

中图分类号: S532 文献标识码: A 文章编号: 1672-3635(2017)03-0165-13

综 述

彩色马铃薯花色苷研究进展

吕英奇¹, 童海翔¹, 姚峥嵘¹, 张蜀敏¹, 谢开云², 董攀^{1*}, 任茂智¹

(1. 重庆大学生命科学学院, 重庆 401331; 2. 国际马铃薯中心亚太中心, 北京 100081)

摘要: 彩色马铃薯色彩丰富, 薯形美观, 营养全面, 其功能成分花色苷, 被公认为是人类健康饮食中的天然抗氧化剂来源。文章概述了彩色马铃薯花色苷的类型、含量、分布以及提取, 重点阐述了彩色马铃薯花色苷合成途径的结构基因和调控基因, 对彩色马铃薯的应用前景进行展望, 以期马铃薯天然色素资源开发利用和彩色马铃薯育种提供参考。

关键词: 彩色马铃薯; 花色苷; 结构基因; 调控基因

Research Progress in Anthocyanin of Colored Potatoes

LU Yingqi¹, TONG Haixiang¹, YAO Zhengrong¹, ZHANG Shumin¹, XIE Kaiyun², DONG Pan^{1*}, REN Maozhi¹

(1. School of Life Sciences, Chongqing University, Chongqing 401331, China;

2. CIP-China Center for Asia Pacific (CCCAP), Beijing 100081, China)

Abstract: Colored potatoes are beautifully shaped and rich in nutrients. Their functional component anthocyanins are universally accepted as a major source of natural antioxidants in a healthy diet. In this review, the types, contents, distributions and extraction methods of the anthocyanins in colored potatoes were briefly summarized. And the structural and regulatory genes involved in the anthocyanins biosynthesis were described in details. In a word, the review was supposed to provide some useful reference for developing and utilizing the anthocyanins in colored potatoes and breeding varieties of colored potatoes.

Key Words: colored potato; anthocyanin; structural gene; regulatory gene

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)起源于距今约1万年前的南美洲秘鲁境内安第斯山脉的的喀喀湖^[1], 最早为印第安人所驯化, 距今已有7 000多年的栽培历史。16世纪由西班牙和英国探险家带回欧洲种植, 在欧洲粮食安全上曾发挥过重要作用, 如19世纪由于马铃薯晚疫病造成的爱尔兰大饥荒, 导致数以百万人因饥饿而死亡, 直到现在欧洲多国人民仍把马铃薯作为不可替代的主粮。

明朝万历年间(公元1573~1619年), 马铃薯随着欧洲传教士传入中国, 在中国已有约400年的栽培历史, 在中国很多贫困地区, 马铃薯有着“一季土豆半年粮”的重要地位。然而, 马铃薯在中国的主要消费方式仍是作为蔬菜, 中国政府为了解决粮食安全问题, 于2015年提出了“马铃薯主粮化”战略, 旨在期望通过把马铃薯加工成适合中国人消费习惯的馒头、面条和米粉等主食产品, 逐渐

收稿日期: 2016-06-12

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(31672206); 重庆市薯类作物专用新品种创制与清洁安全加工主题专项(cstc2015shms-ztx80003); 国家重点基础研究发展计划(973计划)(2013CB127101-4)。

作者简介: 吕英奇(1995-), 女, 本科生, 从事马铃薯分子生物学研究。

*通信作者(Corresponding author): 董攀, 博士, 讲师, 主要从事植物分子生物学研究, E-mail: dongpan@cqu.edu.cn。

使马铃薯成为中国第四大主粮。根据联合国粮农组织统计数据, 2013年全世界谷物生产总量在24.79亿t左右, 薯类生产总量约为8.4亿t, 薯类作物已经逐渐成为世界主粮版图中不可缺少的一部分。马铃薯资源非常丰富, 在国际马铃薯中心(International Potato Center, CIP)收藏的材料达16 489份。从营养角度讲, 马铃薯是世界十大营养食品之一, 素有“能源植物”、“地下苹果”和“第二面包”等多种美誉, 富含淀粉、维生素以及人体必需的23种氨基酸等。

彩色马铃薯, 是普通栽培马铃薯的自然变异, 其块茎薯皮或薯肉的颜色为红色、粉色、蓝色和蓝紫色等^[2], 于2008年被首次正式定义^[3]。与普通马铃薯相比, 彩色马铃薯不仅颜色丰富、薯形美观, 还富含具有强抗氧化活性的物质花色苷^[4]。国内外许多研究表明, 花色苷具有抗突变、抗氧化、抗菌抗炎、抗增生、预防心血管疾病、保护肝脏和抑制肿瘤细胞发生等多种生理功能, 其抗氧化性能是维生素C的20倍, 维生素E的50倍, 能够有效清除自由基, 被认为是人类健康饮食中天然抗氧化剂来源, 对人体有良好的保健和治疗作用^[5]。尽管国际马铃薯中心收集的彩色马铃薯仅有304种, 但马铃薯起源地秘鲁报道的彩色马铃薯品种多达3 000种, 足见彩色马铃薯种质资源的多样性^[6]。

从1936年Chmielewska^[7]最早开始系统研究彩色马铃薯花色苷, 80年的研究历程中, 各国科学家在彩色马铃薯种质资源的收集与育种, 花色苷的分布、含量和种类、提取和纯化、理化性质和效用以及花色苷的合成及调控机制, 彩色马铃薯的开发与利用等方面开展了大量的工作。本文重点回顾近10年关于彩色马铃薯花色苷研究进展, 以为马铃薯天然色素资源开发利用和彩色马铃薯育种提供参考。

1 彩色马铃薯块茎花色苷的分布、种类和含量

植物花色苷(Anthocyanin)是花色素(Anthocyanidin)与各种单糖通过糖苷键结合形成的糖基化衍生物的总称, 水溶性, 属于类黄酮物质, 广泛分布于陆生植物花朵、果实、茎和叶等器官中的一类有

色物质, 赋予植物粉红、红、紫和蓝等颜色^[8]。

1.1 花色苷的分布

马铃薯花色苷在根、茎、叶、花和块茎(薯皮和薯肉)中均有分布, 其分布存在组织差异, 一般在块茎中的含量高于其他组织^[9]。在块茎中的分布也是不均匀的, 张静等^[10]以及Jansen和Flamme^[11]分别对中国云南的11个地方彩色马铃薯品种以及31种彩色马铃薯块茎的花色苷含量及分布分别进行研究, 均发现花色苷主要存在于薯皮中。Reyes等^[12]在对紫肉的马铃薯研究中发现, 尽管薯皮中花色苷含量较薯肉高0.9~1.6倍, 但薯皮对花色苷的贡献只有整个块茎的20%左右, 紫色马铃薯的花色苷主要来自于薯肉。在细胞水平, Kosieradzka等^[13]通过荧光显微观察植株块茎的横切面发现, 花色苷主要集中在细胞的液泡中。

