

茄子紫色形成的分子研究进展

张 映, 赵悦琪, 陈钰辉, 连 勇, 刘富中*

(中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 农业部园艺作物生物学与种质创制重点实验室, 北京 100081)

摘 要: 对茄子花青苷的种类和功能、影响茄子各组织紫色形成和花青苷积累的关联位点、以及茄子花青苷合成的结构基因和调控基因进行总结, 为解析茄子紫色形成的分子机制提供参考。

关键词: 茄子; 花青苷; 基因定位; 基因克隆; 表达分析

中图分类号: S 641.1

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2019) 09-1779-18

Progress in Molecular Research on Purple Formation of Eggplant

ZHANG Ying, ZHAO Yueqi, CHEN Yuhui, LIAN Yong, and LIU Fuzhong*

(*Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences; Key Laboratory of Biological and Genetic Improvement of Horticultural Crops, Ministry of Agriculture, Beijing 100081, China*)

Abstract: This paper presents a view on the types and functions of anthocyanin in eggplant, association locus of purple formation and anthocyanin accumulation in eggplant tissues, and the structural and regulatory genes of eggplant anthocyanin synthesis. This paper provides a reference for analyzing the molecular mechanism of purple formation in eggplant.

Keywords: eggplant; anthocyanin; gene mapping; gene cloning; expression analysis

茄子 (*Solanum melongena* L.) 在中国南北方普遍栽培, 但不同地域消费者对果皮颜色的要求差异很大。现有商品茄子中果皮主要是紫黑色和紫红色, 少部分为绿色(连勇 等, 2017; 马兆红, 2017); 果萼主要有紫色和绿色; 部分品种的花瓣、叶片、叶脉和茎也呈现出一定的紫色。果皮和萼片的颜色和均匀程度直接影响茄子果实的商品价值, 另外叶片和茎等营养组织的紫色形成关系到植株对光照、温度等环境条件的适应性 (Jiang et al., 2016a) 以及作为农作物副产品的资源化开发利用 (提取抗氧化物质花青苷)。因此, 茄子紫色相关研究一直以来都是研究热点。本文对近年来茄子中鉴定出的花青苷类代谢产物、筛选和克隆的紫色相关基因、定位的茄子紫色相关 QTLs 位点以及开发的茄子颜色连锁标记进行综述, 以期对茄子紫色形成机制的解析和新品种的选育提供参考。

1 影响茄子紫色的代谢产物和功能

茄子各器官呈现不同类型和强度的紫色与花青苷的种类和浓度有关。花青苷是植物体内的一类

收稿日期: 2019-07-09; **修回日期:** 2019-08-12

基金项目: 中国农业科学院蔬菜花卉研究所基本科研业务费专项项目 (IVF-BEF2018008); 国家自然科学基金项目 (31301772); 中国农业科学院科技创新工程项目 (CAAS-ASTIP-IVFCAAS); 国家重点研发计划项目 (2016YFD0100204, 2017YFD0101901); 农业部园艺作物生物学与种质创制重点实验室项目

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: lfzcaas@126.com)

次生代谢产物。花青苷的合成是以苯丙氨酸为前体在一系列结构基因编码的酶催化下完成（图 1）。

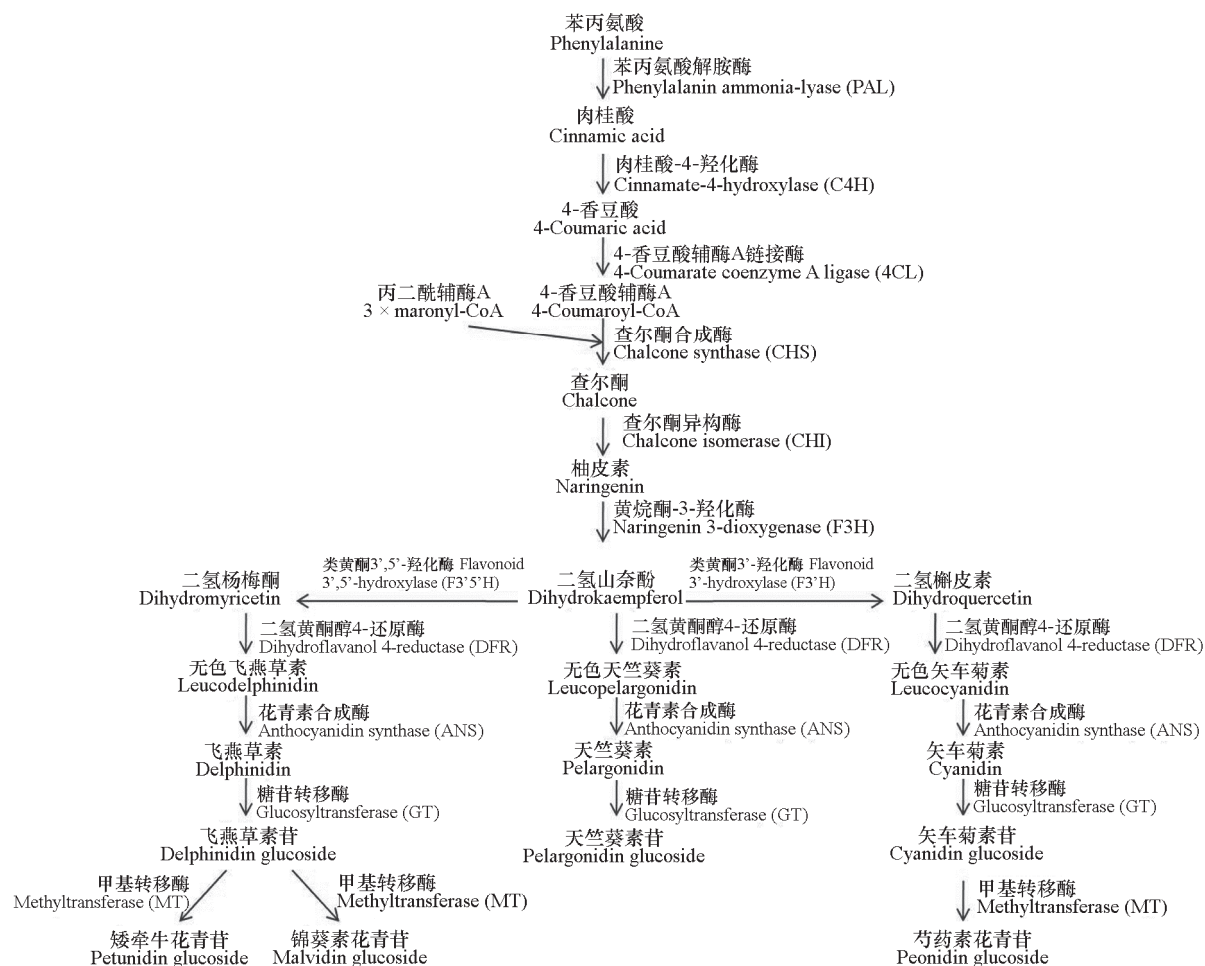


图 1 花青苷合成途径

（石少川 等，2011；葛翠莲 等，2012；刘晓芬 等，2013；王星 等，2017）。

Fig.1 Pathway of anthocyanin synthesis

花青苷的合成可分为 3 个阶段：第 1 阶段由苯丙氨酸解氨酶（PAL）催化苯丙氨酸形成肉桂酸，而后又在肉桂酸 - 4 - 羟化酶（C4H）和 4 - 香豆酰辅酶 A 连接酶（4CL）催化下形成 4 - 香豆酰辅酶 A，这一阶段是苯丙烷类代谢公共途径；第 2 阶段由 4 - 香豆酰辅酶 A 与丙二酰辅酶 A 在查尔酮合成酶（CHS）催化下形成黄色的查尔酮，查尔酮异构酶（CHI）催化查尔酮形成无色的柚皮素，即 4,5,7 - 三羟黄烷酮，这一阶段是类黄酮代谢公共阶段；第 3 阶段由柚皮素在黄烷酮 - 3 - 羟化酶（F3H）作用下转化为二氢山萘酚，二氢山萘酚也可以经类黄酮 3' - 羟化酶（F3'H）和类黄酮 3',5' - 羟化酶（F3'5'H）催化形成二氢杨梅酮和二氢槲皮素，二氢黄烷醇 - 4 - 还原酶（DFR）催化二氢山萘酚、二氢杨梅酮和二氢槲皮素还原成无色花青素，经花青素合成酶（ANS/LDOX）合成有色的花青素，最后花青素与糖形成花青苷（Forkmann, 1991；石少川 等，2011；葛翠莲 等，2012），这一阶段是花青苷合成阶段。合成花青素苷的结构基因主要受到 MYB、bHLH 和 WD40 转录因子的转录调节，这些转录因子与 1 个或多个结构基因的启动子相结合调控结构基因的表达，从而促进或抑制花青苷的合成。花青苷的合成也受环境因子的影响，环境因子通过信号传导途径调控转录因子和

关键酶基因的顺式元件相互作用实现对结构基因的转录调控 (Petroni & Tonelli, 2011; 王星 等, 2017)。至今已知的花青苷超过 550 种 (You et al., 2011), 但多数是由天竺葵色素 (pelargonidin)、矢车菊色素 (cyanidin)、飞燕草色素 (delphinidin)、芍药花色素 (peonidin)、矮牵牛色素 (petunidin)、锦葵色素 (malvidin) 等 6 种常见的花青素衍生而来。

紫色茄子中已报道的花青苷种类主要是飞燕草素 3 - (*p* - 香豆酰芸香糖苷) 5 - 葡萄糖苷 (nasunin) 和飞燕草素 3 - 芸香糖苷 (D3R); 此外, 飞燕草素 3 - 葡萄糖苷、矮牵牛素 3 - (*p* - 香豆酰鼠李糖苷) - 5 - 葡萄糖苷、飞燕草素 3 - 咖啡酰基芸香糖苷 - 5 - 葡萄糖苷也有报道 (Matsuzoe et al., 1999; Azuma et al., 2008)。茄子花青苷不仅可以使果皮和萼片呈现紫色或紫黑色, 提高其商品价值, 在吸引昆虫授粉、促进其繁殖也具有重要作用。茄子中的花青苷是有益于人体健康的物质, 其抗氧化特性已得到公认。Azuma 等 (2008) 报道在 5 种花青苷中飞燕草素 3 - 咖啡酰基芸香糖苷 - 5 - 葡萄糖苷对自由基 1,1 - 二苯基 - 2 - 苦基肼 (DPPH) 和亚油酸的清除活性最强, 其次依次为 Nasunin、矮牵牛素 - 3 - (*p* - 香豆酰鼠李糖苷) - 5 - 葡萄糖苷、飞燕草 - 3 - 葡萄糖苷和 D3R。Jing 等 (2015) 则认为飞燕草素只在 C3 位置含有糖基的衍生物消除活性氧的效果大于在 C3 和 C5 位置都含有糖基的衍生物。不同试验对不同种类花青苷抗氧化能力的结论并不一致, 可能与试验的方法、使用的氧化物不同有关, 还需进一步研究。Nasunin 不仅具有抗氧化活性 (Kimura et al., 1999; Noda et al., 2000), 还具有抗血管生成活性 (Matsubara et al., 2005) 和保护细胞 DNA 不受损伤 (Jing et al., 2015)。体外试验表明, D3R 具有抗 1 型单纯疱疹病毒活性 (Di et al., 2018)。

