的具体分子机制在很多情况下还不清楚, 但日益积累的个例研究为其中的规律性提供了基础数据。该文概述了花青素的合成、转运过程及其转录调控机制, 探讨了研究颜色变异品种的常用思路及方法。在总结近年工作的基础上, 对生活中常见蔬菜、水果和花卉的颜色变异品种的分子机制进行了综述。

**关键词** 花青素, MYB, bHLH, WDR, MBW复合体, 颜色变异品种

祝志欣, 鲁迎青 (2016). 花青素代谢途径与植物颜色变异. *植物学报* 51, 107–119.

绿色是植物最主要的颜色, 由叶绿素产生。除叶绿素外, 植物界还存在类胡萝卜素(carotenoid)、类黄酮(flavonoid)和甜菜碱(betalain)三大类色素, 它们与叶绿素配合, 使植物呈现出五彩斑斓的颜色模式(Tanaka et al., 2008; Miller et al., 2011)。其中隶属于类黄酮的花青素(anthocyanin)为天然水溶性色素, 决定了大部分被子植物的花色, 可以使花朵呈现出粉、红、紫和蓝等系列颜色(Winkel-Shirley, 2001; Tanaka et al., 2008)。

对于植物而言, 花青素具有广泛的生物学功能。花青素在花朵和果实中积累, 可使它们表现出丰富的色彩, 吸引传粉者和果实传播者(Miller et al., 2011)。花青素在营养器官中积累, 可以保护植物抵抗紫外、病虫害以及食草动物进食等非生物和生物胁迫(Dixon et al., 2002)。花青素在种子中积累, 可以作为内源抗氧化剂保护种子内部的化学成分, 并有助于种子的休眠(Lepiniec et al., 2006)。对人类而言, 花青素的抗氧化性使其成为一种天然强效的自由基清除剂, 具有抗氧化、抗突变、预防心脑血管疾病、保护肝脏和抑制肿瘤细胞发生等多种保健功能(Tapas et al., 2008)。在心血管疾病和癌症频发的现代社会, 花青素因其具有保健作用而受到重视, 各种富含花青素的食物也受

到人们的青睐。

花青素由一系列结构基因编码的酶催化合成, 随后经过各种修饰被转运至液泡等部位储存。这其中一系列的结构基因、修饰和转运相关基因又被MYB、bHLH (basic helix-loop-helix)和WDR (WD-repeat) 3种调控因子组成的复合体(简称MBW复合体)直接正调控(Davies et al., 2012; Zhu et al., 2015)。这些结构基因或调控基因的变异可以导致各种颜色变异品种的形成。本文概述了花青素的合成和转运过程及其转录调控机制, 探讨了颜色变异品种的研究思路与方法。最后在总结近年工作的基础上, 对生活中常见蔬菜、水果和花卉的颜色变异品种的分子机制进行了综述。

## 1 花青素苷的合成及转运

自20世纪80年代开始, 遗传学家通过对各种颜色变异品种的研究, 在玉米(*Zea mays*)、金鱼草(*Antirrhinum majus*)、矮牵牛(*Petunia hybrida*)和拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)模式植物中逐步解析了花青素的代谢途径。相关研究成果被不断扩展到其它物种, 进一步加深了我们对于整个类黄酮网络的认识(Miller et al., 2011; Davies et al., 2012)。

收稿日期: 2015-03-26; 接受日期: 2015-07-17

基金项目: 国家自然科学基金(No.91331116, No.31070263)

\* 通讯作者。E-mail: yqlu@ibcas.ac.cn

一般来说,花青素是由丙二酰辅酶A和香豆酰辅酶A在细胞质中经过一系列酶的催化而成(图1),之后再经不同的糖基化、甲基化和酰基化等修饰形成稳定的花青素苷,并在转运蛋白或转运囊泡的协助下进入液泡内汇集(Tanaka et al., 2008; Zhao and Dixon, 2010; Gomez et al., 2011)。

花青素的合成主要在内质网表面进行,推测由一系列结构酶集中形成的多酶复合体来催化这些连续的反应(Zhao and Dixon, 2010)。途径的中间底物也可被导向类黄酮代谢的其它分支(图1),这些分支的产物也常常参与植物的呈色。例如,橙酮(aurone)为一类黄色物质,是金鱼草花上黄斑的呈色物质(Davies et al., 2012);黄酮(flavone)和黄酮醇(flavonol)在可见光下颜色很淡,但因可以吸收紫外光而在紫外光下呈深色,如酢浆草(*Oxalis fontana*)的黄花在紫外光下显示出黑色的蜜导(Miller et al., 2011);原花青素(proanthocyanin, PA)的颜色较深,常以不可溶的多聚体形式存在,经常参与种皮的着色,如野生型拟南芥种子呈深褐色(Appelhagen et al., 2015)。花青素苷的颜色多样且可溶,是使花朵着色的最常见色素,如参与了圆叶牵牛(*Ipomoea purpurea*)的花色形成(Saito et al., 1995; Lu et al., 2009)。

花青素合成途径中各个步骤能否顺利完成以及最后合成的花青素苷元种类是植物最终呈色的关键因

素。花青素苷有6种常见的基本苷元形式(图1)。它们的主要区别在于其类黄酮骨架R1和R2位的羟基化和甲基化程度。羟基化程度增加,会使花青素苷元的色调向蓝色方向有大的偏移;而甲基化又会使色调向红色方向小幅度回移(Mol et al., 1998)。6种基本苷元有着各自的色彩范围,形成了从橙黄到蓝色一系列颜色。

花青素苷合成后,一旦滞留在细胞质中,其较高的生物化学反应活性一方面对细胞可能造成毒害,另一方面会使花青素苷自身在反应中被氧化变性(Zhao and Dixon, 2010)。花青素苷需要有效地向液泡中转运并贮藏,这一过程的异常也直接影响植物的着色。研究表明,花青素苷的液泡转运方式主要有3种(Zhao and Dixon, 2010; 王璐等, 2014)。(1) 在GST的协助下被靶向定位到液泡附近,液泡膜上的MRP类转运蛋白识别后将其跨膜转运至液泡;(2) 由液泡膜上的MATE类转运蛋白将其跨膜转运到液泡中,这个过程需要如H<sup>+</sup>-ATPase质子泵产生的H<sup>+</sup>浓度梯度;(3) 由囊泡包裹,通过膜融合的方式进入液泡(图1)。这几种转运机制可能同时存在并发生作用,但它们的相互关系和相对重要性目前还不太清楚(Poustka et al., 2007; Gomez et al., 2011)。一些研究表明, GST或H<sup>+</sup>-ATPase相应的单基因突变可导致花青素不能积累(Zhao and Dixon, 2010; Appelhagen et al., 2015)。

→

**图1** 类黄酮代谢途径中花青素的合成示意图

花青素合成途径的中间底物也可被导向类黄酮途径的其它分支(灰色箭头所示)。方框中为主要的类黄酮类型,以其代表的色彩标示(它们的呈色与细胞环境相关)。橙酮是金鱼草花上黄斑的呈色物质(Davies et al., 2012)。黄酮醇使酢浆草的黄花在紫外光下显出黑色的蜜导(Miller et al., 2011)。原花青素参与了拟南芥种皮的着色(Appelhagen et al., 2015)。花青素苷是各色圆叶牵牛的呈色物质(Lu et al., 2009)。CHS: 查尔酮合酶; CHI: 查尔酮异构酶; F3H: 黄酮-3 $\beta$ -羟化酶; F3'H: 二氢黄酮醇-3'-羟化酶; F3'5'H: 二氢黄酮醇-3', 5'-羟化酶; DFR: 二氢黄酮醇还原酶; ANS: 花青素合成酶; 3GT: 尿苷二磷酸-葡萄糖-类黄酮-3-葡糖基转移酶; OMT: 甲基转移酶; GST: 谷胱甘肽转移酶; MRP: 多药抗性相关蛋白; MATE: 多药和有毒化合物排出家族蛋白; AVIs: 花青素苷液泡内涵体