1.2 花色苷的种类

当花色苷上的糖基部分被水解后, 糖苷配基(水解产物的非糖部分)就是花色素。不同植物中发生糖苷化的位点(C3、C5和C7位等)和数目的差异, 及酰化程度的不同使植物中存在着不同的花色苷谱, 其结构复杂, 但都以花色素为基本结构。自然界天然存在的花色素有19种(根据B环羟基化和甲基化位置及数目进行分类), 通常只有6种存在于食品中, 以天竺葵色素(Pelargonidin), 矢车菊色素(Cyanidin)(又名花青素)和飞燕草色素(Delphinidin)为主, 由此再衍生出其他3类色素: 芍药花色素(Peonidin)(由矢车菊色素甲基化形成); 矮牵牛花色素(Petunidin)及锦葵色素(Malvidin)(由飞燕草色素不同程度甲基化而来)^[14,15]。天竺葵色素呈砖红色, 矢车菊色素和芍药花色素呈紫红色, 而飞燕草色素、矮牵牛花色素和锦葵色素则表现蓝紫色系^[16-18](图1)。上述6种主要的花色素在马铃薯中均已发现^[19,20]。但是不同品种彩色马铃薯块茎中花色素种类和含量是存在差异的。目前, 研究中常用到的彩色马铃薯, 主要有红肉品种(Red-fleshed potato)、紫肉品种(Purple-fleshed potato)、红皮黄肉品种(Yellow-fleshed and red-skinned potato)和深蓝皮黄肉紫维管束环品种(Deep blue-skinned, yellow-fleshed potato with a small purple vascular

ring)等。红肉品种(‘Rosalinde’、‘Herbie’、‘Highland Burgundy Red’、‘红云1号’、‘云薯603’、‘S06-277’和‘剑川红’等)含有的最主要花色苷类型是天竺葵色素^[21-26]。紫肉品种中,根据不同的品种,所含有的主要花色苷类型有所不同。‘Salad Blue’、‘Valfi’、‘Blue Congo’、‘紫云1号’、‘云薯303’、‘S03-2685’、‘S06-1693’、‘S05-603’和‘师大6号’等紫肉品种含有一种主要的花色素矮牵牛

牛花色苷,‘Vitelotte’品种则含有2种主要的花色素锦葵色素和矮牵牛花色苷^[20,23,26,27]。然而Eichhorn和Winterhalter^[21]报道‘Vitelotte’含有最丰富的花色苷是锦葵色素;云南地方紫肉品种‘YNZH’含有的最丰富花色苷也是锦葵色素^[25]。红皮黄肉品种‘Red Laura’含有的主要花色苷类型是天竺葵色素^[28]。深蓝皮黄肉紫维管束环品种‘Shetland Black’含有的最主要花色苷类型是矮牵牛花色苷和芍药花色苷^[21,27,28]。

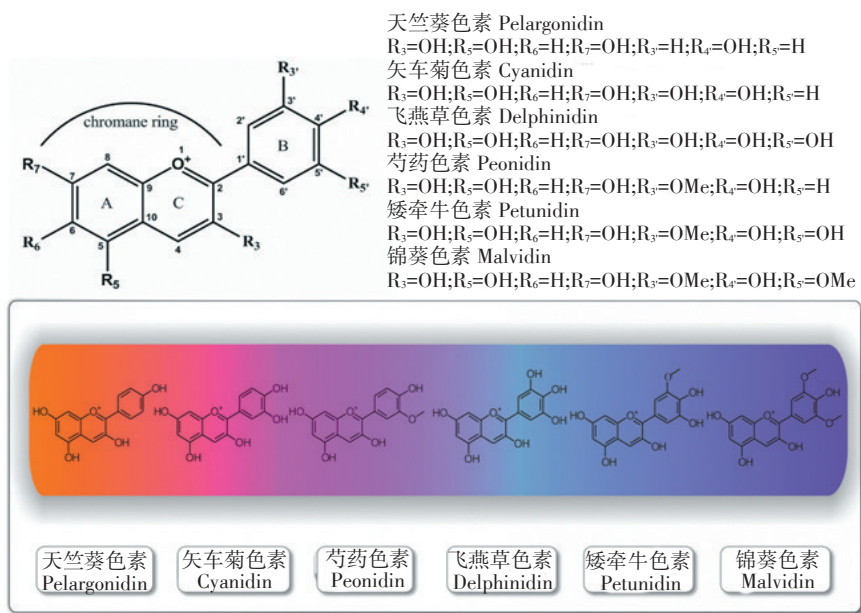


图1 彩色马铃薯花色苷主要类型及花色苷颜色

Figure 1 Main kinds of anthocyanins in colored potatoes and their colors

1.3 花色苷的含量

在总的花色苷含量方面,彩色马铃薯品种相对高于其他普通马铃薯品种^[25]。然而在不同彩色马铃薯品种之间总花色苷含量是不同的。国内外很多研究机构对收集的彩色马铃薯总花色苷含量进行了比较。Peksa等^[23]对4个紫肉马铃薯品种(‘Salad Blue’、‘Vitelotte’、‘Valfi’和‘Blue Congo’)和3个红肉马铃薯品种(‘Rosalinde’、‘Herbie’和‘Highland Burgundy Red’)的花色苷总含量进行了比较,红肉品种中‘Highland Burgundy Red’花色苷含量最高(171.08 mg/100g干重),紫肉品种中‘Vitelotte’的花色苷含量最高(184.75 mg/100g干

重)。Lachman等^[29]和Brown等^[30]的研究也表明,紫肉马铃薯品种总花色苷含量高于红肉品种,但是,另外的研究却得出相反的结果,红肉品种的总花色苷含量高于紫肉品种^[2,12,31]。Rodriguez-Saona等^[24]对33个红色马铃薯品种花色苷含量进行测定,发现其含量为2~40 mg/100g鲜重,2个无性系‘NDOP5847-1’和‘NDC4069-4’在所测材料中花色苷含量最高(>35 mg/100g鲜重)。张静等^[10]对来自云南的11个地方彩色马铃薯品种块茎的花色苷含量及分布进行研究,11个品种中‘格杂红皮’的总花色苷含量最高,达到77.4 mg/100g鲜重。殷丽琴等^[20]采用HPLC法定量分析8个彩色马铃薯品种块

茎的总花色苷含量, 在 1.34~63.32 mg/100g 鲜重变化, 其中‘紫云1号’的总花色苷含量最高。不同品种花色苷总量不同, 即便同一品种在不同的研究中也一样, 表明花色苷总量的差异, 不仅与品种的遗传因素相关, 栽培条件、气候环境、贮藏条件以及提取方法等都可能影响花色苷的含量变化。

2 彩色马铃薯块茎花色苷的提取

据统计, 目前已在 27 个科, 73 个属, 数万种植物发现花色苷的存在, 从植物中已分离得到 500 多种花色苷^[32]。研究工作者们以黑莓、葡萄、红萝卜、蓝莓和马铃薯等彩色蔬果为研究材料在

表1 花色苷不同提取方法的主要优点和缺点

Table 1 Main advantages and disadvantages of different extraction methods of anthocyanins