2 茄子紫色相关基因的筛选及克隆

2.1 花青苷合成调节基因

2.1.1 MYB 转录因子

MYB 转录因子通过与花青苷合成途径中的一个或者多个结构基因的顺式作用元件结合, 促进或抑制花青苷的合成。茄子果实中相关 MYB 基因的报道较多, 其中 *SmMYB1* (Zhang et al., 2014)、*SmMYB6* (王世界, 2016)、*Myb_C* (Stommel & Dumm, 2015) 和 *SmMYB* (邵文婷 等, 2013) 的转录表达模式与花青苷含量变化相一致, 其在紫色茄子果皮中高表达, 在白色果皮中低表达, 且 *Myb_C* 在紫茄中的表达量随着茄子的膨大含量增加, 可能与茄子的果色合成有关。刘卫等 (2017) 筛选到了在光敏型茄子套袋后的果实中表达量降低, 在非光敏型茄子套袋后的果实中表达量升高的基因 *SmMYB1*, 这种表达趋势与果皮紫色呈现情况正相关。Li 等 (2017) 通过筛选光敏型茄子见光后果皮转录组和蛋白组的差异表达基因, 筛选了 2 个促进花青苷合成的基因 *SmMYB113* 和 *SmMYB35*, 2 个抑制茄子花青苷合成的基因 *SmMYB44* 和 *SmMYB864*。Li 等 (2018) 通过比较茄子见光后不同时间的转录组序列, 获得了 18 个见光后差异表达的 MYB 类基因, 但其是否与茄子花青苷的形成有关还不能确定。现已从茄子果皮中克隆到调控茄子果皮颜色的 MYB 类基因 *SmMYB1* (Zhang et al., 2014)、*SmMyb1* (Docimo et al., 2016)、*SmMYB6* (王世界, 2016) 和 *SmMYB1* (刘卫 等, 2017) 都与茄子基因组中的 Sme2.5_05099.1_g00002.1 基因为同源基因, 其中从中国类型光敏型茄子 (Zhang et al., 2014) 和欧洲类型非光敏型茄子 (Docimo et al., 2016) 中克隆的 *SmMYB1* 编码区序列相似, 仅在编码区存在 5 个 SNP 位点, 其中两个 SNP 引起了氨基酸的非同义突变, 但烟草细胞的瞬时表达试验和转基因试验分别证明欧洲类型和中国类型茄子中的 *MYB1* 的强表达可促进合成花青苷, 使

组织或器官呈紫色,且 *SmMYB* 的 C 末端对花青苷的合成是必需的,说明光敏性状不是由此 5 个 SNP 位点引起 (Zhang et al., 2014, 2016; Docimo et al., 2016)。刘卫等 (2017) 也证明 *SmMYB1* 在光敏型和非光敏型茄子中有相同的编码区和 1 600 bp 的启动子区域,两品种间花青苷合成对光依赖性的差异是由于 *SmMYB1* 未克隆到的启动子的引起,还是调控启动子的转录因子的差异造成的,亦或者是基因序列没有差异,只是表观遗传学的改变导致了表达差异,还需进一步研究。

邵文婷等 (2013) 从茄子紫色花瓣中克隆获得的 *SmMYB* 基因序列与已报道的茄子果皮中克隆的 MYB 基因 (Sme2.5_05099.1_g00002.1) 不同。*SmMYB* 的转录表达也是在紫色茄子中的表达量高于白色茄子,在紫茄品种中在花青苷含量最高的果皮组织中转录表达量显著高于紫茄的其他组织,这种转录表达趋势与品种花青苷的含量一致。遮光处理后紫色茄子果皮中该基因表达量变化与花青素合成量变化趋势相似。推测 *SmMYB* 也是一个正向调控茄子花青素合成的 MYB 转录因子基因,但是否是主导基因还需进一步研究。

2.1.2 WD 和 bHLH

WD、bHLH 和 MYB 3 类转录因子形成复合体,调控花青苷的合成 (Gonzalez et al., 2008)。在茄子中 WD 和 bHLH 类转录因子的研究较 MYB 少。现已筛选出两个与花青苷合成趋势一致,在紫色果皮高表达的 bHLH 类转录因子 *SmTT8* (刘新宇 等, 2014) 和 *Myb_C* (Stommel & Dumm, 2015)。采用同源克隆的方法从紫茄 ‘YZ14’ 中克隆了 WD 类型基因 *SmTTG1*, bHLH 类型基因 *SmTT8*, 酵母双杂交显示 *SmTTG1* 与 *SmTT8* 有相互作用,并且 *SmTTG1* 和 *SmTT8* 都与 *SmMYB* 之间发生作用,可形成复合体 (刘新宇 等, 2014),像非洲菊和矮牵牛等一样 (Elomaa et al., 2003; Gerats & Strommer, 2008),茄子中花青苷的合成也可能受这些复合体的调控。

2.1.3 其他与花青苷调控基因互作的光受体和信号传递因子

研究者们观察到,同为紫色果皮茄子,有的果皮着色受光照影响,弱光会引起着色不良,为光敏型茄子,但有的茄子果皮着色则不受光照的影响,有无光照都能正常着色,为非光敏型。这显然是两种不同的着色机理。在光敏型紫色品种 ‘Lanshan Hexian’ 中 4 个调控基因 *SmCRY1*、*SmCRY2*、*SmHY5* 和 *SmMYB1* 的表达受光的促进;*SmCOP1* 的表达受光的抑制,是光反应的调控枢纽 (Jiang et al., 2016b)。在光敏型茄子中利用同源克隆的方法克隆了蓝光受体基因 *CRY1* (KT895427) 和 *CRY2* (KT895428) 以及花青苷合成调控的正向调控因子 *HY5* (KT895426) 和反向调控因子 *COP1* (KT895425)。根据调控基因在紫色茄皮和套袋的白色茄皮中的表达模式和酵母双杂交结果,推测在光照条件下光受体隐花色素 *CRY1* 和 *CRY2* 与 *COP1* 结合,导致 *HY5* 和 *MYB1* 为自由态,可与结构基因 *CHS* 和 *DFR* 结合,促进花青苷的合成。在黑暗条件下,*CRY1* 和 *CRY2* 不与 *COP1* 结合,*COP1* 与 *HY5* 和 *MYB1* 结合,结构基因 *CHS* 和 *DFR* 不能激活,花青苷的合成受阻 (Jiang et al., 2016b)。*COP1* 在非光敏型茄子和光敏型茄子中有相同的编码区和 397 bp 的上游非编码序列,但对光照的反应不同,说明对光照进行反应的序列不在克隆的编码区和启动子中,还需要进行进一步试验 (Jiang et al., 2016b; 刘卫 等, 2017)。Li 等 (2017) 筛选出了茄子在光照前后转录水平和蛋白水平都有差异的 *HY5*。筛选出了茄子在光照前后转录水平有变化的 102 个转录因子,3 个光受体基因 (*UVR8*、*CRY3* 和 *UVR3*) 和信号传导基因 *COP1*、2 个 *SPAs* (Li et al., 2018)。但是否直接与花青苷合成有关,需进一步探索。

2.2 花青苷合成结构基因

苯丙氨酸解氨酶 (PAL)、肉桂酸 - 4 - 羟化酶 (C4H) 和香豆酸辅酶 A 连接酶 (4CL) 是花青苷合成第一阶段的酶,催化苯丙氨酸最终形成 4 - 香豆酰辅酶 A。Docimo 等 (2016) 在欧洲类型茄

子中筛选出了在茄子紫色器官, 尤其是紫色果皮中高表达的 *SmPAL*、*SmC4H* 和 *Sm4CL*, 并同源克隆了 *SmPAL* (KT259043) 的 cDNA 序列, 与茄子基因组上的 *Sme2.5_03336.1_g00008.1* 基因有 89% 的相似性。Li 等 (2018) 在光敏型茄子中筛选出了去除套袋 4 h 后表达上调的 2 个 *SmPAL* 和 1 个 *Sm4CL*。

查尔酮合成酶 (CHS) 催化丙二酰辅酶 A 和 4 - 香豆酰辅酶 A 生成查尔酮, 形成类黄酮类物质的基本碳架结构, 是类黄酮和花青素合成的关键酶。筛选到的结构基因 *SmCHS* 的表达水平与花青苷含量正相关, 在紫茄果皮中的表达量高于白茄果皮 (Zhang et al., 2014; Stommel & Dumm, 2015)。茄子果皮中查尔酮合成酶基因表达受光照和低温的促进 (Jiang et al., 2016 a; 刘卫 等, 2017; Li et al., 2018)。克隆了查尔酮合成酶基因 (*SmCHS*, KT119427) 的开放阅读框和启动子序列, 酵母双杂交试验证明 CHS 受 MYB 和 HY5 的调控, 影响花青苷的合成 (Jiang et al., 2016a, 2016 b)。

查尔酮异构酶 (CHI) 催化查耳酮分子的环化, 在 A 环和 B 环之间形成 C 环, 将黄色的查耳酮转化成无色的柚皮素 (Naringenin)。不同茄子品种中 *SmCHI* 的表达存在差异, Zhang 等 (2014) 筛选到了在紫茄果皮中的转录表达量高于白茄果皮的结构基因 *SmCHI*。在光敏型茄子中 *SmCHI* 的表达受光照和低温的促进, 其表达模式与果皮中花青苷积累情况一致 (Jiang et al., 2016 a)。Li 等 (2017, 2018) 也筛选到了茄子果皮中见光后上调表达的 *SmCHI*。Jiang 等 (2016a, 2016b) 在茄子光敏型品种 ‘Lanshan Hexian’ 叶片中同源克隆了 *SmCHI* (KT119428) 的开放阅读框和启动子序列。

黄烷酮 - 3 - 羟化酶 (F3H) 催化柚皮素形成二氢山奈酚。Zhang 等 (2014) 筛选到了表达水平与花青苷含量正相关, 在紫茄果皮中的表达量高于白茄果皮的结构基因 *SmF3H*。*SmF3H* 表达受光照和低温的促进 (Jiang et al., 2016a)。Li 等 (2017, 2018) 在茄子果皮中也筛选到了转录表达受光照影响的 *SmF3H*。Jiang 等 (2016a, 2016b) 从茄子光敏型品种 ‘Lanshan Hexian’ 叶片中克隆了 *SmF3H* (KT159285) 的开放阅读框和启动子序列。在启动子序列区域发现了一批顺式作用元件, 包括与光响应有关的 G-Box, 与脱落酸响应有关的 ABRE, 与茉莉酸甲酯响应相关的 CGTCA-motif, 与周期相关的 circadian 和与温度相关的 HSE, 说明基因的活性受光、脱落酸、茉莉酸甲酯、光周期和温度的调节。在 *SmF3H* 的启动子上发现了 MYB 的绑定位点, 但酵母双杂交试验反应 SmMYB 和 SmF3H 不能结合, 表明该位点不受这个 MYB 类转录因子的调控 (Jiang et al., 2016b)。