**Figure 1** The flavonoid biosynthetic pathway leading to the production of anthocyanin

The intermediate substrates can be canalized to other branches of the flavonoid pathway, which were indicated with grey arrows. The major flavonoids were shown in boxes, with their representative colors indicated (which may vary under different circumstances). Aurones are responsible for the yellow spot in snapdragon (Davies et al., 2012). Flavonols in the yellow sorrel render the black honey guides in UV light (Miller et al., 2011). PAs are responsible for the brown color of Arabidopsis seeds (Appelhagen et al., 2015). Anthocyanins are the pigments coloring most flowers, as in the case of the common morning glory (Lu et al., 2009). CHS: Chalcone synthase; CHI: Chalcone isomerase; F3H: Flavanone-3 $\beta$ -hydroxylase; F3'H: Flavonoid-3'-hydroxylase; F3'5'H: Flavonoid-3', 5'-hydroxylase; DFR: Dihydroflavonol reductase; ANS: Anthocyanin synthase; 3GT: UDP-glucose flavonoid 3-glucosyltransferase; OMT: O-methyltransferases; GST: Glutathione S-transferase; MRP: Multidrug resistance-associated protein; MATE: Multidrug and toxic compound extrusion; AVIs: Anthocyanic vacuolar inclusions

但野生型拟南芥幼苗中GST和MATE系统的抑制反而可以促进囊泡系统的转运, 故不影响其花青素积累的总量(Poustka et al., 2007)。

花青素苷的最后呈色与其所处的液泡环境有较强

的相关性, 如碱性环境会使其颜色蓝移, 酸性环境会使其颜色红移(Yoshida et al., 1995)。液泡中共存的金属离子以及其它类黄酮也会影响呈色(Mol et al., 1998; 黄金霞等, 2006)。对于积累高浓度花青素苷的

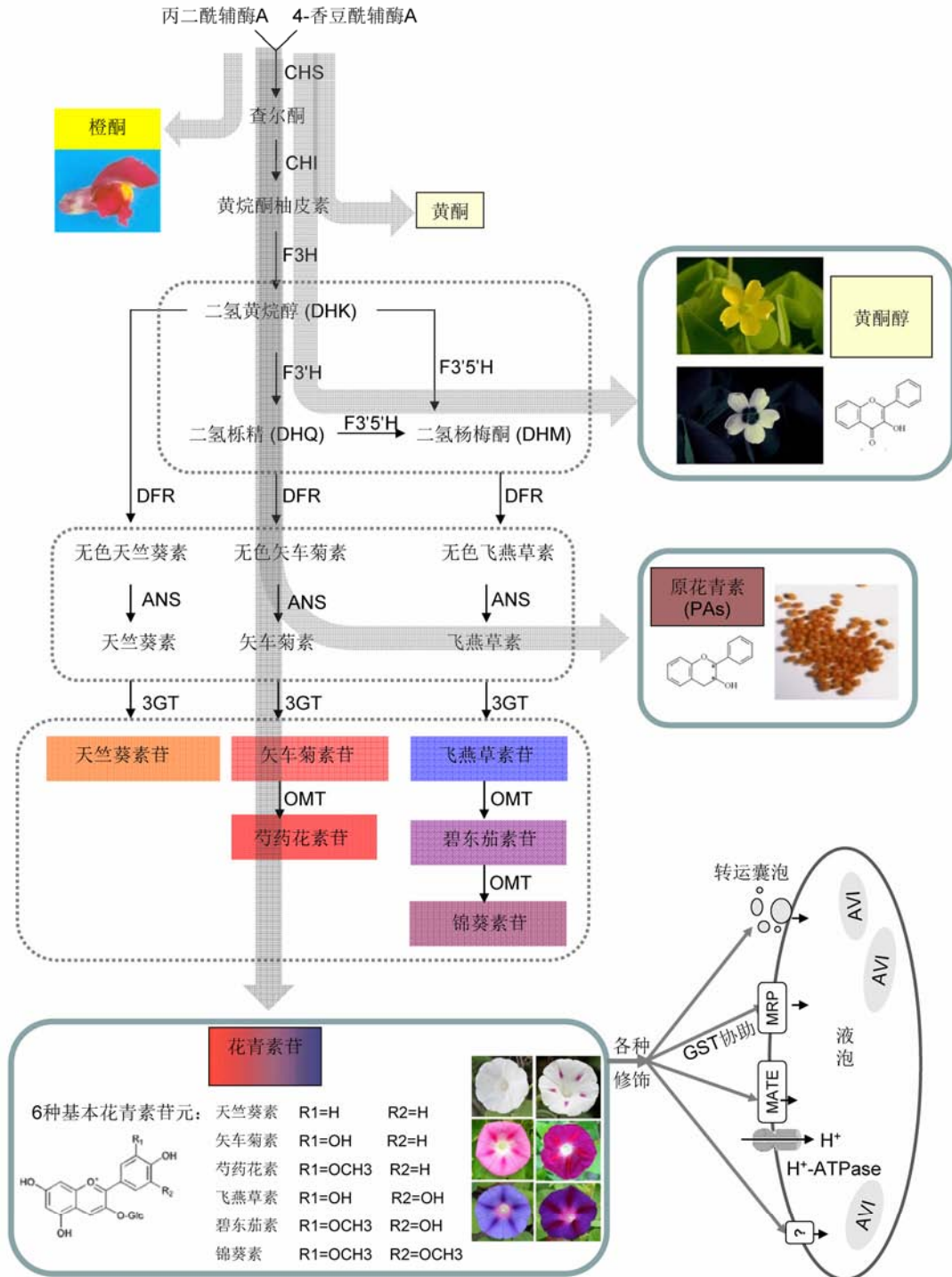


图 1  
Figure 1

组织细胞(如花瓣表皮细胞),花青素常在液泡内聚集成内涵体(anthocyanic vacuolar inclusions, AVIs) (Zhao and Dixon, 2010)。

## 2 花青素合成途径的调控

花青素合成和转运包括了多个结构基因,可以被众多的环境因素诱导表达(Lu et al., 2009; 胡可等, 2010)。近年来对许多物种的研究表明,这些结构基因的表达具有不同程度的协同性,直接受控于MYB、bHLH和WDR三类转录因子形成的MBW复合体(Ramsay and Glover, 2005; Davies et al., 2012; Zhu et al., 2015)。MBW复合物中具体的MYB、bHLH和WDR组合决定了此复合物调控的对象和调控强度(Koes et al., 2005; Ramsay and Glover, 2005; Zhu et al., 2015)。

### 2.1 MYB转录因子

MYB蛋白家族含有可与DNA结合的MYB结构域。该结构域由1–4个R基序(R repeat)组成,每个R基序约含52个氨基酸残基,形成螺旋-螺旋-转角-螺旋的结构(helix-helix-turn-helix, HHTH)。含有2个R基序的R2R3-MYB蛋白是最常见的类型,其MYB结构域一般位于蛋白N端,序列保守;而蛋白C端变异很大,物种间没有明显的序列相似性,常具有转录激活或抑制结构域的功能(Dubos et al., 2010; Hichri et al., 2011)。