提取方法 Extraction method	原理 Principle	优点 Advantage	缺点 Disadvantage
固液萃取法 (Solid-liquid extraction, SLE)	利用各种物质在选定溶剂中溶解度的不同, 分离固体混合物中组分。	方法简单; 不需要特殊的仪器; 提取产物安全可用于食品加工。	提取时间长;提取剂用量大;酸、空气和光照可能造成提取过程中的花色苷的降解。
超临界流体萃取法 (Supercritical fluid extraction, SFE)	利用超临界流体的特性,在较高压力下,将溶质溶解于流体中,然后降低流体溶液的压力或升高流体溶液的温度,使溶解于超临界流体中的溶质因其密度下降溶解度降低而析出,从而实现特定溶质的萃取。	允许除去非极性的干扰物; 减少在空气和光中的暴露时间; 提取产物安全(GRAS),可用于食品添加剂; 可以阻止相关酶对花色苷的降解。	相关费用较高; 必须使用极性提取剂; 需要CO ₂ 。
超声波辅助萃取法 (Ultrasound assisted extraction, UAE)	利用超声波辐射压强产生的强烈空化作用、扰动效应、高加速度、击碎和搅拌作用等多级效应,增大物质分子运动频率和速度,增加溶剂穿透力,从而加速目标成分进入溶剂,促进提取的进行。	提取剂用量少; 能量消耗少; 容易提高提取率; 食用安全。	相关费用较高; 提取过程中的热量耗散可能导致花色苷的降解。
加压溶剂萃取法 (Pressurized liquid extraction, PLE)	在密闭容器中,通过升高压力使得提取剂沸点升高,在高温下仍保持液态,从而使易挥发物质不挥发,同时使得溶剂快速充满萃取池,加速提取过程;通过高温增加目标物的溶解度,克服分子之间的各种作用力,加快动力学解析过程,同时降低溶剂黏度,加速溶剂分子向基体中的扩散。	提取剂用量少; 提取时间较短; 过程全自动。	提取所用温度较高可能导致花色苷降解。
微波辅助萃取法 (Microwave assisted extraction, MAE)	在微波场中,吸收微波能力的差异使得基体物质的某些区域或萃取体系中的某些组分被选择性加热,从而使被萃取物质从基体或体系中分离,进入到介电常数较小、微波吸收能力相对差的萃取剂中。	提取时间较短; 提取剂用量少; 重复性好。	提取温度可能导致花色苷降解。
高压脉冲电场辅助提取法 (Pulsed-electric-field-assisted extraction)	在处理室内两块电极之间施以高压脉冲,在极板间形成高压脉冲电场区域,使得生物细胞膜发生电穿孔或电渗透,通透性增加,小分子如水透过细胞膜进入细胞内,致使细胞的体积膨胀,最后导致细胞膜的破裂,细胞的内物质外漏。	提取温度较低; 利用电穿孔法提高细胞膜的可渗透性,提高提取效率。	脉冲电场可能会造成花色苷的降解。

花色苷的提取方面开展了大量的工作, 根据提取材料、提取目的及花色苷类型的不同, 提取方法也略有差异, Silva等^[33]梳理了主要的花色苷提取方法, 详细阐述了每种方法的优缺点(表1)。

花色苷通常带有若干未被取代的羟基或糖基, 是一种极性化合物。根据“相似相溶”原理, 花色苷易溶于水、甲醇和乙醇等极性溶液, 而其稳定性受酶、温度、氧气、光、pH和金属离子等理化性质影响, 在中性和碱性条件下不稳定。经典的传统溶剂法, 采用的就是酸和极性溶液相组合的方式进行提取。Harborne^[34]最早用甲醇:盐酸(97:3, v/v)在室温下抽提马铃薯花色苷。随后, 丙酮和氯仿溶液^[24], 15%(v/v)的乙酸甲醇溶液^[19], 0.1%(v/v)盐酸甲醇溶液^[35], 0.1%(v/v)盐酸甲醇溶液^[4], 5%乙酸和70%乙醇^[36]等溶液组合和比例都被用来提取马铃薯花色苷。童丹等^[37]比较不同提取剂对定西地产‘黑美人’马铃薯花青素提取率的影响, 结果表明, 用0.5%(v/v)盐酸乙醇作为提取溶剂, 花青素提取率最高。杨玲等^[38]比较‘紫罗兰’马铃薯的提取条件和稳定性, 发现95%乙醇和1.5 mol/L盐酸提取液提取效果最好。刘建奎等^[39]对影响马铃薯花青苷提取的因素进行正交试验, 得到最佳的提取条件中提取剂为体积分数为70%的乙醇。代小梅等^[40]同样通过正交试验, 认为体积分数为80%的乙醇为最佳提取液。Lachman等^[41]在对花色苷的提取过程中, 增加了提取溶剂中酸(70%, 80%, 90%和100%)和丙酮(80%)的含量, 减少了均质化处理的时间, 大大提高了花色苷的提取效率。马铃薯花青苷的提取条件, 除了提取溶剂外, 还包括光照、温度、提取时间和pH等, 因此, 最佳的提取条件是上述各种条件的较优组合。但是考虑到食品中残留甲醇和氯仿的毒性, 通常选用乙醇溶液, 在酸的选择上, 通常考虑使用盐酸, 但为了获得更接近于天然状态的花色苷, 也采用弱有机酸或中性溶剂做初步提取, 弱有机酸多用甲酸、乙酸、丙酸、柠檬酸和酒石酸, 中性溶剂一般采用丙酮作提取剂。

为了使提取过程更加对环境友好, 减少溶剂的消耗, 降低温度, 缩短时间等绿色提取技术被

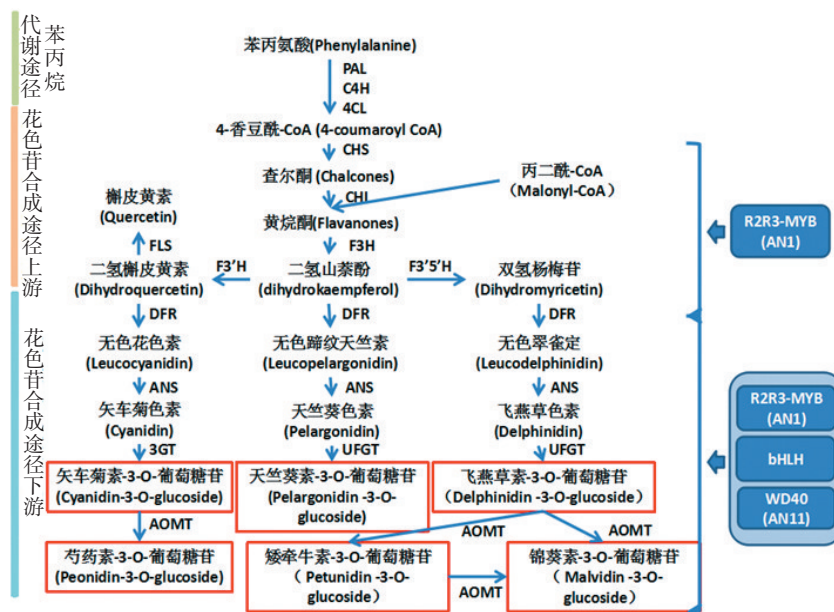
开发出来, 如超临界流体萃取法、超声波辅助萃取法、加压溶剂萃取法、微波辅助萃取法和高压脉冲电场辅助提取法等(表1)。不同研究人员用超声波辅助萃取法提取马铃薯花色苷, 都发现这种方法与传统的溶剂法相比, 可以显著提高提取效率^[42-45]。廉玉姬等^[46]采用溶剂浸提法(95%乙醇, 0.1 mol/L盐酸)、超声波破碎提取法以及液氮-丙酮法3种不同提取方法对紫色马铃薯‘Bora Valley’的花色苷进行提取, 结果表明通过超声波破碎法得到的花色苷含量最高。Puértolas等^[47]采用脉冲电场提取法对紫色马铃薯的花色苷进行提取时, 发现该方法提高了花色苷的提取率, 并且可以使用环境友好型的水替代有机溶剂乙醇。Cardoso等^[48]比较2种不同的花色苷提取方法: 超临界流体萃取法(助溶剂为CO₂或CO₂乙醇5%(v/v)混合物, 压力100 bar, 温度65 °C)和加压液体萃取法(助溶剂为酸化到pH 2.6的乙醇溶液, 压力100 bar, 温度80 °C), 得出加压液体萃取法更适合大量花色苷的提取, 而且提取效率高于超临界流体萃取法。