类黄酮 3'羟化酶 (F3'H) 和类黄酮 3',5'羟化酶 (F3',5'H) 都属于细胞色素 P450 家族, 这两个酶可以催化类黄酮 B 环上羟基化反应。多位研究者在茄子中筛选到了转录表达量与花青苷含量变化一致的 *F3'5'H*, 其具有品种差异, 在紫果皮中的表达量高于白果皮 (Zhang et al., 2014; 王世界, 2016); 也具有组织差异, 在茄子果皮中表达量高于其它组织 (Jiang et al., 2016a); 其表达受光照和低温的促进 (Jiang et al., 2016a; 刘卫 等, 2017; Li et al., 2017, 2018)。茄子中也鉴定到了见光前后差异表达的 *F3'H*, 但其表达量有的受光照促进, 有的受光照抑制, 其与茄子花青苷的关系还不明确 (Li et al., 2017, 2018)。孙宝娟等 (2012) 根据马铃薯和矮牵牛上发表的序列设计兼并引物, 在光敏型茄子果皮中同源克隆了 *F3'H* 基因, 长度为 1 100 bp。

二氢黄酮醇 - 4 - 还原酶 (DFR) 是类黄酮类物质生物合成途径的枢纽基因, 是花青素合成分支的第 1 个关键酶, 催化黄烷酮醇转化成无色花青素。利用荧光定量和转录组分析的方法, 筛选到了表达水平与果皮颜色和花青苷含量正相关的结构基因 *SmDFR*, 其在紫茄果皮中的表达量高于白茄果皮 (李翔 等, 2011, Zhang et al., 2014; Stommel et al., 2015; 王世界 等, 2016)。DFR 的表达量也具有组织特异性。在紫色茄子品种中通常果皮是紫色最深、花青苷含量最高的部位, 花次之。通过荧光定量分析, 筛选出了在茄子果皮中表达量最高的 *SmDFR*, 花中次之 (Docimo et al., 2016;

Jiang et al., 2016a)。SmDFR 的表达受光照 (Jiang et al., 2016a; Li et al., 2017, 2018; 刘卫 等, 2017) 和低温 (Jiang et al., 2016a) 的促进。现已采用同源克隆方法从‘云南圆白茄’、‘云南紫长茄’、‘Lanshan Hexian’ 和 ‘三月茄’ 这 4 个品种中克隆了 SmDFR, 其开放阅读框都为 1 149 bp, 编码 382 个氨基酸 (李翔, 2011; Jiang et al., 2016a, 2016b; 胡德龙, 2017a)。其中 ‘云南圆白茄’ 中的 DFR 的核苷酸序列相比于 ‘云南紫长茄’ 的有两个位点的突变, 核苷酸序列 632 位的突变为同义突变, 792 位的突变为错义突变, 使得 DFR 氨基酸序列在 236 位由赖氨酸变为谷氨酸, DFR 的表达量在 ‘云南紫长茄’ 的所有紫色组织中显著大于 ‘云南圆白茄’; Southern 杂交显示, DFR 融合蛋白对于二氢杨梅素的活性均大于二氢槲皮素和二氢山奈酚, 这可能是导致茄子中花青素类物质主要是飞燕草素衍生物的原因之一, 同时 ‘云南紫长茄’ 中的 DFR 融合蛋白对二氢杨梅素的活性明显大于 ‘云南圆白茄’, 这可能是其花青苷含量高的原因, 这些结果表明, DFR 可能是造成茄子花青素差异的关键基因 (李翔, 2011)。从茄子光敏型品种 ‘Lanshan Hexian’ 叶片中同源克隆了 SmDFR 的编码区 (KT119429) 和启动子序列 (Jiang et al., 2016a, 2016b), 在启动子序列区域发现了一批顺式作用元件, 包括与光响应有关的 G-Box, 与脱落酸响应有关的 ABRE, 与茉莉酸甲酯响应相关的 CGTCA-motif, 与周期相关的 circadian 和与生长素有关的 TG, 说明这个基因的活性受光、脱落酸、茉莉酸甲酯、光周期和生长素的调节。其中 G-Box 是 HY5 的绑定位点, 且 SmDFR 的启动子上都发现了 MYB 的绑定位点。酵母双杂交试验证明, SmDFR 受 MYB 和 HY5 的调控, 影响花青苷的合成 (Jiang et al., 2016b)。

花青素合成酶 (ANS/LODX) 催化无色的花青素形成有色花青素。比较不同果色茄子品种, 筛选到了表达水平与花青苷含量正相关, 在紫茄果皮中的表达量高于白茄果皮的结构基因 SmANS (Zhang et al., 2014; Stommel & Dumm, 2015)。分析不同组织器官中 ANS 的表达情况, 筛选到了在花青苷含量高的果皮中高表达的 SmANS (Docimo et al., 2016; Jiang et al., 2016a)。SmANS 在茄子果皮中的表达受光照和低温的促进 (Jiang et al., 2016a)。Li 等 (2017, 2018) 也证实了光照对果皮中 ANS/LODX 基因表达的影响, 筛选到了两个见光后表达量先升高后降低的 ANS/LODX 基因。为了研究 ANS 基因序列的作用模式, 从非光敏型茄子 ‘Lunga Napoletana’ (Docimo et al., 2016) 和光敏型茄子 ‘Lanshan Hexian’ (Jiang et al., 2016b) 中都克隆了 SmANS 的启动子序列, 两个品种的 ANS 启动子上都含有生长素响应原件、光周期响应原件、胁迫响应原件和植物激素响应原件; 在光敏型品种中还发现了与光响应有关的 G-Box。G-Box 可以是 HY5 的绑定位点, 这也许是光敏型品种花青苷的合成受光的影响有关的原因之一, 但还需后续试验验证。

糖苷转移酶 (GT) 种类繁多, 可催化花青素第 3、5 位的糖基化, 使不稳定的花青素转变为稳定的花青素苷。筛选到了表达水平与花青苷含量呈正相关、在紫茄果皮中表达量高于白茄果皮的糖苷转移酶基因 Sm3GT (Zhang et al., 2014)、Sm5GT (李翔, 2011)、SmF3GT 和 Sm5GT (王世界, 2016)。茄子中糖苷转移酶的表达也受光照的促进, 筛选到了见光后在转录水平都有差异的 3 个 3GT, 其中两个在蛋白水平也有差异 (Li et al., 2017), 这两个中的 1 个表达既有品种特异性, 也受光照的影响 (王世界, 2016; Li et al., 2017, 2018)。孙宝娟等 (2012) 根据马铃薯和矮牵牛上发表的序列设计兼并引物, 同源克隆了茄子果皮中花青素合成基因 3GT 的 cDNA, 长度为 1 328 bp。李翔 (2011) 利用 RACE 的方法克隆了 Sm5GT 的 cDNA, 推导氨基酸序列具有典型的 5GT 底物结合基序。Sm5GT 在 ‘云南紫长茄’ 和 ‘云南圆白茄’ 中的所有检测组织中都有表达, 但在前者的紫色花瓣和商品果紫色果皮中的表达量略大于后者。这个结果表明 Sm5GT 可能具有较广泛的底物, 不仅仅催化花青素的糖苷转移, 也可能催化其他代谢产物的糖苷化作用。根据李翔 (2011) 发表的 Sm5GT

序列设计引物, 在‘三月茄’中也克隆了 *Sm5GT* 的编码区序列, 其长 1 413 bp, 编码 470 个氨基酸 (胡德龙, 2017b)。

3 茄子不同部位紫色相关基因的定位和分子标记的开发

3.1 果皮

茄子果皮的紫色或紫黑色是由多基因控制的数量性状。至今为止只筛选出了 1 个与茄子紫黑色果皮和紫红色果皮相关的 AFLP 共显性标记 E10M19, 在紫黑果皮和紫红果皮茄子中特异性片段长度分别为 108 和 107 bp, 为发生插入/缺失突变的同源序列 (廖毅 等, 2009)。其他相关研究都处于定位到相关位点或相关区段的水平。

现有研究对于控制果皮颜色 QTL 定位采用的表型性状除果皮颜色外, 还有花青苷的有无、花青

表 1 控制果皮颜色/花青苷的关联位点汇总表
Table 1 A summary of phenotype/genotype associations locus of peel color or anthocyanin

| 性状 Character | 连锁群/染色体 Linkage group/ chromosome | QTL/关联位点 QTL/association group | 位置/cM Position | 标记 Marker | 贡献率/% PVE | 参考文献 Reference |
|---|---|-----------------------------------|-------------------|-------------------|--------------|-----------------------|
| 果皮颜色 Fruit color | E01 | fap | | emf21P02 | 11.70 | Ge et al., 2013 |
| | | E01.2 | 110.780 | 27031_PstI_L365 | 7.00 | Cericola et al., 2014 |
| | LG3 | fai3.1 | | ME5EM8- ME5ODD47 | 6.58 | 李怀志, 2011 |
| | E05 | fap | | emg21I10 | 8.50 | Ge et al., 2013 |
| | | E05.1 | 100.270 | 25776_PstI_L386 | 11.00 | Cericola et al., 2014 |
| | | FrucolE05.ML | 75.304 | 3311_PstI_L361 | 56.30 | Toppino et al., 2016 |
| | | frucolE05.MT | 75.304 | 3311_PstI_L361 | 69.90 | Toppino et al., 2016 |
| | E07 | E07.1 | 15.660 | 34571_PstI_L286 | 6.00 | Cericola et al., 2014 |
| | E08 | fc8.1.NY | | TG510-CT148 | 28.00 | Doganlar et al., 2002 |
| | | FrucolE08.ML | 29.190 | 35002_PstI_L402 | 5.50 | Toppino et al., 2016 |
| | E10 | fc10.1.NY | | CT99-CT240-TG285 | 76.00 | Doganlar et al., 2002 |
| | | fc10.1.FR | | CT99-CT240-TG285 | 81.00 | Doganlar et al., 2002 |
| | | E10.2 | 64.210 | 19381_PstI_L396 | 10.00 | Cericola et al., 2014 |
| | | | 69.130 | 35442_PstI_L404 | 22.00 | Cericola et al., 2014 |
| | | | 69.390 | 19126_PstI_L349 | 10.00 | Cericola et al., 2014 |
| | | E10.3 | 128.300 | 3382_PstI_L285 | 6.00 | Cericola et al., 2014 |
| | | | 128.340 | 19601_PstI_L364 | 6.00 | Cericola et al., 2014 |
| | | | 128.550 | 33571_PstI_L387 | 6.00 | Cericola et al., 2014 |
| | E11 | E11.1 | 68.040 | 36033_PstI_L358 | 17.00 | Cericola et al., 2014 |
| | LG7 | Fruit color | | eAEM64a | 25.80 | Nunome et al., 2001 |
| | | | | eAEM26b | 27.30 | Nunome et al., 2001 |
| 果皮花青苷有无 Fruit anthocyanin presence | LG7 | fai7.1 | | m50e40- ME7ODD20 | 5.29 | 李怀志, 2011 |
| | E10 | fap10.1.NY | | CT100-CT240-CT20 | 86.00 | Doganlar et al., 2002 |
| | | fap10.1.FR | | CT100-CT240-TG285 | 93.00 | Doganlar et al., 2002 |
| | | fap10.1 | 106.400 | C2At3g08760 | 87.00 | Frary et al., 2014 |
| | | fap10.2 | 109.800 | TG233-CT240 | 100.00 | Frary et al., 2014 |
| 果皮花青苷强度 Fruit anthocyanin intensity | E01 | fai1.1.NY | | TG607-TG83 | 34.00 | Doganlar et al., 2002 |
| | E10 | fai10.1.NY | | CT242-TG241 | 42.00 | Doganlar et al., 2002 |
| | E11 | fai11.1 | 123.700 | CT175 | 69.00 | Frary et al., 2014 |
| | E12 | fai12.1 | | CT79 | 48.00 | Doganlar et al., 2002 |
| | E12 | fai12.1 | 0.200 | CT79-T0076 | 86.00 | Frary et al., 2014 |
| | LG13 | Fai13.1 | | E5M9B ~ emb01e03 | 12.80 | 张环宇和李烨, 2018 |
| 果皮花青苷 D3R | E05 | D3RE05.M | 75.304 | 3311_PstI_L361 | 49.70 | Toppino et al., 2016 |
| | | D3RE05.MT | 75.304 | 3311_PstI_L361 | 52.00 | Toppino et al., 2016 |
| 果皮花青苷 Nasunin | E05 | NasE05.ML | 75.304 | 3311_PstI_L361 | 28.00 | Toppino et al., 2016 |
| | | NasE05.MT | 75.304 | 3311_PstI_L361 | 28.40 | Toppino et al., 2016 |