ZmC1是植物中报道的首个MYB类转录因子(Paz-Ares et al., 1987),它调控玉米花青素的合成。随后的系列研究发现,MYB转录因子在植物中普遍调控花青素等类黄酮的代谢过程,如玉米的PI和P、矮牵牛的AN2和AN4、拟南芥的PAP1和PAP2、苹果(*Malus × domestica*)的MYBA、葡萄(*Vitis vinifera*)的MYBA1及圆叶牵牛的MYB1等(Hichri et al., 2011; Jaakola et al., 2013)。它们属于激活型R2R3-MYB,对花青素代谢途径有激活作用。此外,调控花青素代谢途径同样需要抑制型的MYB,如拟南芥的AtMYBL2及矮牵牛的PhMYB27和PhMYBx,它们可与激活型MYB拮抗,避免花青素在不合适的组织或环境中过度积累(Matsumi et al., 2008; Albert et al., 2014)。

与MYB蛋白功能研究相比,对于MYB蛋白的DNA结合序列研究相对薄弱,其中较有影响力的为Grotewold等(1994)的报道。他们对玉米转录因子P和

小鼠c-MYB进行了结合序列筛选实验(binding-site selection assay),发现P识别的序列为CC(T/A)ACC,与c-MYB的识别序列(C/T)AACGG有较大区别。后来虽然在许多物种中也鉴定了一些类黄酮途径相关的MYB识别序列(Prouse and Campbell, 2012),但这些结果并未产生规律性的模式和解释。Wang等(2013a)通过生物信息学与多种实验手段的结合,发现花青素代谢途径相关MYB的识别序列有较大的变异范围,大概总结为ANCNACC。随后Zhu等(2015)以花色模式植物圆叶牵牛为材料,整体解析了其花青素合成途径各靶基因启动子上的顺式元件及其排列方式,发现MYB识别序列(MYB-recognizing elements, MRE)基本遵循ANCNN(C/A)C的序列模式。MYB蛋白功能异常或靶基因启动子上MRE异常,都可能会导致花青素合成不能正常进行。

### 2.2 bHLH转录因子

bHLH家族的共同特征是具有可与DNA结合的bHLH结构域(basic helix-loop-helix domain, bHLH domain)。此结构域含有约60个氨基酸残基,N端为由13–18个亲水氨基酸残基组成的碱性区(basic),负责与DNA直接接触;C端的HLH区域则主要参与同源或异源二聚体的形成,其中的环状区(loop, L)连接着2个螺旋(helix, H),长度有很大变异(Hichri et al., 2011)。目前,克隆到的编码类黄酮合成相关的bHLH因子的基因有拟南芥AtTT8、AtGL3和AtEGL3,矮牵牛PhAN1和PhJAF13,玉米ZmR/B和ZmLc,圆叶牵牛IpbHLH2等(Zhang et al., 2003; Hichri et al., 2011)。这些bHLH因子高度同源,都属于bHLH蛋白家族的IIIif亚家族(Pires and Dolan, 2010)。

早期研究表明,与类黄酮合成相关的bHLH转录因子可以结合到E-box上(CANNTG) (Murre et al., 1994)。后来的研究发现,许多bHLH对结合序列的要求很特异,最常见的如G-box (CACGTG) (Hichri et al., 2011)。而G-box周围序列对bHLH转录因子的识别也有影响(Wang et al., 2013a)。Wang等(2013a)通过生物信息学和多种实验手段相结合,发现花青素相关的bHLH有效识别序列具有不同于E-box,又包含G-box在内的较大变异范围,初步总结为CACNNG。而Zhu等(2015)在整体解析了圆叶牵牛花青素合成途径各结构基因启动子顺式元件的基础上,认为花青素

表1 常见模式研究物种中花青素相关MBW复合物的成员

Table 1 Members of the MBW complex in anthocyanin model species

| 物种                                 | 花青素相关MBW复合物的成员 |               |        |
|------------------------------------|----------------|---------------|--------|
|                                    | MYB            | bHLH          | WDR    |
| 玉米( <i>Zea mays</i> )              | ZmC1, ZmPI     | ZmR, ZmB      | ZmPAC1 |
| 拟南芥( <i>Arabidopsis thaliana</i> ) | AtPAP1, AtPAP2 | AtGL3, AtEGL3 | AtTTG1 |
| 矮牵牛( <i>Petunia hybrida</i> )      | PhAN2, PhAN4   | PhAN1         | PhAN11 |
| 圆叶牵牛( <i>Ipomoea purpurea</i> )    | IpMYB1         | IpbHLH2       | IpWDR1 |

相关bHLH的有效识别序列(bHLH-recognizing elements, BRE)为CACN(A/C/T)(G/T)。bHLH蛋白功能异常或靶基因启动子上BRE异常, 都可能导致花青素合成异常。

### 2.3 WDR转录因子

WDR蛋白的共同特征是含有多个WD基元。WD基元由约44–60个氨基酸残基组成, 具有保守的X<sub>6-94</sub>-[GH-X<sub>23-41</sub>-WD]结构特征(Neer et al., 1994)。WD基元在同一个蛋白中可以重复4–16次。van Nocker和Ludwig (2003)以含有至少4个WD基元为标准, 从拟南芥基因组中鉴定出了237个WDR家族成员。在所有研究过的WDR蛋白中, WD区域均未检测出酶活性, 其功能更像是作为其它蛋白质之间的相互作用平台(Li et al., 2014)。

虽然WDR基因家族庞大, 但参与调控类黄酮途径的成员在大部分植物中均只克隆到单一的拷贝。如矮牵牛的PhAN11、拟南芥的AtTTG1、玉米的ZmPAC1、葡萄的VvWDR1、苹果的MdTTG1和圆叶牵牛的IpWDR1等(Albert et al., 2014)。这些单一拷贝的WDR突变对植物一般都有广泛的影响, 使得植物所有的组织都不能合成花青素和原花青素。此外, 拟南芥ttg1突变体还具有表皮毛缺失、多余根毛和种子黏液不再产生等表型(Walker et al., 1999); 在矮牵牛an11突变体中可以检测到液泡pH异常(Quattrocchio et al., 2006); 牵牛wdr1突变体种皮变白且种皮毛减少, 但茎叶表皮毛和根毛正常(Morita et al., 2006)。

### 2.4 MBW复合物

MYB、bHLH和WDR三类转录因子通过互作形成MBW复合体调控花青素的合成(表1)。互作的关键可能在于bHLH, 它可以自身互作, 也可以与MYB和WDR相互作用。MYB和WDR间则很难通过常规手段

检测出直接的互作关系(Koes et al., 2005; Ramsay and Glover, 2005)。复合体中MYB和bHLH属于组织特异性表达, 它们均可结合特定DNA序列; 而WDR在多个物种中均被检测为组成型存在, 且不直接与DNA互作, MBW复合体对靶基因调控的特异性主要依赖于MYB和bHLH组分。复合物中WDR的作用目前还没有明确的结论, 推测WDR可能参与信号的传递、复合物的稳定或复合物的定位等(van Nocker and Ludwig, 2003)。