3 彩色马铃薯块茎花色苷的合成与调控

在很多模式植物(玉米、牵牛花和拟南芥)中, 花色苷的生物合成途径及调控过程已经被阐明^[49,50], 花色苷由“一般苯丙烷类途径”合成, 从苯丙氨酸到花色苷经历3个阶段(图2): 第1阶段是苯丙烷代谢途径, 这是许多次生代谢共有的, 由苯丙氨酸到4-香豆酰 CoA。第2阶段是花色苷合成途径上游, 由4-香豆酰 CoA 和丙二酰 CoA 到二氢山萘酚, 是类黄酮醇代谢的关键反应。第3阶段是花色苷合成途径下游, 在这一阶段完成各种花色苷的合成, 将无色的二氢山萘酚转化成有色的花色苷。整个合成途径主要受两类基因的调控: 结构基因和调控基因。

3.1 结构基因

在不同类型花色苷合成的过程中, 受到多种酶的调控, 而结构基因编码的正是这些直接参与花色苷形成的酶类, 如苯丙氨酸裂解酶(PAL), 反肉桂酸4-单加氧酶(C4H), 4-香豆酸-CoA连



PAL: 苯丙氨酸解氨酶(Phenylalanine ammonia-lyase)
 C4H: 肉桂酸-4-羟化酶(Cinnamate 4-hydroxylase)
 4CL: 香豆酰辅酶A连接酶(4-coumarate CoA ligase)
 CHS: 查耳酮合成酶(Chalcone synthase)
 CHI: 查耳酮异构酶(Chalcone isomerase)
 F3H: 黄烷酮3-羟化酶(Flavanone 3-hydroxylase)
 F3'H: 类黄酮3'-羟化酶(Flavanone 3'-hydroxylase)
 F3'5'H: 类黄酮3'5'-羟化酶(Flavanone 3'5'-hydroxylase)
 DFR: 二氢黄酮醇4-还原酶(Dihydroflavonol 4-reductase)
 ANS: 花色苷合成酶(Anthocyanidin synthase)
 UFGT: UDP-葡萄糖:类黄酮糖基转移酶(UDP-glucose: flavonoid glucosyltransferase)
 AOMT: 花色苷-3-O-甲基转移酶(Anthocyanin-3-O-methyltransferase)

图2 马铃薯花色苷合成途径

Figure 2 Pathway of anthocyanin biosynthesis in potato

接酶(4CL), 查耳酮合成酶(CHS)、查耳酮异构酶(CHI)、黄烷酮3-羟化酶(F3H)、二氢类黄酮还原酶(DFR)、类黄酮3'-羟化酶(F3'H)、类黄酮3', 5'-羟化酶(F3'5'H)、花色苷合成酶(ANS)、类黄酮葡萄糖基转移酶(UFGT)等。目前马铃薯花色苷生物合成途径中所有的结构基因均已被克隆, 并在NCBI和马铃薯基因组网站上可以查询(表2)。栽培种与野生种的结构基因同源性高, 达到90%以上, 说明马铃薯的花色苷结构基因在遗传选择中变异系数低, 高度保守, 如CHI和F3H。在基因结构方面, 有的基因不含内含子, 如

StPAL、St4CL、StANS等, 而有的基因含有多个内含子, 如St4CH、StF3H、StDFR等。

同时, 大量结构基因的表达模式也已建立。Liu等^[52]研究表明, 大量结构基因(C4H、4CL、CHS、CHI、F3H、F3'H、F3'5'H、DFR、ANS)在四倍体紫色马铃薯(‘黑美人’)的表达高于普通马铃薯(‘新大坪’)的表达。Payyavula等^[55]对5个不同性状的马铃薯品种(‘NY144’(白)、‘Challenger’(黄)、‘ORO4198-1’(深黄)、‘AmaRosa’(红)和‘Magic Molly’(紫))的酚谱和花色苷谱进行比较, 发现在红色和紫色马铃薯的苯丙烷代谢途径中,

表 2 马铃薯花色苷合成中的结构基因
Table 2 Structural genes of anthocyanin biosynthesis in potato

基因 Gene	选种 Species used for cloning	基因编号 Gene ID	长度(bp) Length	编码区(bp) Coding sequence	氨基酸残基数(aa) Number of amino acid residue	参考文献 Reference
<i>SlPAL</i>	栽培种 (<i>S. tuberosum</i>)	102596891	1 545	1 545	435	[51]
<i>SlPAL1-1</i>	栽培种 (<i>S. tuberosum</i>)	PGSC0003DMT400055531	2 878	2 403	719	[52]
<i>SlPAL1-2</i>	栽培种 (<i>S. tuberosum</i>)	PGSC0003DMT400055488	2 807	2 394	722	[52]
<i>SlPAL1-3</i>	栽培种 (<i>S. tuberosum</i>)	PGSC0003DMT400055489	3 692	2 483	391	[52]
<i>SlPAL2-1</i>	栽培种 (<i>S. tuberosum</i>)	PGSC0003DMT400060308	3 954	2 593	69	[52]
<i>SlC4H</i>	栽培种 (<i>S. tuberosum</i>)	85036395	2 986	1..829,1 363..1 496, 2 265..2 986	505	-
<i>Sl4CL</i>	栽培种 (<i>S. tuberosum</i>)	972778955	1 638	1..1 638	545	-
<i>Sl4CL1-1</i>	栽培种 (<i>S. tuberosum</i>)	PGSC0003DMT400037485	12 157	1 975	548	[52]
<i>Sl4CL3-1</i>	栽培种 (<i>S. tuberosum</i>)	PGSC0003DMT400008182	4 976	2 213	569	[52]
<i>Sl4CL-5 like</i>	栽培种 (<i>S. tuberosum</i>)	PGSC0003DMT400075394	4 575	2 033	551	[52]
<i>Sl4CL-9 like</i>	栽培种 (<i>S. tuberosum</i>)	PGSC0003DMT400039281	5 243	2 198	552	[52]
<i>SlCHS</i>	栽培种 (<i>S. tuberosum</i>)	102577871	2 033	1..1 374	389	[51]
<i>SlCHS</i>	野生种 (<i>S. pinnatisectum</i>)	62112633	1 170	1..1 170	389	-
<i>SlCHS</i>	栽培种 (<i>S. tuberosum</i>)	PGSC0003DMT400049165	1 770	1 442	389	[52]
<i>SlCHS</i>	栽培种 (<i>S. tuberosum</i>)	PGSC0003DMT400076178	2 084	1 445	389	[52]
<i>SlCHI</i>	野生种 (<i>S. pinnatisectum</i>)	345294348	1 152	28..684	218	-
<i>SlCHI1</i>	栽培种 (<i>S. tuberosum</i>)	PGSC0003DMT400030430	2 698	900	210	[52]
<i>SlF3H</i>	栽培种 (<i>S. tuberosum</i>)	345294344	1 721	1..357,927..1 355,1 431..1 721	358	-
<i>SlF3H</i>	野生种 (<i>S. pinnatisectum</i>)	62112609	1 078	1..1 078	358	-
<i>SlF3H1</i>	栽培种 (<i>S. tuberosum</i>)	PGSC0003DMT400063351	4 075	1 834	455	[52]
<i>SlF3H2</i>	栽培种 (<i>S. tuberosum</i>)	PGSC0003DMT400014232	1 886	1 796	509	[52]
<i>SlF3H3</i>	栽培种 (<i>S. tuberosum</i>)	PGSC0003DMT400033701	3 293	1 794	493	[52]
<i>SlF3H4</i>	栽培种 (<i>S. tuberosum</i>)	PGSC0003DMT400016263	2 435	1 693	499	[52]
<i>SlF3H5</i>	栽培种 (<i>S. tuberosum</i>)	PGSC0003DMT400004816	3 432	2 034	677	[52]
<i>SlF3'5H</i>	栽培种 (<i>S. tuberosum</i>)	568215378	1 530	1..1 530	509	[53]
<i>SlF3'5H1-3</i>	栽培种 (<i>S. tuberosum</i>)	PGSC0003DMT400012194	8 318	4 113	1 370	[52]