苷的强度、花青苷 D3R 和 Nasunin。如表 1 所示, 现已定位了 15 个果皮颜色相关的 QTL 位点(Nunome et al., 2001; Doganlar et al., 2002; 李怀志, 2011; Ge et al., 2013; Cericola et al., 2014; Toppino et al., 2016), 其中 9 个 QTL 位点的贡献率大于 10%, 是主效 QTL 位点, 第 5 染色体上的位点 FrucolE05 和第 10 染色体上的位点 fap10.1 的贡献率最高, 且第 5 染色体的 FrucolE05 也与果皮花青苷的 D3R 和 Nasunin 的合成有关, 第 10 染色体的 fap10.1 与花青苷的有无和强度相关, 说明第 5 染色体上的关联位点与花青苷的合成的结构基因连锁, 第 10 染色体上的关联位点与花青苷的合成的调控基因连锁。

Doganlar 等(2002)和 Frary 等(2014)利用同一群体, 经过多年多点试验证明在第 10 染色体上存在与花青苷有无紧密连锁的位点 fap10.1 和 fap10.2, 贡献率都很高, 且 fap10.2 的贡献率高达 100%, 这说明其与控制花青苷有无的基因完全连锁。

研究者们定位到了 5 个控制花青苷强度的位点, 其贡献率都大于 10%, 是主效 QTL 位点, 其中以 Fail12.1 和 Fail11.1 的贡献率最高, 连锁最紧密(Doganlar et al., 2002; Frary et al., 2014)。

茄子中最主要的花青苷种类是 Nasunin 和 D3R, 利用 F₂ 遗传群体定位到了 Nasunin 和 D3R 的 QTL 位点, 此位点对 D3R 的贡献率大于 Nasunin, 根据 Toppino 等(2016)报道的结果, Nasunin 和 D3R 可能由等位基因控制。

3.2 萼片下果皮和近萼片果皮

茄子萼片下的果皮是一个比较特殊的部位, 始终被遮光。在紫果皮茄子中, 萼片下果皮的颜色有白色、绿色或紫色, 这反映了不同的茄子品系果皮着色对光的要求。相丛超等(2015)研究萼片下果皮为浅紫色和绿色的亲本杂交后代的遗传分析, 在 F₂ 群体中萼片下果皮颜色遗传符合两对具有加性-显性-上位性作用的主基因和多基因模型(E-0 模型), 并筛选出 1 个与之极显著相关的 SSR 标记 E06-5, 该标记位于 NIVTS 创建的茄子综合图谱的第 6 连锁群(表 2)。陈雪平(2015)利用萼片下果皮颜色为紫色和绿色的亲本及其 F₂ 群体, 构建由 1 782 个 SLAF 标签组成 12 个连锁群的遗传图谱, 在第 6 连锁群上, 检测到 3 个与萼下果色相关的 QTL, 命名为 cuc6.1、cuc6.2 和 cuc6.3, 位于第 6 连锁群的标记 Marker1661695 ~ Marker591764 区间, 为 4.1 cM, 3 个 OTL 标记区间大小在 1.1 ~ 3.0 之间。该组 QTL 的贡献率均在 10%以上, 表现为主效 QTL(表 2)。Toppino 等(2016)定位到了 2 个影响萼片下果皮颜色的 QTL, 第 10 染色体上的主效 QTL(UndcalE10)在 ML 和 MT 两地的试验中分别可以解释 77.00%和 82.50%的贡献率, 第 5 染色体上的主效 QTL(UndcalE5)则都可以解释 13.80%的贡献率(表 2)。

表 2 控制茄子萼片下果皮颜色关联位点汇总表
Table 2 A summary of phenotype/genotype associations locus of undercalyx color

| 连锁群/染色体 Linkage group/ chromosome | QTL 位点/关联位点 QTL/association group | 位置/cM Position | 标记 Marker | 贡献率/% PVE | 参考文献 Reference |
|---|--------------------------------------|-------------------|------------------------------|--------------|----------------------|
| LG6 | cuc6.1 | 181.504 | Marker1661695 ~ Marke1101428 | 17.03 | 陈雪平, 2015 |
| | cuc6.2 | 183.004 | Marker1516365 ~ Marker359910 | 16.35 | 陈雪平, 2015 |
| | cuc6.3 | 183.609 | Marker1101428 ~ Marker591764 | 11.97 | 陈雪平, 2015 |
| | E06-5 | 38.000 | E06-5 | | 相丛超 等, 2015 |
| E05 | UndcalE05.ML | 75.304 | 3311_PstI_L361 | 13.80 | Toppino et al., 2016 |
| | UndcalE05.MT | 75.304 | 3311_PstI_L361 | 13.80 | Toppino et al., 2016 |
| E10 | UndcalE10.ML | 69.390 | 15158_PstI_L379 | 77.00 | Toppino et al., 2016 |
| | UndcalE10.MT | 69.390 | 15158_PstI_L379 | 82.50 | Toppino et al., 2016 |
| | PnccE10.ML | 69.390 | 15158_PstI_L379 | 86.90 | Toppino et al., 2016 |
| | PnccE10.MT | 69.390 | 15158_PstI_L379 | 82.30 | Toppino et al., 2016 |

靠近萼片的果皮通常是新生出来的, 见光不多。在茄子快速生长期, 紫果皮茄子靠近萼片的果皮颜色从白到浅紫到深黑都有。Toppino 等 (2016) 在第 10 染色体定位到了 1 个控制靠近萼片果皮颜色的 QTL 位点 PnccE10, 此 QTL 在 ML 和 MT 两地的试验中的贡献率分别为 86.9%和 82.3%(表 2), 使靠近萼片的果皮颜色变紫的基因来自亲本 ‘305E40’, 这个 QTL 也影响着萼片下的果皮颜色 (UndcalE10)。

3.3 萼片

欧洲类型的茄子以绿萼片居多, 亚洲类型的茄子以紫色萼片居多。萼片颜色是数量性状, 其遗传符合两对具有加性 - 显性 - 上位性主基因和多基因模型 (E-0 模型), 茄子萼片主基因遗传率很高, 为 96.82%, 适合在育种早期进行选种 (乔军 等, 2011)。Nunome 等 (2001) 采用紫萼片和绿萼片茄子做亲本, 在 F₂ 群体中在第 7 连锁群上定位了与萼片颜色显著相关 AFLP 标记 eAEM64a 和 eAEM26b (表 3)。Barchi 等 (2012) 利用 F₂ 代群体, 分别在第 5、6、8 和 10 号染色体上定位了与萼片花青苷相关的 7 个 QTL, 其中第 10 染色体上的 calanE10 位点在 ML 和 MT 两个试验站都检测到了, 贡献率分别为 61.0%和 74.1%, 为主效位点。Cericola 等 (2014) 在 191 份材料组成的自然群体中进行全基因组关联分析, 在第 2 和第 10 染色体的 3 个染色体区段上找到了 4 个与萼片花青苷相关的 SNP 位点, 与萼片花青苷相关性最显著的是第 10 连锁群上的标记 35442_PstI_L404。综上所述, 控制茄子萼片花青苷着色的主效位点在茄子第 10 染色体上。

表 3 控制茄子萼片颜色关联位点汇总表
Table 3 A summary of phenotype/genotype associations locus of calyx color

| 连锁群/染色体 Linkage group/ chromosome | QTL/关联位点 QTL/association group | 位置/cM Position | 标记 Marker | 贡献率/% PVE | 参考文献 Reference |
|---|-----------------------------------|-------------------|-----------------|--------------|-----------------------|
| LG7 | | | eAEM64a | 64.3 | Nunome et al., 2001 |
| | | | eAEM26b | 68.1 | Nunome et al., 2001 |
| E02 | E02.1 | 58.27 | 21901_PstI_L329 | 11.0 | Cericola et al., 2014 |
| E05 | calanE05.ML | 75.30 | 3311_PstI_L361 | 8.8 | Barchi et al., 2012 |
| | calanE05.MT | 59.81 | 5093_PstI_L276 | 3.4 | Barchi et al., 2012 |
| E06 | calanE06.ML | 151.48 | 36272_PstI_L411 | 2.7 | Barchi et al., 2012 |
| | calanE06.MT | 152.13 | 30320_PstI_L251 | 2.6 | Barchi et al., 2012 |
| E08 | calanE08.ML | 27.53 | CSM4 | 3.4 | Barchi et al., 2012 |
| E10 | calanE10.ML | 68.92 | 1891_PstI_L363 | 61.0 | Barchi et al., 2012 |
| | calanE10.MT | 68.92 | 1891_PstI_L363 | 74.1 | Barchi et al., 2012 |
| | E10.1 | 6.25 | 31763_PstI_L370 | 8.0 | Cericola et al., 2014 |
| | E10.2 | 69.13 | 35442_PstI_L404 | 24.0 | Cericola et al., 2014 |
| | | 69.39 | 15158_PstI_L379 | 15.0 | Cericola et al., 2014 |