许多研究结果显示, MYB的表达是花青素积累的关键。Xu等(2014)和Zhu等(2015)的研究揭示了其中的分子机制(图2)。(1) MBW复合物的靶基因众多, 一方面包括复合物本身的2个成员bHLH和WDR; 另一方面也包括途径上的几乎所有核心结构基因, 以及下游的部分修饰和转运基因, 如3GGT、GST、MATE与H<sup>+</sup>-ATPase等。(2) MYB单独即对以上靶基因具有弱激活功能, 使得植物在信号诱导下产生特异的MYB后, 反馈性的完成复合物中另2个成员bHLH和WDR的积累。(3) MYB、bHLH和WDR形成的MBW复合物对靶基因的激活能力比MYB单独作用有大幅提高, 可以有效开启花青素的合成、修饰和转运相关基因的表达。复合物中MYB和bHLH的结合序列均具有较大的变异范围, 分别总结为MRE (MYB识别序列, ANCNN(C/A)C)和BRE (bHLH识别序列, CACNN(G/T)), 这可能是MBW复合物有众多靶基因的原因。MRE和BRE在靶基因启动子上的组合排列直接影响了该靶基因的转录激活水平(Zhu et al., 2015)。

对众多物种的研究表明, MBW复合物除了调控类黄酮途径中花青素和原花青素的合成, 还常参与一些表皮相关性状的调控, 这主要来自WDR和bHLH组分的多功能性。在MBW复合物中, 按照WDR→bHLH→MYB顺序, 转录因子的特异性越来越高, 所涉及的生物学过程也越来越专一(Zhang et al., 2003)。WDR属

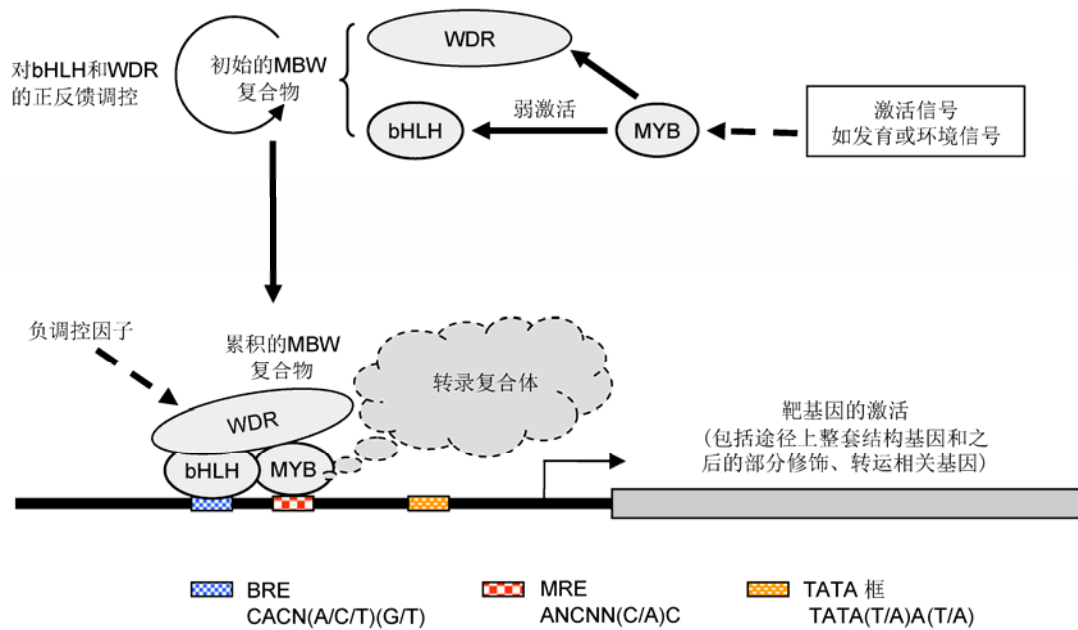


图2 花青素代谢途径转录激活假说示意图

花青素相关MYB被诱导表达后,可反馈性激活bHLH和WDR的表达,并组成MBW复合物。MBW复合物的激活能力显著高于MYB本身,其靶基因包括花青素合成途径的整套基因和之后的部分修饰与转运相关基因。MBW复合物对应2个识别序列,分别为MRE (MYB识别序列)和BRE (bHLH识别序列),它们分别遵循ANCNN(C/A)C和CACN(A/C/T)(G/T)序列模式(Zhu et al., 2015)。不论是MBW复合物功能异常,还是靶基因启动子上MRE和BRE序列突变,都可能导致花青素的合成异常。

Figure 2 The hypothesized regulatory mechanism for the activation of the anthocyanin pathway

Once the anthocyanin MYB was induced by signals, it may activate the expression of bHLH and WDR, forming the MBW complex all together. The MBW complex has much higher activation ability than MYB alone. The targets of the MBW complex include the whole set of the core structural genes of the anthocyanin pathway, and likely also comprising genes encoding relevant modification and transportation enzymes. There were two classes of cis elements for the MBW complex, the MRE (MYB-recognizing elements) and BRE (bHLH-recognizing elements), which were in the form of ANCNN(C/A)C and CACN(A/C/T)(G/T) respectively (Zhu et al., 2015). Either the functional disorder of the MBW complex or the mutations at MRE or/and BRE of the target promoters may cause abnormal anthocyanin biosynthesis.

于广谱表达蛋白,一般没有冗余拷贝,被植物体内所有MBW复合物所共用,其突变一般会引起整个植株不再合成花青素及原花青素,并常伴有一些表皮相关的表型变化(Koes et al., 2005)。bHLH也常在多个组织中表达,参与多种MBW复合物的形成,它的突变也常导致多个组织的花青素合成受影响,有时也会伴有一些表皮相关的表型变化(Park et al., 2007)。而MYB的表达具有较高的组织特异性,其突变一般只会影响植物特定组织中的花青素表型。

除MYB、bHLH和WDR外,WRKY、bZIP和MADS-box类蛋白似乎也参与了花青素代谢途径的调控

(Jaakola, 2013; Xu et al., 2014)。目前关于它们的研究数据不多,不同物种间的普遍性结论较少,推测它们可能通过与MBW复合物互作或者作用于MBW复合物的上游实现其调控作用。

### 3 花青素代谢途径改变导致的颜色变异

花青素的合成和转运涉及众多的结构基因和3种直接的调控因子,其中任何基因的突变都会引起植物着色或多或少的改变。我们生活中许多常见蔬菜、水果和花卉的颜色变异品种正是由这些改变引起的。