续表 2

基因 Gene	选种 Species used for cloning	基因编号 Gene ID	长度(bp) Length	编码区(bp) Coding sequence	氨基酸残基数(aa) Number of amino acid residue	参考文献 Reference
<i>SIF3'5'H2-1</i>	栽培种(<i>S. tuberosum</i>)	PGSC0003DMT400001124	3 051	1 709	447	[52]
<i>SIF3'5'H2-3</i>	栽培种(<i>S. tuberosum</i>)	PGSC0003DMT400044122	3 211	2 669	515	[52]
<i>SIDFR</i>	栽培种(<i>S. tuberosum</i>)	345294342	1 760	1..154, 314..483, 586..780, 880..1 039, 1 149..1 341, 1 430..1 760	382	-
<i>SIDFRI</i>	栽培种(<i>S. tuberosum</i>)	PGSC0003DMT400009287	3 649	3 099	382	[52]
<i>SIDFR2</i>	栽培种(<i>S. tuberosum</i>)	PGSC0003DMT400087830	1 132	591	196	[52]
<i>ScANS</i>	野生种(<i>S. cardiphylum</i>)	HQ701726	1 365	1..1 365	454	-
<i>SiANS</i>	栽培种(<i>S. tuberosum</i>)	310892808	1 425	1..1 425	455	-
<i>SiANS</i>	栽培种(<i>S. tuberosum</i>)	102577696	1 368	1 368	455	-
<i>SiUFCT</i>	栽培种(<i>S. tuberosum</i>)	83779017	581	1..581	193	[54]
<i>SiUFCT8</i>	栽培种(<i>S. tuberosum</i>)	PGSC0003DMT400041594	1 566	1 566	470	[52]
<i>SiUFCT9</i>	栽培种(<i>S. tuberosum</i>)	PGSC0003DMT400044262	1 437	1 437	453	[52]
<i>SiUFCT12</i>	栽培种(<i>S. tuberosum</i>)	PGSC0003DMT400047460	4 454	1 455	484	[52]
<i>Si3CT</i>	栽培种(<i>S. tuberosum</i>)	73533498	1 347	1..1 347	448	-
<i>SiAOMT</i>	栽培种(<i>S. tuberosum</i>)	102599242	5 403	1..73, 1 083..1 163, 1 936..2 021, 3 639..3 783, 4 162..4 287, 4 887..5 403	234	[51]

PAL的酶活明显较高,并促进大量苯丙素类结构基因的表达。关巍等^[56]选用块茎着色程度不同的6个马铃薯无性系以及栽培品种‘早大白’,研究彩色马铃薯PAL活性与花色苷积累的相关性,结果表明,花色苷含量与PAL活性呈线性正相关。李先平等^[57]以彩色马铃薯杂交群体‘TZ521’为材料对花色苷合成途径关键酶基因在彩色马铃薯块茎中的表达进行分析,结构基因(*CHS*、*CHI*、*F3H*、*DFR*、*ANS*、*3GT*、*F3'H*和*F3'5'H*) in 彩色马铃薯中都有表达,但在薯肉和薯皮中表达模式并不相同。*F3'5'H*和*DFR*均在紫色或红色薯肉中检测到,但在所有白色薯肉中未检测到,因此被认为与彩色马铃薯块茎肉色表达紧密相关。而其他6个结构基因的表达与块茎的颜色并没有相关性。胡朝阳等^[58]在紫色马铃薯中研究*F3'5'H*、*DFR*、*UFGT*和*CHS* 4个基因时,发现紫色马铃薯*StCHS*的表达具有组织特异性,且该基因的表达部位与花色苷的积累部位基本符合,*F3'5'H*、*DFR*和*UFGT* 3个基因在紫色马铃薯不同组织中(根、茎、叶、叶柄和块茎)表达水平不同,*F3'5'H*、*DFR*在叶柄中表达最强,而*UFGT*在茎和叶柄中表达最强。Lu和Yang^[59]在马铃薯野生种和栽培种中相继完成马铃薯4个花色苷合成相关基因(*CHS*、*F3H*、*3GT*和*DFR*)的cDNA克隆,并对其功能进行了初步验证,同时研究发现这4个基因在花、匍匐枝和顶芽中优先表达,在根中仅*3GT*基因表达,在块茎皮中4个基因均被白光诱导表达。

通过转基因等技术手段,结构基因的功能陆续被阐明。紫色马铃薯与红色马铃薯颜色的差异是由于在进化过程中红色马铃薯中的*F3'5'H*基因的第一外显子中插入了微型反向重复转座元件(MITE),导致*F3'5'H*不能正常表达相应的酶,使呈现紫色的矮牵牛色素不能合成,块茎的颜色不能呈现紫色,而是红色,如果将*F3'5'H*基因转入红色马铃薯中,转化植株的茎变为紫色,薯皮也由原来的红色变为紫色^[53,60,61]。卢其能等^[61]利用农杆菌介导法转入*3GT*基因,转基因植株花色苷含量较对照高出7倍。Wei等^[62]构建超表达*3GT*基因