3.4 果柄

栽培种茄子中果柄主要有绿色和紫色两类。Barchi 等 (2012) 用绿色果柄和紫色果柄茄子建立 F₂ 代群体, 定位到了 8 个控制果柄花青苷的 QTL 位点 (表 4), 在两个试验地点都在第 5 和第 10 染色体上检测到 QTL 位点, 第 10 染色体上的 pedanE10a 位点在两地的贡献率分别达到 76.4%和 70.7%, 是主效 QTL 位点。Cericola 等 (2014) 在 191 份材料组成的自然群体中利用 384 个已报道的 SNP 标记进行基因分型和全基因组关联分析, 筛选到 6 个与茄子果柄花青苷相关的 SNP 位点, 分布在第 5 和第 10 染色体的 3 个区段 E05.1、E10.2 和 E10.3。通过 F₂ 代群体 (Barchi et al., 2012) 和自然群体 (Cericola et al., 2014) 定位发现, 茄子第 5 和第 10 染色体上稳定地存在控制果柄花青苷的主效 QTL 位点, 且与第 10 号染色体上的标记 35442_PstI_L404 连锁的基因对果柄花青苷的影响最大。

表 4 控制茄子果柄花青苷关联位点汇总表

Table 4 A summary of phenotype/genotype associations locus of fruit peduncle anthocyanin

| 染色体 Chromosome | QTL/关联位点 QTL/association group | 位置/cM Position | 标记 Marker | 贡献率/% PVE | 参考文献 Reference |
|-------------------|-----------------------------------|-------------------|-----------------|--------------|-----------------------|
| E01 | pedanE01.ML | 118.30 | 10041_PstI_L364 | 1.50 | Barchi et al., 2012 |
| E05 | pedanE05.ML | 59.81 | 5093_PstI_L276 | 1.90 | Barchi et al., 2012 |
| | pedanE05.MT | 75.30 | 3311_PstI_L361 | 4.00 | Barchi et al., 2012 |
| | E05.1 | 87.34 | 25734_PstI_L387 | 12.00 | Cericola et al., 2014 |
| E10 | pedanE10a.ML | 69.13 | 35442_PstI_L404 | 76.40 | Barchi et al., 2012 |
| | pedanE10.MT | 69.13 | 35442_PstI_L404 | 70.70 | Barchi et al., 2012 |
| | E10.2 | 69.13 | 35442_PstI_L404 | 20.00 | Cericola et al., 2014 |
| | | 69.39 | 15158_PstI_L379 | 17.00 | Cericola et al., 2014 |
| | pedanE10b.ML | 0 | CT167 | 2.00 | Barchi et al., 2012 |
| | E10.3 | 128.30 | 3382_PstI_L285 | 7.00 | Cericola et al., 2014 |
| | | 128.34 | 19601_PstI_L364 | 7.00 | Cericola et al., 2014 |
| | | 128.55 | 33571_PstI_L387 | 7.00 | Cericola et al., 2014 |
| E12 | pedanE12a.ML | 106.73 | 14133_PstI_L316 | 2.30 | Barchi et al., 2012 |
| | pedanE12b.ML | 30.23 | C2_At1g19130 | 1.80 | Barchi et al., 2012 |

3.5 茎杆

茄子茎杆颜色在 2001 年构建第 1 张茄子遗传图谱时已被关注, Nunome 等(2001)采用紫茎和绿茎茄子做亲本, 在 F₂ 群体中, 在第 7 连锁群上定位到了与茎色相关的 AFLP 标记 eAEM64a 和 eAEM26b (表 5)。Barchi 等(2012)利用 F₂ 代群体, 在第 2、5、10 染色体上分别找到了控制茎色的 QTL 位点 steanE02、steanE05 和 steanE10, 其中 steanE05 和 steanE10 在两个试验地点 (ML 和 MT) 重复检测到稳定的 QTL 位点, 10 号染色体上的 steanE10 在两地试验的贡献率分别达到 53.6% 和 45.6%, 是主效 QTL 位点 (表 5)。Frery 等(2014)在 F₂ 群体第 6 和第 10 号染色体上定位到了控制茎色的 QTL 位点 sa6.1、sa10.1 和 sa10.2。在 191 份茄子材料组成的自然群体中进行全基因组关

表 5 控制茄子茎色的关联位点汇总表

Table 5 A summary of phenotype/genotype associations locus of steam color

| 连锁群/染色体 Linkage group/ chromosome | QTL 点/关联位点 QTL/association group | 位置/cM Position | 标记区间/连锁最紧密标记 Marker interval/nearest marker | 贡献率/% PVE | 参考文献 Reference |
|---|-------------------------------------|-------------------|--|--------------|-----------------------|
| LG7 | Steam color | | eAEM64a | 54.0 | Nunome et al., 2001 |
| | | | eAEM26b | 49.8 | Nunome et al., 2001 |
| E01 | E01.2 | 110.78 | 27031_PstI_L365 | 7.0 | Cericola et al., 2014 |
| E02 | steane02.MT | 71.05 | 29527_PstI_L459 | 4.4 | Barchi et al., 2012 |
| | E02.1 | 58.27 | 21901_PstI_L329 | 7.0 | Cericola et al., 2014 |
| E05 | steane05.ML; | 69.73 | 30269_PstI_L397 | 14.8 | Barchi et al., 2012 |
| | steane05.MT | 69.73 | 30269_PstI_L397 | 15.7 | Barchi et al., 2012 |
| | E05.1 | 94.93 | 12391_PstI_L355 | 7.0 | Cericola et al., 2014 |
| E06 | Sa6.1 | 72.80 | M47-370-34 | | Frery et al., 2014 |
| E08 | E08.1 | 1.80 | 9226_PstI_L398 | 5.0 | Cericola et al., 2014 |
| E10 | steane10.ML | 68.92 | 1891_PstI_L363 | 53.6 | Barchi et al., 2012 |
| | steane10.MT | 68.92 | 1891_PstI_L363 | 45.6 | Barchi et al., 2012 |
| | E10.2 | 69.13 | 35442_PstI_L404 | 18.0 | Cericola et al., 2014 |
| | | 69.39 | 15158_PstI_L379 | 9.0 | Cericola et al., 2014 |
| | | 69.39 | 19126_PstI_L349 | 7.0 | Cericola et al., 2014 |
| | | 70.39 | 31471_PstI_L271 | 6.0 | Cericola et al., 2014 |
| | E10.3 | 128.30 | 3382_PstI_L285 | 6.0 | Cericola et al., 2014 |
| | | 128.34 | 19601_PstI_L364 | 6.0 | Cericola et al., 2014 |
| | | 128.55 | 33571_PstI_L387 | 6.0 | Cericola et al., 2014 |
| | Sa10.1 | 109.80 | CT240 | | Frery et al., 2014 |
| | Sa10.2 | 121.20 | CT124 | | Frery et al., 2014 |

联分析, 在 1、2、5、8 和 10 染色体上找到了与茎色相关的 SNP 位点, 分布在 6 个染色体区段, 其中在第 E10.2 染色体区段的贡献率最高, 为主效区段 (Cericola et al., 2014)。综上所述, Barchi 等 (2012) 和 Cericola 等 (2014) 使用的标记基本一致, 都在茄子的 2、5 和 10 号染色体上检测到与茎色相关的位点, 其中第 10 号染色体上的位点被检测到的次数最多, 贡献率大, 尤其是 68~69 cM 附近的 SNP 位点贡献率最大, 是主效位点。因此, 利用杂交群体定位到的主效位点贡献率大, 利用自然群体筛选到的关联位点多。

3.6 叶片

部分茄子品种的叶片能合成花青苷变成局部紫色, 通常近轴面和远轴面积累花青苷的情况不一样, 近轴面更容易出现紫色, 可能这与近轴面接触阳光更多有关。最早进行叶片花青苷定位时并没有区分近轴面和远轴面, 直接用叶片近轴面颜色定义叶片颜色, 利用野生绿茄和栽培茄为亲本, 在 F₂ 群体中采用 RFLP 探针在第 2、6、9、10 连锁群上定位了 4 个与叶片紫色相关的 QTL 位点 *lla2.1*、*lla6.1*、*lla9.1* 和 *lla10.1* (表 6), 其中第 10 连锁群上 QTL 位点的贡献率 (PVE) 最高 (Doganlar et al., 2002)。Barchi 等 (2012) 也利用茄子 F₂ 代群体在第 5、6、8、10 染色体上定位了控制叶片近轴面花青苷的 QTL 位点 *adlanE05.MT*、*adlanE06.ML*、*adlanE06.MT*、*adlanE08.MT*、*adlanE10.ML* 和 *adlanE10.MT*, 在第 6、8、10 和 11 染色体上定位了控制叶片远轴面花青苷的 QTL 位点 *ablanE06.ML*、*ablanE08.MT*、*ablanE10a.ML*、*ablanE10.MT*、*ablanE10b.ML* 和 *ablanE11.ML*, 其中 QTL 位点 *adlanE10.ML*、*adlanE10.MT*、*ablanE10a.ML* 和 *ablanE10.MT* 都位于第 10 染色体上的 68~69 cM 位置, 其贡献率为 44.96%~60.60%, 是控制茄子叶片花青苷的主效 QTL 位点 (表 6)。Frery 等 (2014) 利用 F₂ 群体在第 10 染色体上定位了控制叶片花青苷的位点 *lla10.1*。Cericola 等 (2014) 对茄子自然

表 6 控制茄子叶片颜色/花青苷的关联位点汇总表
Table 6 A summary of phenotype/genotype associations locus of leaf lamina color or anthocyanin

| 染色体 Chromosome | 叶片部位 Leaf part | QTL/关联位点 QTL/association group | 位置/cM Position | 标记 Marker | 贡献率/% PVE | 参考文献 Reference | |
|-------------------|-------------------|-----------------------------------|-------------------|-------------------|-----------------|-----------------------|-----------------------|
| E01 | 近轴面 Adlan | E01.1 | 28.48 | 10532_PstI_L317 | 8.0 | Cericola et al., 2014 | |
| E02 | | E02.1 | 58.27 | 21901_PstI_L329 | 6.0 | Cericola et al., 2014 | |
| | 叶片 Lla | la2.1.NY | | ovate-orfx | 20.0 | Doganlar et al., 2002 | |
| E05 | 近轴面 Adlan | adlanE05.MT | 57.38 | 29014_PstI_L313 | 4.2 | Barchi et al., 2012 | |
| E06 | | adlanE06.ML | 151.48 | 36272_PstI_L411 | 8.0 | Barchi et al., 2012 | |
| | | adlanE06.MT | 152.12 | 30320_PstI_L251 | 4.0 | Barchi et al., 2012 | |
| | | E06.1 | 151.80 | 24985_PstI_L311 | 22.0 | Cericola et al., 2014 | |
| | 远轴面 Ablan | ablanE06.ML | 151.48 | 36272_PstI_L411 | 8.7 | Barchi et al., 2012 | |
| | 叶片 Lla | lla6.1.NY | | TG178-CT204-CT109 | 27.0 | Doganlar et al., 2002 | |
| | | lla6.1.FR | | TG240-GP89 | 22.0 | Doganlar et al., 2002 | |
| E08 | 近轴面 Adlan | adlanE08.MT | 1.14 | 27692_PstI_L417 | 3.8 | Barchi et al., 2012 | |
| | 远轴面 Ablan | ablanE08.MT | 1.14 | 27692_PstI_L417 | 6.3 | Barchi et al., 2012 | |
| E09 | 叶片 Lla | lla9.1.NY | | TG421-TG424 | 22.0 | Doganlar et al., 2002 | |
| E10 | 近轴面 Adlan | adlanE10.ML | 69.39 | 15158_PstI_L379 | 60.6 | Barchi et al., 2012 | |
| | | adlanE10.MT | 69.39 | 15158_PstI_L379 | 60.9 | | |
| | | | E10.2 | 69.13 | 35442_PstI_L404 | 11.0 | Cericola et al., 2014 |
| | | | | 69.39 | 15158_PstI_L379 | 13.0 | |
| | 远轴面 Ablan | ablanE10a.ML | 69.39 | 15158_PstI_L379 | 45.2 | Barchi et al., 2012 | |
| | | ablanE10.MT | 68.58 | 11760_PstI_L333 | 46.0 | Barchi et al., 2012 | |
| | | ablanE10b.ML | 0 | CT167 | 6.8 | Barchi et al., 2012 | |
| | | | | | | | |
| | 叶片 Lla | lla10.1.NY | | CT217-CT240-CT20 | 29.0 | Doganlar et al., 2002 | |
| | | lla10.1.FR | | CT99-CT240-TG285 | 60.0 | Doganlar et al., 2002 | |
| | | | Llla10.1 | 109.8 | TG233-TG63 | | Frary et al., 2014 |
| E11 | 近轴面 Adlan | E11.1 | 68.04 | 36033_PstI_L358 | 11.0 | Cericola et al., 2014 | |
| | 远轴面 Ablan | ablanE11.ML | 83.27 | TG370 | 4.5 | Barchi et al., 2012 | |