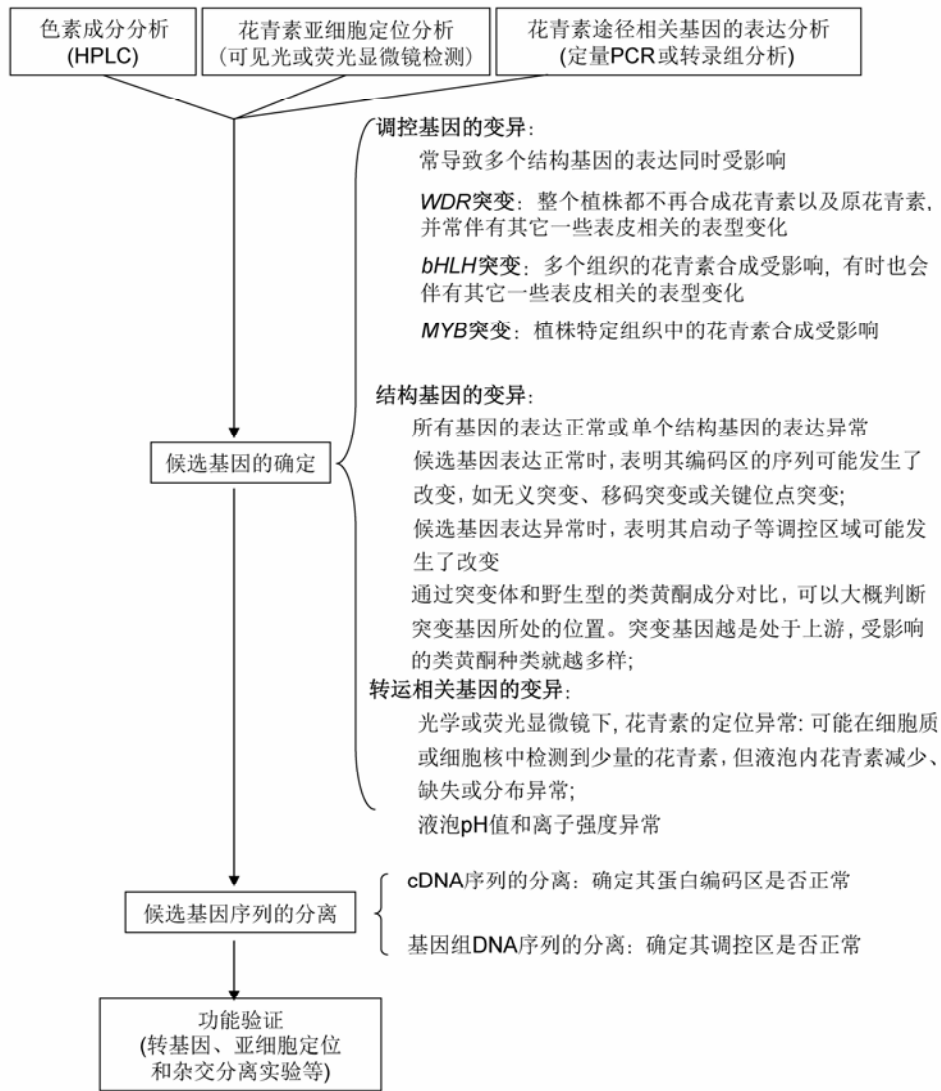


图3 颜色变异品种的常见研究思路及方法

Figure 3 Common strategies for dissecting the molecular basis of a plant color mutant

### 3.1 花青素相关基因突变导致的植物颜色变异品种的研究思路及方法

花青素代谢途径从上到下几乎每一种中间底物都可被导向其它的类黄酮分支, 任何结构基因的变异都可改变底物的流向, 而调控基因的变异可影响多个基因的表达。表型相关色素成分的确定和代谢途径上基因的表达情况, 对于研究人员推测发生变异的候选基因起到了非常重要的作用。基于显微镜检测的花青素亚细胞定位则是研究花青素转运的主要方法。

MBW复合物中任意一个成分突变均会导致多个

基因的表达受影响, 特别是下游结构基因的表达。但由于MBW复合物中3类调控因子的表达范围不同, 它们的突变对植株造成的影响也不同, 具体如图3所示。

花青素合成途径上结构基因的突变常会使合成过程在此中断, 并增加其上游类黄酮分支的流量。如CHS突变会引起所有类黄酮都不能合成; CHI突变则会使黄色的橙酮类物质积累增加; F3'H或F3'5'H突变会切断相应的花青素苷分支, 形成从蓝色向红色的改变; DFR和ANS突变一般不会降低黄酮醇的含量; 而



图4 生活中与花青素代谢途径相关的常见颜色变异品种(部分图改自相应参考文献)

(A) 水稻红米(Furukawa et al., 2007); (B) 杂色玉米(Lazarow et al., 2013); (C) 紫皮、绿皮葡萄; (D) 紫薯(Mano et al., 2007); (E) 各色圆叶牵牛; (F) 各色大丽花(Ohno et al., 2011); (G) 红肉苹果(Espley et al., 2009); (H) 彩叶草(Nguyen and Cin, 2009); (I) 紫色卷心菜(Yuan et al., 2009); (J) 紫色花椰菜(Chiu et al., 2010); (K) 红斑文心兰

Figure 4 Examples of commonly seen plant color mutants (some graphs were modified from relative references)

(A) Red rice (Furukawa et al., 2007); (B) Variegated corn (Lazarow et al., 2013); (C) White grape; (D) Purple sweet potato (Mano et al., 2007); (E) Common morning glory; (F) Dahlia (Ohno et al., 2011); (G) Red fleshed apple (Espley et al., 2009); (H) Coleus (Nguyen and Cin, 2009); (I) Purple cabbage (Yuan et al., 2009); (J) Purple cauliflower (Chiu et al., 2010); (K) Red spotted dancing-doll orchid

3GT突变后,原花青素的合成不受影响。虽然如此,结构基因的突变常会导致植物不能合成某些类别的类黄酮,总体上可能降低植物的生活能力。因此在自然选择的压力下,除F3'H或F3'5'H外,其它结构基因的自然突变并不常见。对于人工培育的品种,可免于强烈的自然选择,涉及的变异机制更加丰富。

对于花青素转运过程中出现的变异,可通过花青

素含量检测、花青素亚细胞定位分析及液泡pH值测定等方法进行研究。由于花青素可以作为细胞的抗氧化剂,细胞核和细胞质中可能保留有少量的花青素,故在花青素含量检测中仍能检测到微量的花青素成分。花青素亚细胞定位有助于研究花青素的转运,如转运蛋白和囊泡介导的花青素昔转运过程可以借助显微镜观测(Gomez et al., 2011; Appelhagen et al., 2015)。

表2 生活中常见颜色变异品种的已知分子机制

Table 2 Known molecular mechanisms responsible for common color mutants in cultivated plants