的马铃薯转基因株系,发现所有转基因植株花色苷的含量均显著增加,认为*3GT*基因在改良马铃薯色彩和提高膳食中花色苷含量方面具有潜力。Kosieradzka等^[13]在马铃薯中分别转入大麦*CHS*的cDNA和矮牵牛*F3H*和*DFR*的cDNA,发现在3种转基因植株中,过表达*CHS*的块茎中花色苷含量最多。Kamil等^[63]在马铃薯中过量表达3种基因(*CHS*、*CHI*和*DFR*)的单独及其组合,通过检测转基因植株的各项营养指标及小鼠活体检验得出,*DFR*基因是提高紫色马铃薯营养价值最高效的基因。

3.2 调控基因

花色苷合成路径上的调控基因的编码产物为转录因子,能够调控结构基因的表达,影响色素的时空积累,目前研究比较多的3类调控花色苷合成的转录因子有:(1)R2R3-MYB蛋白;(2)myc家族的bHLH蛋白;(3)WD40蛋白^[64]。其可能的调控方式有转录激活调控,转录抑制调控和转录后水平的调控。这3类转录因子可以直接独自参与调控结构基因,如MYB转录因子^[65,66];也能多种转录因子相互作用,协同调控花色苷的合成,如MBW三元复合体(MYB-bHLH-WD40)^[67]。在花色苷合成的调控基因方面,马铃薯的研究是相对滞后的,但近些年国内外也开展了大量工作进行马铃薯花色苷合成调控基因的克隆,表达谱分析及功能验证。黄艳岚^[68]在紫色马铃薯紫皮中还获得花色苷合成过程中编码转录激活因子R2R3-MYB的基因的保守序列*Stmyb211*和*Stmyb280*。同时,黄艳岚等^[69]根据同源克隆的方法,在紫色马铃薯紫皮中获得马铃薯*Stmyc*基因cDNA序列,其长度为1 106 bp,对其进行初步表达分析,显示该基因在紫色马铃薯中属组成型表达。刘仕芸^[70]分离克隆紫色马铃薯花色苷合成的转录激活基因*Stmyc538*、*Stmyc450*、*Stmyb499*和*Stwd40*,并鉴定了其在紫色马铃薯叶、茎、皮、肉及根部的组织特异性表达,发现上述4个转录激活基因在组织的表达中并没有规律性。Jung等^[71]在紫皮马铃薯‘W5281.2’中克隆得到编码R2R3-MYB转录因子的*Stan2*,并将其转入粉红色皮品种‘Desiree’,白

皮品种‘ Bintje ’和2个白皮后代(来自‘ W5281.2 ’和‘ 07506-01 ’的杂交),转基因植株的叶、花和块茎(薯皮、薯肉)都出现不同程度的紫色。刑铮^[72]采用同源克隆的方法对马铃薯 R2R3-MYB 转录因子进行克隆,获得 *StR2R3-MYB1* 基因的 CDS 全序列,构建 *StR2R3-MYB1* 的 YFP 融合表达载体,将其定位在细胞核上,实时荧光定量 PCR 结果显示,该基因在根、茎和叶的表达量依次升高。Taihelen 等^[73]构建了 42 个 MYB 和 58 个 bHLH 转录因子基因的马铃薯克隆植株,发现其中的花色素苷强度及赤霉病抗性发生了变化。李旺^[74]首次在马铃薯栽培品种‘ Desiree ’的块茎中分离克隆得到 bHLH 转录因子基因 *StAN1b*, 各组织处的半定量 RT-PCR 分析显示, *StAN1b* 在薯皮、叶和芽中表达水平较高,而在薯肉中不表达。Li^[75]从‘ Chieftain ’马铃薯中克隆出编码转录因子 WD40 的 *StAN11*, 该片段包含 4 段 WD 重复序列,将此基因导入马铃薯品种‘ Desiree ’中,块茎颜色加深,结构基因中 *DFR* 的表达发生了上调,推测 *StAN11* 是通过调节 *DFR* 的表达来改变花色素的生成。李先平等^[57]对 MYB 的调节基因 *AN2* 和 *MTF2*, WD40 的调节基因 *AN11* 以及 bHLH 的调节基因 *AN1* 和 *JAF13* 在紫色马铃薯薯皮和薯肉的表达进行分析,发现只有 *AN2* 可能与马铃薯块茎肉色表达相关。

4 彩色马铃薯的应用前景

彩色马铃薯是马铃薯家族中一类具有独特遗传特性和经济价值的特殊品种类型,在中国一些省、市开始种植和销售,其中种植面积较大的只有‘黑美人’(‘黑金刚’)、‘紫罗兰’和‘转心乌’等老品种或少量新育成的品种。随着近几年来人们对彩色食品的追捧偏爱,且彩色马铃薯市场价格与紫葡萄、蓝莓等相比更加便宜,更具价格优势,因此彩色马铃薯有望成为特色蔬菜丰富菜篮子,成为老百姓家中常见菜肴。如果能够借鉴水果玉米的育种经验,相信在马铃薯育种家的不懈努力下,生吃的“水果马铃薯”不久后也将会出现在人们的日常生活中,成为又一新型保健食品。

马铃薯主粮化在中国已经开始实行,马铃薯制品如馒头、面条等已投放市场,中国马铃薯产

业也在蓬勃发展,越来越多的人群接受了这种新式主粮,而彩色马铃薯馒头、面条因其鲜艳的色泽和丰富的营养将会被更多的人青睐。国外早已开发出了具有天然色彩的薯片、薯泥、薯粉、薯饮料等特色商品。这些特色彩色马铃薯制品具有广阔的市场空间,拓展了彩色马铃薯的经济价值。另外,彩色马铃薯花色素是天然植物源色素,最有希望代替合成色素和其他天然色素,在食品、化妆品、保健品和医药等领域广泛开发应用。

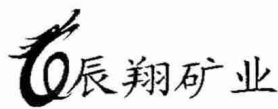
[参 考 文 献]

- [1] Spooner D M, Mclean K, Ramsay G, *et al.* A single domestication for potato based on multilocus amplified fragment length polymorphism genotyping [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(41): 14694-14699.
- [2] 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.
- [3] 郭赵娟, 吴焕章. 彩色马铃薯营养价值与主要品种 [J]. *现代农业科技*, 2008(17): 107.
- [4] Andre C M, Schafleitner R, Guignard C, *et al.* Modification of the health-promoting value of potato tubers field grown under drought stress: emphasis on dietary antioxidant and glycoalkaloid contents in five native andean cultivars (*Solanum tuberosum* L.) [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2009, 57(2): 599-609.
- [5] Castañeda-Ovando A, Pacheco-Hernández MDL, Páez-Hernández M E, *et al.* Chemical studies of anthocyanins: A review [J]. *Food Chemistry*, 2009, 113(4): 859-871.
- [6] 苏梅. 秘鲁彩色土豆 [J]. *农产品市场周刊*, 2011(4): 32-33.
- [7] Chmielewska Z. Sur les colorants des pommes de terre violette 'Negresse' [J]. *Bull Soc Chim*, 1936(5): 1575-1588.
- [8] Hernández-Briones A, Velázquez G, Vázquez M, *et al.* Effects of adding fish gelatin on Alaska pollock surimi gels [J]. *Food Hydrocolloids*, 2009, 23(8): 2446-2449.
- [9] Burton W G. The potato [M]. New York: John Wiley and Sons Inc, 1989.
- [10] 张静, 郭华春, 姚春雪. 11 个云南地方马铃薯品种块茎的花色苷含量及其分布 [M]//屈冬玉, 陈伊里. 马铃薯产业与粮食安全. 哈尔滨: 哈尔滨地图出版社, 2009.
- [11] Jansen G, Flamme W. Coloured potatoes (*Solanum tuberosum* L.) -