注: 叶片. 叶片花青苷; 近轴面. 叶片近轴面花青苷; 远轴面. 叶片远轴面花青苷。
Note: Lla. Leaf lamina anthocyanin; Adlan. Adaxial leaf lamina anthocyanin; Ablan. Abaxial leaf lamina anthocyanin.

群体进行全基因组关联分析, 在第 1、2、6、10 和 11 染色体找到上 5 个叶片近轴面花青苷相关的染色体区段, 与 6 个与 SNP 标记相关, 根据贡献率超过 10% 为主效位点的原则, 其中第 6 和第 10 染色体上的 SNP 24985_PstI_L311、35442_PstI_L404 和 15158_PstI_L379 连锁的位点的贡献率分别为 22%, 11% 和 13%, 是主效位点, 第 6 染色体上的 24985_PstI_L311 相关性最显著。通过以上报道可以看出, 在茄子的 1、2、5、6、8、9、10 和 11 染色体上都有影响茄子叶片颜色的位点, 其中第 6 染色体和第 10 染色体上的位点是稳定的主效 QTL 位点。

3.7 叶脉

茄子叶脉花青苷的有无和强度因品种不同差异很大, 且近轴面和远轴面叶脉花青苷的积累并不相同, 定位到的控制位点也不相同。Barchi 等 (2012) 利用 F₂ 代群体进行遗传定位, 在第 5 和第 10 染色体上定位到了 QTL 位点, 在第 5 染色体上定位的花青苷的重复性好, 在两个地点试验中都找到了同一个与叶脉花青苷基因相关的标记 3311_PstI_L361, 在第 10 染色体上定位的叶脉颜色的 QTL 位点 lveanE10 都在 68~69 cM 附近, 且在 ML 和 MT 两地试验中的贡献率达到 73.9% 和 77.2%, 是主效 QTL 位点 (表 7)。

表 7 控制茄子叶脉花青苷的关联位点汇总表
Table 7 A summary of phenotype/genotype associations locus of venation color or anthocyanin

| 连锁群 Linkage group | 性状 Character | QTL/关联位点 QTL/association group | 位置/cM Position | 标记 Marker | 贡献率/% PVE | 参考文献 Reference |
|----------------------|-----------------|-----------------------------------|-------------------|-----------------|--------------|-----------------------|
| E02 | 近轴面 Adlvean | adlveanE02.1 | 58.27 | 21901_PstI_L329 | 8.0 | Cericola et al., 2014 |
| E05 | 叶脉 Lvean | lveanE05.ML | 75.30 | 3311_PstI_L361 | 7.8 | Barchi et al., 2012 |
| | | lveanE05.MT | 75.30 | 3311_PstI_L361 | 5.1 | Barchi et al., 2012 |
| E10 | 近轴面 Adlvean | adlveanE05.1 | 87.34 | 25734_PstI_L387 | 7.0 | Cericola et al., 2014 |
| | 叶脉 Lvean | lveanE10.ML | 69.13 | 35442_PstI_L404 | 73.9 | Barchi et al., 2012 |
| | 叶脉 Lvean | lveanE10.MT | 68.92 | 1891_PstI_L363 | 77.2 | Barchi et al., 2012 |
| | 叶脉 Lvean | Ira10.1 | 110.5 | TG233-TG63 | | Frary et al., 2014 |
| | 近轴面 Adlvean | adlveanE10.2 | 69.13 | 35442_PstI_L404 | 20.0 | Cericola et al., 2014 |
| | | | 69.39 | 15158_PstI_L379 | 9.0 | Cericola et al., 2014 |
| | | | 69.39 | 19126_PstI_L349 | 5.0 | Cericola et al., 2014 |
| | 近轴面 Adlvean | adlveanE10.3 | 128.3 | 3382_PstI_L285 | 7.0 | Cericola et al., 2014 |
| | | | 128.34 | 19601_PstI_L364 | 7.0 | Cericola et al., 2014 |
| | | | 128.55 | 33571_PstI_L387 | 7.0 | Cericola et al., 2014 |
| | 远轴面 Ablvean | ablveanE10.2 | 69.13 | 35442_PstI_L404 | 14.0 | Cericola et al., 2014 |
| | | | 69.39 | 15158_PstI_L379 | 13.0 | Cericola et al., 2014 |
| | | | 70.39 | 31471_PstI_L271 | 7.0 | Cericola et al., 2014 |
| | 远轴面 Ablvean | ablveanE10.3 | 128.3 | 3382_PstI_L285 | 10.0 | Cericola et al., 2014 |
| | | | 128.34 | 19601_PstI_L364 | 10.0 | Cericola et al., 2014 |
| | | | 128.55 | 33571_PstI_L387 | 10.0 | Cericola et al., 2014 |
| | 远轴面 Ablvean | ablveanE11.1 | 68.04 | 36033_PstI_L358 | 7.0 | Cericola et al., 2014 |
| | | | | | | |
| E11 | 远轴面 Ablvean | adlveanE11.1 | 68.04 | 36033_PstI_L358 | 7.0 | Cericola et al., 2014 |

注: 叶脉. 叶脉花青苷; 近轴面. 近轴面叶脉花青苷; 远轴面. 远轴面叶脉花青苷。

Note: Lvean. Venation anthocyanin lvean; Adlvean. Adaxial leaf venation anthocyanin; Ablvean. Abaxial leaf venation anthocyanin.

Frary (2014) 利用 F₂ 群体在第 10 连锁群上定位到控制叶脉花青苷的 QTL 位点 Ira10.1。相对于遗传群体, 自然群体中进行全基因组分析找到的与叶脉花青苷相关的染色体区段更多。Cericola 等 (2014) 分别在第 2、5、10 和 11 染色体上找到了与叶脉花青苷相关的染色体区段, 并且对叶脉细分为近轴面叶脉 (Adlvean) 和远轴面叶脉 (Ablvean), 在近轴面叶脉找到了 9 个相关的 SNP 标记, 分布在 5 个染色体区段 (adlveanE02.1、adlveanE05.1、adlveanE10.2、adlveanE10.3 和 adlveanE11.1), 远轴面叶脉在第 10 染色体上找到了 6 个相关的 SNP 位点, 分布在两个染色体区段 (adlveanE10.2 和 adlveanE10.3)。定位到的影响近轴面叶脉花青苷的位点多于远轴面叶脉的, 但在第 10 连锁群上

定位到的位点既影响近轴面叶脉花青苷也影响远轴面叶脉花青苷。综合前人报道可以发现，影响叶脉花青苷积累的基因有多个，其中第 5 和第 10 染色体上的基因表达稳定，第 10 染色体上的 SNP 标记 35442_PstI_L404 相关性最显著，其连锁的基因是控制茄子叶脉花青苷的主效基因。

3.8 花瓣

茄子花瓣最常见的颜色是紫色，还有白色和粉色。Barchi 等（2012）利用粉花和紫花品系为亲本构建 F₂ 代群体，在第 5 和第 10 染色体上找到了控制花瓣花青苷的 QTL 位点 corcolE05 和 corcolE10，其中 corcolE05 在 ML 和 MT 两个试验站都检测到了，且其贡献率分别为 63.7%和 57.3%，是主效 QTL 位点（表 8）。Frery 等（2014）在第 5 染色体上定位到了控制花瓣颜色的 QTL 位点 ca5.1。

控制茄子花色的基因的定位是迄今为止茄子各器官和组织颜色定位研究中定位最精细的，并且已筛选出候选基因（Hirakawa et al., 2014; Chen et al., 2018）。研究者们利用白花茄子和紫花茄子构建 F₂ 群体，定位了控制茄子花瓣紫色的基因，可能由于使用材料的不同，定位结果不同。Hirakawa 等（2014）认为茄子花瓣颜色由单基因控制，紫色相对白色为显性，并将控制花瓣紫色的基因定位在第 12 染色体标记 gg9149_779 和 emxC0904 之间，推测可能由控制 MYB 转录因子的改变，导致花色改变。Chen 等（2018）将控制茄子花瓣颜色的基因定位在第 8 染色体上 InDel 标记 InDel8-11 和 CAPS 标记 Efc8-32 之间 165.6 kb 的区间，区间内有 29 个候选基因，其中 ANS 基因(Sme2.5_01638.1_g00005.1) 在白花品种中在位点 438 处有 1 个碱基突变，导致编码终止，且其在紫色花瓣中的表达量高于白色花瓣以及其他组织，因此推测此 ANS 基因是花瓣颜色的候选基因。

表 8 控制茄子花瓣颜色 关联位点汇总表
Table 8 A summary of phenotype/genotype associations locus of petal color

| 染色体 Chromosome | QTL/关联位点 QTL/association group | 位置/cM Position | 标记 Marker | 贡献率/% PVE | 参考文献 Reference |
|-------------------|-----------------------------------|-------------------|---------------------|--------------|-----------------------|
| E05 | corcolE05.ML | 75.3 | 3311_PstI_L361 | 63.70 | Barchi et al., 2012 |
| | corcolE05.MT | 75.3 | 3311_PstI_L361 | 57.30 | Barchi et al., 2012 |
| | ca5.1 | 73.3 | T0612 | | Frery et al., 2014 |
| E08 | Sme2.5_01638.1_g00005.1 | | InDel8-11- Efc8-32 | | Chen et al., 2018 |
| E10 | corcolE10.MT | 69.13 | 35442_PstI_L404 | 45.00 | Barchi et al., 2012 |
| E12 | | | gg9149_779-emxC0904 | | Hirakawa et al., 2014 |