| 植物类别 | 物种名  | 颜色变异品种              | 突变位点  | 相关分子机制   | 参考文献   |
|------|--|---------------------|---|--|--|
| 粮食作物 | 水稻<br>( <i>Oryza sativa</i> )                            | 红米<br>(图4A)         | <i>bHLH</i> 类调控基因; 结构基因<br><i>DFR</i>               | 红色稻米含原花青素, 推测为祖先型性状。白色稻米含有 <i>Rc</i> 或 <i>Rd</i> 位点的突变。其中 <i>Rc</i> 为 <i>bHLH</i> 类转录因子, 而 <i>Rd</i> 属于结构基因 <i>DFR</i> 。                                   | Sweeney et al., 2006; Furukawa et al., 2007  |
|      | 玉米<br>( <i>Zea mays</i> )                                | 红色及杂色品种<br>(图4B)    | <i>MYB</i> 或 <i>bHLH</i> 类调控基因; 众多结构基因              | 玉米粒的颜色由表皮的鞣红和糊粉层的花青素共同构成。其祖先状态被认为是红紫色品种。玉米基因组中转座子在类黄酮相关的基因附近频繁活动, 使得这些基因常常失去或恢复活性, 而形成各种杂色表型。  | McClintock, 1950; Mol et al., 1998; Lazarow et al., 2013                                   |
|      | 红薯<br>( <i>Ipomoea batatas</i> )                         | 紫薯<br>(图4D)         | <i>MYB</i> 类调控基因                                    | 日常食用的红薯块根为白色到橙色, 不含色素或含类胡萝卜素。紫薯中则积累了不同程度的花青素。研究表明, 这是由于 <i>lbMYB1</i> 在紫薯块根中特异表达, 使块根中的花青素代谢途径被上调所致。   | Mano et al., 2007  |
| 蔬菜   | 花椰菜<br>( <i>Brassica oleracea</i> var. <i>botrytis</i> ) | 紫色花椰菜<br>(图4J)      | <i>MYB</i> 类调控基因                                    | 紫色品种中 <i>BoMYB2</i> 的启动子被插入1个转座子, 引起 <i>BoMYB2</i> 在球茎中大量表达, 球茎中的花青素代谢途径被上调。   | Chiu et al., 2010  |
|      | 卷心菜<br>( <i>Brassica oleracea</i> var. <i>capitata</i> ) | 紫色卷心菜<br>(图4I)      | <i>MYB</i> 或 <i>bHLH</i> 类调控基因                      | 紫色卷心菜中花青素代谢途径的正调控因子 <i>BoMYB2</i> 和 <i>BoTT8</i> 表达显著提高, 而负调控因子 <i>BoMYB3</i> 的表达反而有所降低。   | Yuan et al., 2009  |
| 水果   | 苹果<br>( <i>Malus x domestica</i> )                       | 红肉苹果<br>(图4G)       | <i>MYB</i> 类调控基因                                    | 苹果一般为红皮白肉, 但自然界中也有红肉的品种。研究表明, 红肉苹果中 <i>MdMYB10</i> 的启动子近端区一处短片段发生了串联重复, 而此短片段中正好含有 <i>MdMYB10</i> 蛋白的自身调控元件, 造成了 <i>MdMYB10</i> 基因可以正调控自身的表达, 形成无节制的自身正反馈。 | Espley et al., 2009; Wang et al., 2013a  |
|      | 葡萄<br>( <i>Vitis vinifera</i> )                          | 紫皮和绿皮葡萄<br>(图4C)    | <i>MYB</i> 类调控基因                                    | 葡萄总体上分为红黑皮和绿皮两个类群, 葡萄皮的颜色直接决定了葡萄酒的颜色。研究表明, 红黑皮为葡萄的祖先状态, 而白皮品种是由于其花青素特异调控基因 <i>VvMYBA1</i> 和 <i>VvMYBA2</i> 同时突变导致花青素特异结构基因 <i>3GT</i> 不能正常表达引起。            | Walker et al., 2007  |
| 观赏植物 | 文心兰<br>( <i>Oncidium 'Gower Ramsey'</i> )                | 花瓣上的花纹<br>(图4K)     | <i>MYB</i> 类调控基因                                    | 文心兰的花为黄色背景带红色纹理。研究表明, 黄色背景部位缺乏花青素, 是由于 <i>OgMYB1</i> 在黄色部分不表达, 导致花青素代谢途径的2个结构基因 <i>OgCHI</i> 和 <i>OgDFR</i> 不能表达。  | Chiou and Yeh, 2008  |
|      | 圆叶牵牛<br>( <i>Ipomoea purpurea</i> )                      | 多种花色着色形式<br>(图4E)   | <i>MYB</i> 、 <i>bHLH</i> 或 <i>WDR</i> 类调控基因; 众多结构基因 | 圆叶牵牛具有极其多样的着色模式, 其变异涉及花青素代谢途径几乎所有的调控基因和结构基因, 大都由转座子的活动引起。它的野生型为蓝紫色, 红色为 <i>F3'H</i> 的突变引起, 白色和杂色品种则可以由众多其它基因上的突变引起。  | Hoshino et al., 2001, 2003; Clegg and Durbin, 2003; Morita et al., 2006; Park et al., 2007 |
|      | 大丽花<br>( <i>Dahlia variabilis</i> )                      | 多种花色着色形式<br>(图4F)   | <i>bHLH</i> 类调控基因                                   | 野生型大丽花为橙红色, 但其 <i>bHLH</i> 类调控基因被插入1个转座子后就可以形成黄底橙斑的杂色形式。这种杂色大丽花由于转座子的切离会发生后代花色分离。转座子非移码性切离可以产生完全回复的橙红色表型, 移码性切离会产生完全突变的黄色表型; 转座子不切离则后代将保留亲代黄底橙斑的杂色形式。      | Ohno et al., 2011  |
|      | 彩叶草<br>( <i>Solenostemon scutellarioides</i> )           | 叶片具丰富的着色形式<br>(图4H) | 发育和环境信号联合导致花青素的不同程度表达引起                             | 彩叶草由于叶色绚丽也被列为观赏植物。其多样的叶色其实是叶绿素和花青素不同比例组合的结果, 这种比例组合受到发育和环境信号的共同调控。   | Nguyen and Cin, 2009   |

一方面,花青素本身有颜色,可以在普通的光学显微镜下检测;另一方面,花青素具有荧光特性,可在488/544 nm激发光下利用荧光显微镜检测(Poustka et al., 2007)。对于跨膜转运蛋白,由于其转运花青素过程中常需要伴随质子泵或其它离子泵,故可以通过检测液泡pH值和离子强度进行一些基本的推测。

图3显示了花青素代谢途径基因改变导致的植物颜色变异品种的常用研究思路及方法。其中,根据色素成分和基因表达情况确定候选基因是这个过程的关键。

### 3.2 生活中常见蔬菜、水果和花卉颜色变异品种的分子机制解读

自然界中有大量的植物颜色变异,与我们日常生活息息相关的蔬菜、水果和观赏植物也常来自对这些颜色变异品种的培育。近年来,花青素代谢途径的研究从模式植物不断地扩展到其它物种,生活中这些常见的颜色变异品种也得到越来越多的研究(图4)。

对于粮食作物、蔬菜和水果来说,传统品种多为淡色。特别是粮食作物,人类的祖先更偏爱驯化保留浅色品种。花青素和原花青素虽然因其抗氧化性对人类具有保健功能,但它们会使口感偏涩,并且大量食用可加重一些营养缺乏人群的营养不良(Sweeney et al., 2006)。近年来,随着人类心血管疾病的频发,花青素和原花青素的保健功能开始引起了人们的重视,许多水果蔬菜的红色品种开始在市场上出现。

对于花卉等植物,人们更注重其观赏价值,倾向于保留各种颜色的变异品种。这使得很多花卉具有十分丰富的着色模式,许多原本在自然界中适应性较弱的品种也被保留下来(Tanaka et al., 2008)。牵牛(包括圆叶牵牛和裂叶牵牛(*Pharbitis nil*))含有非常多的突变类型,已鉴定的突变包括MYB、bHLH和WDR三类调控因子(Morita et al., 2006; Park et al., 2007),以及CHS、CHI、F3'H、DFR、ANS和3GGT等众多的结构基因(Hoshino et al., 2001; Clegg and Durbin, 2003),具有极其丰富的花朵着色模式。

图4所示的常见颜色变异品种的分子机制见表2。对众多物种的研究表明,从无色或绿色品种向红紫色品种转变常由花青素调控因子MYB或bHLH的表达上调引起,它们使花青素代谢途径上基因的表达整体上调。而红紫色品种向淡色品种转变可能由多种机制引

起,如任意一个结构基因或调控因子的突变。自然界形成的突变品种中,调控基因MYB和结构基因F3'H与F3'5'H的突变出现频率较高。推测在自然选择的作用下,其它因子突变带来的较大范围异常不易被保留。

## 4 研究展望

花青素代谢途径的研究已为相关应用提供了极大的理论指导。一方面,以这些理论为基础进行的分子育种在一些物种中已初见成效(戴思兰等, 2013);另一方面,对于花青素代谢途径的研究成果基本还只局限于途径本身及MBW调控复合物,对于其感知发育和环境信号的分子基础尚知之甚少(Lu et al., 2009; Jaakola, 2013)。光、温度和干旱等因素对于花青素合成的影响很早就被发现,但对其具体机制的研究目前还只处于初始阶段。这些过程可能涉及MBW调控复合物与更上游的调控网络间的互作(Li et al., 2012),也可能涉及表观遗传水平的修饰(Wang et al., 2013b)。相信随着研究的日渐深入,我们会对这条途径有更清晰的认识,进而通过遗传育种或环境条件的调节更好地改良和利用植物花青素资源。