- anthocyanin content and tuber quality [J]. Genetic Resources and Crop Evolution, 2006, 53(7): 1321–1331.
- [12] Reyes L F, Miller J C, Cisneros-Zevallos L. Antioxidant capacity, anthocyanins and total phenolics in purple- and red- fleshed potato (*Solanum tuberosum* L.) genotypes [J]. American Journal of Potato Research, 2005, 82(4): 271–277.
- [13] Kosieradzka I, Borucki W, Matysiak-Kata I, *et al.* Transgenic potato tubers as a source of phenolic compounds. Localization of anthocyanins in the peridermis [J]. Journal of Animal and Feed Sciences, 2004, 13(1): 87–92.
- [14] Hondo T, Yoshida K, Nakagawa A, *et al.* Structural basis of blue-color development in flower petals from *Commelina communis* [J]. Nature, 1992, 358(6386): 515–518.
- [15] Martin C, Prescott A, Mackay S, *et al.* Control of anthocyanin biosynthesis in flowers of *Antirrhinum majus* [J]. Plant Journal, 1991, 1(1): 37–49.
- [16] Davies A J, Mazza G. Copigmentation of simple and acylated anthocyanins with colorless phenolic compounds [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2002, 41(5): 716–720.
- [17] Strack D, Busch E, Klein E. Anthocyanin patterns in European orchids and their taxonomic and phylogenetic relevance [J]. Phytochemistry, 1989, 28(8): 2127–2139.
- [18] Ananga A, Georgiev V, Tsovalova V. Manipulation and engineering of metabolic and biosynthetic pathway of plant polyphenols [J]. Current Pharmaceutical Design. 2013, 19(34): 6186–6206.
- [19] Jrl L C, Lancaster J E, Conner A J. Light regulation of anthocyanin, flavonoid and phenolic acid biosynthesis in potato minitubers *in vitro* [J]. Functional Plant Biology, 1998, 25(8): 915–922.
- [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] Eichhorn S, Winterhalter P. Anthocyanins from pigmented potato (*Solanum tuberosum* L.) varieties [J]. Food Research International, 2005, 38(8–9): 943–948.
- [22] Naito K, Umemura Y, Mori M, *et al.* Acylated pelargonidin glycosides from a red potato [J]. Phytochemistry, 1998, 47(1): 109–112.
- [23] Pęksa A, Kita A, Kułakowska K, *et al.* The quality of protein of coloured fleshed potatoes [J]. Food Chemistry, 2013, 141(3): 2960–2966.
- [24] Rodriguez-Saona L E, Giusti M M, Wrolstad R E. Anthocyanin pigment composition of red-fleshed potatoes [J]. Journal of Food Science, 1998, 63(3): 458, 465.
- [25] 卢其能, 杨清. 马铃薯花色苷种类含量和稳定性初步研究 [J]. 安徽农业科学, 2007, 35(16): 4811–4813.
- [26] 罗弦, 杨雄, 苏跃, 等. 彩色马铃薯品种块茎花色苷 HPLC-MS 分析 [J]. 种子, 2013, 32(7): 30–34.
- [27] Hillebrand S, Heike B, Bullet N, *et al.* Isolation and characterization of anthocyanins from blue-fleshed potatoes (*Solanum tuberosum* L.) [J]. Food, 2009(s1): 15–20.
- [28] Burmeister A, Bondiek S, Apel L, *et al.* Comparison of carotenoid and anthocyanin profiles of raw and boiled *Solanum tuberosum* and *Solanum phureja* tubers [J]. Journal of Food Composition and Analysis, 2011, 24(6): 865–872.
- [29] Lachman J, Hamouz K, Orsák M, *et al.* The influence of flesh colour and growing locality on polyphenolic content and antioxidant activity in potatoes [J]. Scientia Horticulturae, 2008, 117(2): 109–114.
- [30] Brown C R, Durst R W, Wrolstad R, *et al.* Variability of phytonutrient content of potato in relation to growing location and cooking method [J]. Potato Research, 2008, 51(3–4): 259–270.
- [31] Rodriguez-Saona L E, Wrolstad R E. Influence of potato composition on chip color quality [J]. American Journal of Potato Research, 1997, 74(2): 87–106.
- [32] Kong J M, Chia L S, Goh N K, *et al.* Analysis and biological activities of anthocyanins [J]. Phytochemistry, 2003, 64(5): 923–933.
- [33] Silva S, Costa E, Calhau C, *et al.* Anthocyanin extraction from plant tissues: a review [J]. Critical Reviews in Food Science and Nutrition, 2015: 262–275.
- [34] Harborne J B. Plant polyphenols. 1. Anthocyanin production in the cultivated potato [J]. Biochemical Journal, 1960, 74(part 2): 262–269.
- [35] Mathisen E, Diallo D, Andersen O M, *et al.* Antioxidants from the bark of *Burkea africana*, an African medicinal plant [J]. Phytotherapy Research, 2002, 16(2): 148–153.
- [36] Han K H, Shimada K, Sekikawa M, *et al.* Anthocyanin-rich red potato flakes affect serum lipid peroxidation and hepatic SOD mRNA level in rats [J]. Bioscience Biotechnology and Biochemistry, 2007, 71(5): 1356–1359.