3.9 QTL 组织多效性及其与其他茄科作物基因组比较

影响茄子各部位紫色形成的位点很多，在可进行线性对比的连锁群中（Doganlar et al., 2002; Barchi et al., 2012; Ge et al., 2013; Cericola et al., 2014; Toppino et al., 2016），将得到的影响各部位紫色形成的 QTL 位点进行横向分析，发现某些 QTL 位点能同时影响多个部位着色，具有组织多效性且贡献率大，是重要位点。除第 4 连锁群外，其他 11 条连锁群上都出现了影响茄子紫色形成的 QTL；且在第 1、2、5、6、8、9、10、11 和 12 连锁群上都出现了贡献率大于 10%的主效 QTL。多个组织紫色性状定位在第 5 和第 10 连锁群上，表明这些位点的基因具有一因多效，是控制茄子紫色的关键位点。其中在茄子第 5 连锁群 69~75 cM 的位置出现了与果皮颜色、萼片下果皮颜色、花瓣颜色、茎色、果柄花青苷、Nasunin 和 D3R 相关的 QTL，通过与番茄基因组进行比对，其与番茄染色体 T12 具有相似性，番茄基因组此区域含有与花青苷合成相关的 5GT(Vogt et al., 1999; Cericola et al., 2014)。在茄子第 10 连锁群 68~128 cM 的位置的 QTL 位点与果皮颜色、近萼片果皮颜色、萼片下果皮颜色、果皮花青苷强度、果皮花青苷的有无、萼片颜色、果柄花青苷、茎色、花瓣颜色、

叶片和叶脉颜色相关,此位置与番茄基因组 T10 的染色体同源,在番茄基因组中此区域含有与花青苷合成相关的基因 *3GT* 和两个 MYB 类型转录因子 *ANT1* 和 *AN2* (包括 *AN2a* 和 *AN2b*) (de Jong et al., 2004)。*ANT1* 可以调控花青苷合成结构基因查尔酮合成酶和二氢黄酮醇 - 4 - 还原酶,过表达可以促进花青苷在番茄果实和幼苗中的合成 (Mathews et al., 2003)。*AN2a* 与马铃薯中花青苷组织特异性表达有关,*AN2b* 则可调控花青苷在花中的表达 (van Eck et al., 1993, 1994)。

4 总结与展望

4.1 挖掘和克隆控制茄子紫色基因,解析紫色形成的分子机理

多个试验表达分析证明,茄子中花青苷合成候选结构基因 *SmCHS*、*SmCHI*、*SmF3H*、*SmF3'5'H*、*SmDFR*、*SmANS*、*Sm3GT* 和 *Sm5GT* 的表达与茄子果皮花青苷的含量正相关,整体具有品种特异性,在紫色品种果皮中高表达 (李翔, 2011; 邵文婷 等, 2013; Zhang et al., 2014; Stommel et al., 2015); 且光照促进其表达,遮光下表达量降低 (Jiang et al., 2016a, 2016b; 刘卫 等, 2017; Li et al., 2017, 2018); 但不同试验中的结构基因,如 *SmCHS*、*SmDFR* 和 *SmANS* 是不是同一个基因还没被证实,因为茄子花青苷合成途径中的每个结构基因都具有多个同源基因,如果不是同一个基因,其之间的关系如何,是主次、协同还是互补,需要进一步论证。造成茄子紫色的关键本源基因还需要进一步探索。

克隆控制茄子果色的本源基因是解析茄子果色形成机理的关键。除控制茄子花色的 *SmFAS* 外,茄子中已克隆的与花青苷合成相关的基因多是通过同源克隆的方法获得的。花青苷代谢合成途径中的每一类酶的编码基因都存在多个同源基因,在茄子基因组中都是以基因家族的形式存在;每一类酶都有多个成员,搜索茄子基因组网站 (<http://eggplant.kazusa.or.jp/>) 可知,茄子中 PAL 有 8 个, C4H 有 3 个, 4CL 有 11 个, CHS 有 7 个, CHI 有 2 个, F3H 有 13 个, F3'H 有 1 个, F3'5'H 有 5 个, DFR 有 22 个, ANS 有 7 个, UFGT 有 12 个, MYB 有 73 个, bHLH 有 135 个, WD 有 149 个。采用兼并引物同源克隆的基因,通常只是这一类基因中的一个,是否将关键基因遗漏,很难判定。此外,一些同源克隆的花青苷合成相关基因 (李翔, 2011; 邵文婷 等, 2013; 刘新宇, 2014; Zhang et al., 2014) 的功能和作用仅仅停留在生物信息学的推理阶段,没有通过突变体互补试验验证功能。生物信息学方法的推断虽然有一定的科学性,但是其结果并不一定准确,比如序列的差异度不大,但是却发挥着完全不同的功能 (Gebhardt et al., 2005, 2007)。在现有候选基因的基础上,可通过转基因、VIGS、定向诱导基因组局部突变和基因编辑等技术进一步研究候选基因与茄子紫色形成的关系,进而探索控制茄子颜色形成的调控机理。

4.2 多组学联合筛选影响茄子紫色形成基因

无论是设计同源引物定量分析表达差异 (李翔, 2011; 邵文婷 等, 2013; Zhang et al., 2014; Stommel et al., 2015; Docimo et al., 2016; Jiang et al., 2016a, 2016b), 还是全基因组分类筛选分析 (王世界, 2016), 转录组测序差异表达分析 (王世界, 2016; Li et al., 2017, 2018) 都是基于对花青苷合成相关基因的已有注释来分析茄子中是否存在与此同源的基因,并且判断其是否控制茄子花青苷的合成。进行表达水平分析的优点是如果在茄子中控制花青苷合成的关键基因与已报道的基因相同或为同源基因,则会比较快地得到研究结果,如果与已报道的基因不同则很难有超出原来结果的创新。QTL 定位则不依赖于原有基因信息,建议可以用 QTL 定位在 DNA 水平进行全面筛选,

再结合转录组、蛋白组和代谢组数据进行精细定位和作用机理解析。

4.3 开发利用茄子紫色相关分子标记

开发与茄子颜色 QTL 位点紧密连锁的分子标记, 或者是影响茄子颜色基因本身的功能标记, 通过对标记的分析来实现对不同着色情况茄子的筛选, 可提高筛选的效率和精度, 加快种质资源的创制和新品种的选育。到目前为止, 只报道了 1 个在多份材料验证过与茄子果色相关的标记, 此标记是与茄子紫黑色果皮和紫红色果皮相关的 AFLP 共显性标记 E10M19, 在紫黑果皮茄子和紫红果皮茄子中特异性片段长度分别为 108 和 107 bp, 为发生插入/缺失突变的同源序列 (廖毅 等, 2009)。早期筛选出的与茄子紫色相关的标记多为 AFLP 和 RFLP 等第一代标记 (Nunome et al., 2001; Doganlar et al., 2002; Frary et al., 2014), 标记试验步骤繁琐, 运用难度大, 成本高。随着 SNP 标记的开发和序列的释放, 以及其在茄子紫色性状定位中的成功运用 (Barchi et al., 2012; Cericola et al., 2014; Toppino et al., 2016), 大幅提高了基因检测的效率, 使得利用分子标记进行辅助筛选更加可行。现已报道的与茄子各部位紫色相关的 QTL 位点的标记在不同材料中是否适应, 也需要使用者根据自己的材料加以验证, 必要时可进一步开发或者改造。研究者们也可以利用自然群体或者遗传群体, 重新开发和定位茄子颜色相关的分子标记, 最新发表的组装到染色体水平的茄子基因组序列, 为标记的开发和定位提供了更为有力的支持 (Barchi et al., 2019)。

References

- Azuma K, Ohyama A, Ippoushi K, Ichianagi T, Takeuchi A, Saito T, Fukuoka H. 2008. Structures and antioxidant activity of anthocyanins in many accessions of eggplant and its related species. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 56 (21): 10154 – 10159.
- Barchi L, Lanteri S, Portis E, Valè G, Volante A, Pulcini L, Ciriaci T, Acciarri N, Barbierato V, Toppino L, Rotino G L. 2012. A RAD Tag Derived marker based eggplant linkage map and the location of QTLs determining anthocyanin pigmentation. *PLoS ONE*, 7 (8): e43740.
- Barchi L, Pietrella M, Venturini L, Minio A, Toppino L, Acquadro A, Andolfo G, Aprea G, Avanzato C, Bassolino L, Comino C, Molin A D, Ferrarini A, Maor L C, Portis E, Reyes-Chin-Wo S, Rinaldi R, Sala T, Scaglione D, Sonawane P, Tononi P, Almekias-Siegl E, Zago E, Ercolano M R, Aharoni A, Delledonne M, Giuliano G, Lanteri S, Rotino G L. 2019. A chromosome-anchored eggplant genome sequence reveals key events in Solanaceae evolution. *Scientific Reports*, 9 (1): 11769.
- Cericola F, Portis E, Lanteri S, Toppino L, Barchi L, Acciarri N, Pulcini L, Sala T, Rotino G L. 2014. Linkage disequilibrium and genome-wide association analysis for anthocyanin pigmentation and fruit color in eggplant. *BMC Genomics*, 15 (1): 896.
- Chen M, Xu M, Xiao Y, Cui D, Qin Y, Wu J, Wang W, Wang G. 2018. Fine mapping identifies *SmFAS* encoding an anthocyanidin synthase as a putative candidate gene for flower purple color in *Solanum melongena* L. *International Journal of Molecular Sciences*, 19 (3): 789.
- Chen Xue-ping. 2015. Study on genetic diversity and genetic linkage map construction in eggplant [Ph. D. Dissertation]. Baoding: Agricultural University of Hebei. (in Chinese)
- 陈雪平. 2015. 茄子遗传多样性研究与遗传连锁图谱构建 [博士论文]. 保定: 河北农业大学.
- de Jong W S, Eannetta N T, de Jong D M, Bodis M. 2004. Candidate gene analysis of anthocyanin pigmentation loci in the Solanaceae. *Theoretical and Applied Genetics*, 108 (3): 423 – 432.
- Di Sotto A, Di Giacomo S, Amatore D, Locatelli M, Vitalone A, Toniolo C, Rotino G L, Lo Scalzo R, Palamara A T, Marcocci M E, Nencioni L. 2018. A polyphenol rich extract from *Solanum melongena* L. DR2 peel exhibits antioxidant properties and anti-herpes simplex virus type 1 activity *in vitro*. *Molecules* (Basel, Switzerland), 23 (8): 2066.
- Docimo T, Francese G, Ruggiero A, Batelli G, de Palma M, Bassolino L, Toppino L, Rotino G L, Mennella G, Tucci M. 2016. Phenylpropanoids accumulation in eggplant fruit: characterization of biosynthetic genes and regulation by a MYB transcription factor. *Frontiers in Plant Science*, 6: 1233.