## 参考文献

- 戴思兰, 黄河, 付建新, 洪艳 (2013). 观赏植物分子育种研究进展. 植物学报 48, 589–607.
- 胡可, 韩科厅, 戴思兰 (2010). 环境因子调控植物花青素苷合成及呈色的机理. 植物学报 45, 307–317.
- 黄金霞, 王亮生, 李晓梅, 鲁迎青 (2006). 花色变异的分子基础与进化模式研究进展. 植物学通报 23, 321–333.
- 王璐, 戴思兰, 金雪花, 黄河, 洪艳 (2014). 植物花青素苷转运机制的研究进展. 生物工程学报 30, 848–863.
- Albert NW, Davies KM, Lewis DH, Zhang H, Montefiori M, Brendolise C, Boase MR, Ngo H, Jameson PE, Schwinn KE (2014). A conserved network of transcriptional activators and repressors regulates anthocyanin pigmentation in eudicots. *Plant Cell* 26, 962–980.
- Appelhagen I, Nordholt N, Seidel T, Spelt K, Koes R, Quattrocchio F, Sagasser M, Weisshaar B (2015). *TRANSPARENT TESTA 13* is a tonoplast P<sub>3A</sub>-ATPase required for vacuolar deposition of proanthocyanidins in *Arabidopsis thaliana* seeds. *Plant J* 82, 840–849.
- Chiou CY, Yeh KW (2008). Differential expression of MYB gene (*OgMYB1*) determines color patterning in floral tis-

- sue of *Oncidium* Gower Ramsey. *Plant Mol Biol* **66**, 379–388.
- Chiu LW, Zhou X, Burke S, Wu X, Prior RL, Li L** (2010). The purple cauliflower arises from activation of a MYB transcription factor. *Plant Physiol* **154**, 1470–1480.
- Clegg MT, Durbin ML** (2003). Tracing floral adaptations from ecology to molecules. *Nat Rev Genet* **4**, 206–215.
- Davies KM, Albert NW, Schwinn KE** (2012). From landing lights to mimicry: the molecular regulation of flower colouration and mechanisms for pigmentation patterning. *Funct Plant Biol* **39**, 619–638.
- Dixon RA, Achnine L, Kota P, Liu CJ, Reddy MS, Wang L** (2002). The phenylpropanoid pathway and plant defence—a genomics perspective. *Mol Plant Pathol* **3**, 371–390.
- Dubos C, Stracke R, Grotewold E, Weisshaar B, Martin C, Lepiniec L** (2010). MYB transcription factors in Arabidopsis. *Trends Plant Sci* **15**, 573–581.
- Espley RV, Brendolise C, Chagne D, Kutty-Amma S, Green S, Volz R, Putterill J, Schouten HJ, Gardiner SE, Hellens RP, Allan AC** (2009). Multiple repeats of a promoter segment causes transcription factor autoregulation in red apples. *Plant Cell* **21**, 168–183.
- Furukawa T, Maekawa M, Oki T, Suda I, Iida S, Shimada H, Takamura I, Kadowaki KI** (2007). The *Rc* and *Rd* genes are involved in proanthocyanidin synthesis in rice pericarp. *Plant J* **49**, 91–102.
- Gomez C, Conejero G, Torregrosa L, Cheynier V, Terrier N, Ageorges A** (2011). *In vivo* grapevine anthocyanin transport involves vesicle-mediated trafficking and the contribution of anthoMATE transporters and GST. *Plant J* **67**, 960–970.
- Grotewold E, Drummond BJ, Bowen B, Peterson T** (1994). The *myb*-homologous *P* gene controls phlobaphene pigmentation in maize floral organs by directly activating a flavonoid biosynthetic gene subset. *Cell* **76**, 543–553.
- Hichri I, Barrieu F, Bogs J, Kappel C, Delrot S, Lauvergeat V** (2011). Recent advances in the transcriptional regulation of the flavonoid biosynthetic pathway. *J Exp Bot* **62**, 2465–2483.
- Hoshino A, Johzuka-Hisatomi Y, Iida S** (2001). Gene duplication and mobile genetic elements in the morning glories. *Gene* **265**, 1–10.
- Hoshino A, Morita Y, Choi JD, Saito N, Toki K, Tanaka Y, Iida S** (2003). Spontaneous mutations of the *flavonoid 3'-hydroxylase* gene conferring reddish flowers in the three morning glory species. *Plant Cell Physiol* **44**, 990–1001.
- Jaakola L** (2013). New insights into the regulation of anthocyanin biosynthesis in fruits. *Trends Plant Sci* **18**, 477–483.
- Koes R, Verweij W, Quattrocchio F** (2005). Flavonoids: a colorful model for the regulation and evolution of biochemical pathways. *Trends Plant Sci* **10**, 236–242.
- Lazarow K, Doll ML, Kunze R** (2013). Molecular biology of maize *Ac/Ds* elements: an overview. In: Peterson T, ed. *Plant Transposable Elements: Methods and Protocols*. New York: Humana Press. pp. 59–82.
- Lepiniec L, Debeaujon I, Routaboul JM, Baudry A, Pourcel L, Nesi N, Caboche M** (2006). Genetics and biochemistry of seed flavonoids. *Annu Rev Plant Biol* **57**, 405–430.
- Li Q, Zhao P, Li J, Zhang C, Wang L, Ren Z** (2014). Genome-wide analysis of the WD-repeat protein family in cucumber and Arabidopsis. *Mol Genet Genomics* **289**, 103–124.
- Li YY, Mao K, Zhao C, Zhao XY, Zhang HL, Shu HR, Hao YJ** (2012). MdCOP1 ubiquitin E3 ligases interact with MdMYB1 to regulate light-induced anthocyanin biosynthesis and red fruit coloration in apple. *Plant Physiol* **160**, 1011–1022.
- Lu YQ, Du J, Tang JY, Wang F, Zhang J, Huang JX, Liang WF, Wang LS** (2009). Environmental regulation of floral anthocyanin synthesis in *Ipomoea purpurea*. *Mol Ecol* **18**, 3857–3871.
- Mano H, Ogasawara F, Sato K, Higo H, Minobe Y** (2007). Isolation of a regulatory gene of anthocyanin biosynthesis in tuberous roots of purple-fleshed sweet potato. *Plant Physiol* **143**, 1252–1268.
- Matsui K, Umemura Y, Ohme-Takagi M** (2008). AtMYBL2, a protein with a single MYB domain, acts as a negative regulator of anthocyanin biosynthesis in Arabidopsis. *Plant J* **55**, 954–967.
- McClintock B** (1950). The origin and behavior of mutable loci in maize. *Proc Natl Acad Sci USA* **36**, 344–355.
- Miller R, Owens SJ, Rorslett B** (2011). Plants and colour: flowers and pollination. *Opt Laser Technol* **43**, 282–294.
- Mol J, Grotewold E, Koes R** (1998). How genes paint flowers and seeds. *Trends Plant Sci* **3**, 212–217.
- Morita Y, Saitoh M, Hoshino A, Nitasaka E, Iida S** (2006). Isolation of cDNAs for R2R3-MYB, bHLH and WDR transcriptional regulators and identification of *c* and *ca* mutations conferring white flowers in the Japanese morning glory. *Plant Cell Physiol* **47**, 457–470.