- [37] 童丹, 杨声, 韩黎明, 等. 定西地产“黑美人”马铃薯中花青素提取工艺研究 [J]. 甘肃高师学报, 2015, 20(5): 50–52.
- [38] 杨玲, 刘利军, 赵永莉. 不同提取剂对紫罗兰马铃薯花青素提取含量的影响 [J]. 石油化工应用, 2008, 27(5): 7–9.
- [39] 刘建垒, 房岩强, 刘聪, 等. 紫色马铃薯花色苷的提取及性质研究 [J]. 食品与发酵工业, 2009, 35(7): 179–182.
- [40] 代小梅, 高梦, 姜丽. 紫甘薯花色苷粗提物的抗氧化性特性研究 [J]. 农产品加工, 2015(21): 12–15.
- [41] Lachman J, Hamouz K, Orsák M, *et al.* Impact of selected factors – Cultivar, storage, cooking and baking on the content of anthocyanins in coloured– flesh potatoes [J]. Food Chemistry, 2012, 133(4): 1107–1116.
- [42] Mane S, Bremner D H, Tziboula– Clarke A, *et al.* Effect of ultrasound on the extraction of total anthocyanins from Purple Majesty potato [J]. Ultrasonics Sonochemistry, 2015, 27: 509–514.
- [43] 崔倩. 紫马铃薯花色苷的提取纯化和结构鉴定 [D]. 杭州: 浙江大学, 2011.
- [44] 倪勤学, 高前欣, 霍艳荣, 等. 微波辅助提取紫马铃薯花色苷及其稳定性的研究 [J]. 食品科技, 2011, 36(4): 170–175.
- [45] 闫秋丽, 朱诗优, 杨鑫鑫, 等. 花青素提取、纯化及稳态化技术研究进展 [J]. 食品科技, 2011, 36(10): 219–222.
- [46] 廉玉姬, 夏霖, 林光哲. 紫色马铃薯 Bora valley 花青素的提取与含量的测定 [J]. 临沂师范学院学报, 2009, 31(6): 85–88.
- [47] Puértolas E, Cregenzán O, Luengo E, *et al.* Pulsed– electric– field– assisted extraction of anthocyanins from purple– fleshed potato [J]. Food Chemistry, 2013, 136(3–4): 1330–1336.
- [48] Cardoso L C, Serrano C M, Quintero E T, *et al.* High pressure extraction of antioxidants from *Solanum stenotomun* peel [J]. Molecules, 2013, 18(3): 3137–3151.
- [49] Bartel B, Matsuda S P. Plant biology. Seeing red [J]. Science, 2003, 299(5605): 352–353.
- [50] Holton T A, Cornish E C. Genetics and biochemistry of anthocyanin biosynthesis [J]. Plant Cell, 1995, 7(7): 1071–1083.
- [51] Xu X, Pan S, Cheng S, *et al.* Genome sequence and analysis of the tuber crop potato [J]. Nature, 2011, 475(7355): 189–195.
- [52] Liu Y, Lin W K, Deng C, *et al.* Comparative transcriptome analysis of white and purple potato to identify genes involved in anthocyanin biosynthesis [J]. Plos One, 2015, 10(6): 20–27.
- [53] Jung C S, Griffiths H M, Jong D M D, *et al.* The potato *P* locus codes for flavonoid 3',5'– hydroxylase [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2005, 110(2): 269–275.
- [54] Keifenheim D L, Smith A G, Tong C B S. Cloning and accumulation of anthocyanin biosynthesis genes in developing tubers [J]. American Journal of Potato Research, 2006, 83(3): 233–239.
- [55] Payyavula R S, Singh R K, Navarre D A. Transcription factors, sucrose, and sucrose metabolic genes interact to regulate potato phenylpropanoid metabolism [J]. Journal of Experimental Botany, 2013, 64(16): 5115–5131.
- [56] 关巍, 石瑛, 王凤义. 彩色马铃薯 PAL 活性与花色苷积累的相关性研究 [J]. 吉林农业科学, 2014, 39(1): 74–79.
- [57] 李先平, 王冬冬, 陈秀华, 等. 花青素合成途径关键酶基因在彩色马铃薯块茎中的表达分析 [J]. 西南农业学报, 2015, 28(5): 1888–1894.
- [58] 胡朝阳, 周友凤, 龚一富, 等. 紫色马铃薯查尔酮合成酶基因 (*CHS*) 的克隆及分析 [J]. 中国农业科学, 2012, 45(5): 832–839.
- [59] Lu Q N, Yang Q. cDNA cloning and expression of anthocyanin biosynthetic genes in wild potato (*Solanum pinnatisectum*) [J]. African Journal of Biotechnology, 2006, 5(10): 811–818.
- [60] Momose M, Abe Y, Ozeki Y. Miniature inverted–repeat transposable elements of stowaway are active in potato [J]. Genetics, 2010, 186(1): 59–66.
- [61] 卢其能, 杨清, 沈春修. 马铃薯类黄酮–3–O–葡萄糖基化酶基因的克隆与表达分析 [J]. 华北农学报, 2009, 24(4): 11–16.
- [62] Wei Q, Wang Q Y, Feng Z H, *et al.* Increased accumulation of anthocyanins in transgenic potato tubers by overexpressing the *3GT* gene [J]. Plant Biotechnology Reports, 2012, 6(1): 69–75.
- [63] Kamil K, Michal S, Anna K, *et al.* Transgenic potato plants with overexpression of dihydroflavonol reductase can serve as efficient nutrition sources [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2013, 61(27): 6743–6753.
- [64] Ramsay N A, Glover B J. MYB–bHLH–WD40 protein complex and the evolution of cellular diversity [J]. Trends in Plant Science, 2005, 10(2): 63–70.
- [65] Drabsch Y, Hugo H, Rui Z, *et al.* Mechanism of and requirement for estrogen– regulated MYB expression in estrogen– receptor– positive breast cancer cells [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, 104(34): 13762–13767.
- [66] Tohge T, Nishiyama Y, Hirai M Y, *et al.* Functional genomics by integrated analysis of metabolome and transcriptome of *Arabidopsis* plants over– expressing an MYB transcription factor [J]. Plant

- Journal, 2005, 42(2): 218-235.
- [67] Cominelli E, Sala T, Calvi D, *et al.* Over-expression of the *Arabidopsis AtMYB41* gene alters cell expansion and leaf surface permeability [J]. Plant Journal, 2008, 53(1): 53-64.
- [68] 黄艳岚. 马铃薯花青素转录激活基因的克隆与序列分析 [D]. 海口: 华南热带农业大学, 2006.
- [69] 黄艳岚, 刘仕芸, 张树珍, 等. 马铃薯花青素转录激活基因 (*stmyc*) 的克隆及表达分析 [J]. 农业生物技术学报, 2009, 17(5): 941-942.
- [70] 刘仕芸. 马铃薯花青素候选转录激活基因的克隆与分析 [D]. 海口: 华南热带农业大学, 2007.
- [71] Jung C S, Griffiths H M, Jong D M D, *et al.* The potato developer (D) locus encodes an R2R3 MYB transcription factor that regulates expression of multiple anthocyanin structural genes in tuber skin [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2009, 120(1): 45-57.
- [72] 邢铮. 马铃薯基因 *SlR2R3-MYB1* 的克隆与功能分析 [D]. 长沙: 湖南农业大学, 2014.
- [73] Taihelen H, Goyer C, Murphyagnes M. Potato MYB and bHLH transcription factors associated with anthocyanin intensity and common scab resistance [J]. Botany-botanique, 2013, 91(10): 722-730.
- [74] 李旺. 马铃薯花色苷生物合成调控基因 *SlAN11* 和 *SlAN1b* 分离与分析 [D]. 南京: 南京农业大学, 2013.
- [75] Li S. Transcriptional control of flavonoid biosynthesis: Fine-tuning of the MYB-bHLH-WD40 (MBW) complex [J]. Plant Signaling and Behavior, 2014, 8(12): 27522.



辰翔矿业有限公司

专业生产马铃薯育种——膨胀蛭石

河北灵寿县辰翔矿业有限公司位于河北省石家庄市灵寿县，是一家专业生产蛭石片、膨胀蛭石、珍珠岩的企业，已有30多年的发展历史。辰翔公司根据马铃薯育种特点，研发了育种专用膨胀蛭石。本公司生产的马铃薯专用膨胀蛭石性价比高，已在国内十几家马铃薯育种公司应用，并得到一致好评。本公司蛭石产品型号齐全，也可根据客户需求订制生产。

如果您对我们的产品感兴趣，欢迎致电联系，索要资料、样品。

联系人：薛 刚 15613123526、15833992815

地 址：河北省石家庄市灵寿县燕川工业区

电 话：0311-82616100 (传真)