- Murre C, Bain G, Vandijk MA, Engel I, Furnari BA, Massari ME, Matthews JR, Quong MW, Rivera RR, Stuiver MH** (1994). Structure and function of helix-loop-helix proteins. *BBA-Gene Struct Expr* **1218**, 129–135.
- Neer EJ, Schmidt CJ, Nambudripad R, Smith TF** (1994). The ancient regulatory-protein family of WD-repeat proteins. *Nature* **371**, 297–300.
- Nguyen P, Cin VD** (2009). The role of light on foliage colour development in coleus (*Solenostemon scutellarioides* (L.) Codd). *Plant Physiol Bioch* **47**, 934–945.
- Ohno S, Hosokawa M, Hoshino A, Kitamura Y, Morita Y, Park KI, Nakashima A, Deguchi A, Tatsuzawa F, Doi M, Iida S, Yazawa S** (2011). A bHLH transcription factor, DvIVS, is involved in regulation of anthocyanin synthesis in dahlia (*Dahlia variabilis*). *J Exp Bot* **62**, 5105–5116.
- Park KI, Ishikawa N, Morita Y, Choi JD, Hoshino A, Iida S** (2007). A bHLH regulatory gene in the common morning glory, *Ipomoea purpurea*, controls anthocyanin biosynthesis in flowers, proanthocyanidin and phytomelanin pigmentation in seeds, and seed trichome formation. *Plant J* **49**, 641–654.
- Paz-Ares J, Ghosal D, Wienand U, Peterson PA, Saedler H** (1987). The regulatory *c1* locus of *Zea mays* encodes a protein with homology to *myb* proto-oncogene products and with structural similarities to transcriptional activators. *EMBO J* **6**, 3553–3558.
- Pires N, Dolan L** (2010). Origin and diversification of basic helix-loop-helix proteins in plants. *Mol Biol Evol* **27**, 862–874.
- Poustka F, Irani NG, Feller A, Lu Y, Pourcel L, Frame K, Grotewold E** (2007). A trafficking pathway for anthocyanins overlaps with the endoplasmic reticulum-to-vacuole protein-sorting route in Arabidopsis and contributes to the formation of vacuolar inclusions. *Plant Physiol* **145**, 1323–1335.
- Prouse MB, Campbell MM** (2012). The interaction between MYB proteins and their target DNA binding sites. *BBA-Gene Regul Mech* **1819**, 67–77.
- Quattrocchio F, Verweij W, Kroon A, Spelt C, Mol J, Koes R** (2006). PH4 of petunia is an R2R3 MYB protein that activates vacuolar acidification through interactions with basic-helix-loop-helix transcription factors of the anthocyanin pathway. *Plant Cell* **18**, 1274–1291.
- Ramsay NA, Glover BJ** (2005). MYB-bHLH-WD40 protein complex and the evolution of cellular diversity. *Trends Plant Sci* **10**, 63–70.
- Saito N, Tatsuzawa F, Yoda K, Yokoi M, Kasahara K, Iida S, Shigihara A, Honda T** (1995). Acylated cyanidin glycosides in the violet-blue flowers of *Ipomoea purpurea*. *Phytochemistry* **40**, 1283–1289.
- Sweeney MT, Thomson MJ, Pfeil BE, McCouch S** (2006). Caught red-handed: *Rc* encodes a basic helix-loop-helix protein conditioning red pericarp in rice. *Plant Cell* **18**, 283–294.
- Tanaka Y, Sasaki N, Ohmiya A** (2008). Biosynthesis of plant pigments: anthocyanins, betalains and carotenoids. *Plant J* **54**, 733–749.
- Tapas AR, Sakarkar DM, Kakde RB** (2008). Flavonoids as nutraceuticals: a review. *Trop J Pharm Res* **7**, 1089–1099.
- van Nocker S, Ludwig P** (2003). The WD-repeat protein superfamily in Arabidopsis: conservation and divergence in structure and function. *BMC Genomics* **4**, 50.
- Walker AR, Davison PA, Bolognesi-Winfield AC, James CM, Srinivasan N, Blundell TL, Esch JJ, Marks MD, Gray JC** (1999). The *TRANSPARENT TESTA GLABRA1* locus, which regulates trichome differentiation and anthocyanin biosynthesis in Arabidopsis, encodes a WD40 repeat protein. *Plant Cell* **11**, 1337–1349.
- Walker AR, Lee E, Bogs J, McDavid DAJ, Thomas MR, Robinson SP** (2007). White grapes arose through the mutation of two similar and adjacent regulatory genes. *Plant J* **49**, 772–785.
- Wang HL, Guan S, Zhu ZX, Wang Y, Lu YQ** (2013a). A valid strategy for precise identifications of transcription factor binding sites in combinatorial regulation using bioinformatic and experimental approaches. *Plant Methods* **9**, 34.
- Wang ZG, Meng D, Wang AD, Li TL, Jiang SL, Cong PH, Li TZ** (2013b). The methylation of the *PcMYB10* promoter is associated with green-skinned sport in max red bartlett pear. *Plant Physiol* **162**, 885–896.
- Winkel-Shirley B** (2001). Flavonoid biosynthesis. A colorful model for genetics, biochemistry, cell biology, and biotechnology. *Plant Physiol* **126**, 485–493.
- Xu W, Grain D, Bobet S, Le Gourrierc J, Thevenin J, Kelemen Z, Lepiniec L, Dubos C** (2014). Complexity and robustness of the flavonoid transcriptional regulatory network revealed by comprehensive analyses of MYB-bHLH-WDR complexes and their targets in Arabidopsis seed. *New Phytol* **202**, 132–144.
- Yoshida K, Kondo T, Okazaki Y, Katou K** (1995). Cause of blue petal colour. *Nature* **373**, 291.
- Yuan YX, Chiu LW, Li L** (2009). Transcriptional regulation

of anthocyanin biosynthesis in red cabbage. *Planta* **230**, 1141–1153.

Zhang F, Gonzalez A, Zhao M, Payne CT, Lloyd A (2003).

A network of redundant bHLH proteins functions in all TTG1-dependent pathways of Arabidopsis. *Development* **130**, 4859–4869.

Zhao J, Dixon RA (2010). The 'ins' and 'outs' of flavonoid

transport. *Trends Plant Sci* **15**, 72–80.

Zhu ZX, Wang HL, Wang YT, Guan S, Wang F, Tang JY,

Zhang RJ, Xie LL, Lu YQ (2015). Characterization of the *cis* elements in the proximal promoter regions of the anthocyanin pathway genes reveals a common regulatory logic that governs pathway regulation. *J Exp Bot* **66**, 3775–3789.

## Plant Color Mutants and the Anthocyanin Pathway

Zhixin Zhu<sup>1,2</sup>, Yingqing Lu<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; <sup>2</sup>College of Horticulture and Landscape Architecture, Hainan University, Haikou 570228, China

**Abstract** Anthocyanins are widely synthesized in seed plants to provide coloration, the end-product of a series of enzymes of the anthocyanin pathway (including CHS, CHI, F3H, F3'H, F3'5'H, DFR, ANS and 3GT), which is then modified by various enzymes and transported to the vacuole for storage. The genes encoding these enzymes are positively regulated by three kinds of transcription factors, including MYB, bHLH and WDR, with variable expression in organs to form the MBW complex. Genetic mutations related to the pathway, either in structural or regulatory genes, often cause unique color varieties that are valued. Although the molecular basis remains unknown for many existing mutants, accumulating cases start to show certain regularity. This review summarizes progress made in the anthocyanin pathway including its regulation and transportation and comments on relevant strategies for understanding the genetic basis of a color mutant. The known molecular mechanisms of commonly seen color mutants are also described.

**Key words** anthocyanins, MYB, bHLH, WDR, MBW complex, color mutants

Zhu ZX, Lu YQ (2016). Plant color mutants and the anthocyanin pathway. *Chin Bull Bot* **51**, 107–119.

---

\* Author for correspondence. E-mail: yqlu@ibcas.ac.cn