- Doganlar S, Frary A, Daunay M C, Lester R N, Tanksley S D. 2002. Conservation of gene function in the Solanaceae as revealed by comparative mapping of domestication traits in eggplant. *Genetics*, 161 (4): 1713 – 1726.
- Elomaa P, Uimari A, Mehto M, Albert V A, Laitinen R A, Teeri T H. 2003. Activation of anthocyanin biosynthesis in *Gerbera hybrida* (Asteraceae) suggests conserved protein-protein and protein-promoter interactions between the anciently diverged monocots and eudicots. *Plant Physiology*, 133 (4): 1831 – 1842.
- Frary A, Frary A, Daunay M C, Huvenaars K, Mank R, Doğanlar S. 2014. QTL hotspots in eggplant (*Solanum melongena*) detected with a high resolution map and CIM analysis. *Euphytica*, 197 (2): 211 – 228.
- Forkmann G. 1991. Flavonoids as flower pigments: the formation of the natural spectrum and its extension by genetic engineering. *Plant Breed*, 106: 1 – 26.
- Ge Cui-lian, Huang Chun-hui, Xu Xiao-biao. 2012. Research on anthocyanins biosynthesis in fruit. *Acta Horticulturae Sinica*, 39 (9): 1665 – 1664. (in Chinese)
- 葛翠莲, 黄春辉, 徐小彪. 2012. 果实花青素生物合成研究进展. *园艺学报*, 39 (9): 1665 – 1664.
- Ge H Y, Liu Y, Zhang J, Han H Q, Li H Z, Shao W T, Chen H Y. 2013. Simple sequence repeat-based association analysis of fruit traits in eggplant (*Solanum melongena*). *Genetics and Molecular Research*, 12 (4): 5651 – 5663.
- Gebhardt Y, Witte S, Forkmann G, Lukacin R, Matern U, Martens S. 2005. Molecular evolution of flavonoid dioxygenases in the family Apiaceae. *Phytochemistry*, 66 (11): 1273 – 1284.
- Gebhardt Y H, Witte S, Steuber H, Matern U, Martens S. 2007. Evolution of flavone synthase I from parsley flavanone 3 β -hydroxylase by site-directed mutagenesis. *Plant Physiology*, 144 (3): 1442 – 1454.
- Gerats T, Strommer J. 2008. *Petunia* evolutionary, developmental and physiological genetics. New York: Springer: 450.
- Gonzalez A, Zhao M Z, Leavitt J M, Lloyd A M. 2008. Regulation of the anthocyanin biosynthetic pathway by the TTG1/bHLH/Myb transcriptional complex in *Arabidopsis* seedlings. *The Plant Journal*, 53 (5): 814 – 827.
- Hirakawa H, Shirasawa K, Miyatake K, Nunome T, Negoro S, Ohya A, Yamaguchi H, Sato S, Isobe S, Tabata S, Fukuoka H. 2014. Draft genome sequence of eggplant (*Solanum melongena* L.): the representative *Solanum* species indigenous to the old world. *DNA Research*, 21 (6): 649 – 660.
- Hu De-long. 2017a. Cloning and bioinformatics analysis of *SmDFR* gene in eggplant. *Journal of Jinling Institute of Technology*, 33 (2): 84 – 88. (in Chinese)
- 胡德龙. 2017a. 茄子花青素合成相关基因 *SmDFR* 的克隆与生物信息学分析. *金陵科技学院学报*, 33 (2): 84 – 88.
- Hu De-long. 2017b. Cloning and bioinformatics analysis of *SmGT* gene in eggplant. *Journal of Zhejiang Agricultural Sciences*, 58 (11): 2029 – 2033. (in Chinese)
- 胡德龙. 2017b. 茄子花青素糖基转移酶基因 *SmGT* 的克隆与生物信息学分析. *浙江农业科学*, 58 (11): 2029 – 2033.
- Jiang M, Liu Y, Ren L, Lian H, Chen H. 2016a. Molecular cloning and characterization of anthocyanin biosynthesis genes in eggplant (*Solanum melongena* L.). *Acta Physiologiae Plantarum*, 38 (7): 163.
- Jiang M, Ren L, Lian H, Liu Y, Chen H. 2016b. Novel insight into the mechanism underlying light-controlled anthocyanin accumulation in eggplant (*Solanum melongena* L.). *Plant Science*, 249: 46 – 58.
- Jing P, Qian B, Zhao S, Qi X, Ye L, Mónica Giusti M, Wang X. 2015. Effect of glycosylation patterns of Chinese eggplant anthocyanins and other derivatives on antioxidant effectiveness in human colon cell lines. *Food Chemistry*, 172: 183 – 189.
- Kimura Y, Araki Y, Takenaka A, Igarashi K. 1999. Protective effects of dietary nasunin on paraquat-induced oxidative stress in rats. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 63 (5): 799 – 804.
- Li Huai-zhi. 2011. Construction of genetic linkage map and QTL mapping of fruit related traits in eggplant [Ph. D. Dissertation]. Shanghai: Shanghai Jiao Tong University. (in Chinese)
- 李怀志. 2011. 茄子遗传连锁图谱构建及果实相关性状 QTL 定位 [博士论文]. 上海: 上海交通大学.
- Li J, He Y J, Zhou L, Liu Y, Jiang M, Ren L, Chen H. 2018. Transcriptome profiling of genes related to light-induced anthocyanin biosynthesis in eggplant (*Solanum melongena* L.) before purple color becomes evident. *BMC Genomics*, 19: 201.

- Li J, Ren L, Gao Z, Jiang M, Liu Y, Zhou L, He Y, Chen H. 2017. Combined transcriptomic and proteomic analysis constructs a new model for light-induced anthocyanin biosynthesis in eggplant (*Solanum melongena* L.). *Plant, Cell & Environment*, 40 (12): 3069-3087.
- Li Xiang. 2011. Cloning and expression characterization of the anthocyanin biosynthesis key genes in eggplant (*Solanum melongena* L.) [M. D. Dissertation]. Shanghai: Shanghai Jiao Tong university. (in Chinese)
- 李 翔. 2011. 茄子花青素生物合成关键基因的克隆与表达分析[硕士论文]. 上海: 上海交通大学.
- Lian Yong, Liu Fu-zhong, Tian Shi-bing, Chen Yu-hui, Zhang Ying. 2017. Advances of research on genetics and breeding of eggplant during ‘the twelfth five-year plan’ in China. *China Vegetable*, (2): 14 – 22. (in Chinese)
- 连 勇, 刘富中, 田时炳, 陈钰辉, 张 映. 2017. “十二五”我国茄子遗传育种研究进展. *中国蔬菜*, (2): 14 – 22.
- Liao Yi, Sun Bao-juan, Sun Guang-wen, Liu Hou-cheng, Li Zhi-liang, Li Zhen-xing, Wang Guo-ping, Chen Ri-yuan. 2009. AFLP and SCAR markers associated with peel color in eggplant. *Scientia Agricultura Sinica*, 42 (11): 3996 – 4003. (in Chinese)
- 廖 毅, 孙保娟, 孙光闻, 刘厚诚, 李植良, 黎振兴, 汪国平, 陈日远. 2009. 与茄子果皮颜色相关联的 AFLP 及 SCAR 标记. *中国农业科学*, 42 (11): 3996 – 4003.
- Liu Wei, Liu Yang, Ren Li, Jiang Mingmin, Ge Haiyan, Shen Haibin, Gu Zaili, Chen Huoying. 2017. Effect of light on the anthocyanin biosynthesis and expression related genes of non-photosensitive type eggplant. *Molecular Plant Breeding*, 15 (3): 848 – 857. (in Chinese)
- 刘 卫, 刘 杨, 任 丽, 蒋明敏, 葛海燕, 沈海斌, 古在丽, 陈火英. 2017. 光照对非光敏型茄子花青素合成相关基因的影响. *分子植物育种*, 15 (3): 848 – 857.
- Liu Xiao-fen, Li Fang, Yin Xue-ren, Xu Chang-jie, Chen Kun-song. 2013. Recent advances in the transcriptional regulation of anthocyanin biosynthesis. *Acta Horticulturae Sinica*, 40 (11): 2295 – 2306. (in Chinese)
- 刘晓芬, 李 方, 殷学仁, 徐昌杰, 陈昆松. 2013. 花青苷生物合成转录调控研究进展. *园艺学报*, 40 (11): 2295 – 2306.
- Liu Xin-yu, Han Hong-qiang, Ge Hai-yan, Jiang Ming-min, Chen Huo-ying. 2014. Cloning, expression and interaction of anthocyanin-related transcription factors *SmTTG1*, *SmGL3* and *SmTT8* in eggplant. *Acta Horticulturae Sinica*, 41 (11): 2241 – 2249. (in Chinese)
- 刘新宇, 韩洪强, 葛海燕, 蒋明敏, 陈火英. 2014. 茄子花青素合成中 *SmTTG1*、*SmGL3* 和 *SmTT8* 的表达及其蛋白质间的相互作用. *园艺学报*, 41(11): 2241 – 2249.
- Ma Zhao-hong. 2017. Discussion on the changing trend of eggplant varieties in China from the demand of production market. *China Vegetable*, (9): 1 – 6. (in Chinese)
- 马兆红. 2017. 从生产市场需求谈我国茄子品种的变化趋势. *中国蔬菜*, (9): 1 – 6.
- Mathews H, Clendennen S K, Caldwell C G, Liu X L, Connors K, Matheis N, Schuster D K, Menasco D J, Wagoner W, Lightner J, Wagner D R. 2003. Activation tagging in tomato identifies a transcriptional regulator of anthocyanin biosynthesis, modification, and transport. *The Plant Cell*, 15 (8): 1689 – 1703.
- Matsubara K, Kaneyuki T, Miyake T, Mori M. 2005. Antiangiogenic activity of nasunin, an antioxidant anthocyanin, in eggplant peels. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 53 (16): 6272 – 275.
- Matsuzoe N, Yamaguchi M, Kawanobu S, Watanabe Y, Higashi H, Sakata Y. 1999. Effect of dark treatment of the eggplant on fruit skin color and its anthocyanin component. *Journal Japanes Scociety for Horticultural Science*, 68 (1): 138 – 145.
- Noda Y, Kneyuki T, Igarashi K, Mori A, Packer L. 2000. Antioxidant activity of nasunin, an anthocyanin in eggplant peels. *Toxicology*, 148 (2 – 3): 119 – 123.
- Nunome T, Ishiguro K, Yoshida T, Hirai M. 2001. Mapping of fruit shape and color development traits in eggplant (*Solanum melongena* L.) based on RAPD and AFLP markers. *Breeding Science*, 51 (1): 19 – 26.
- Petroni K, Tonelli C. 2011. Recent advances on the regulation of anthocyanin synthesis in reproductive organs. *Plant Science*, 181 (3): 219 – 229.
- Qiao Jun, Liu Fu-zhong, Chen Yu-hui, Lian Yong. 2011. Genetic research on fruit calyx color in eggplant. *Journal of Plant Genetic Resources*, 12 (5): 806 – 810. (in Chinese)
- 乔 军, 刘富中, 陈钰辉, 连 勇. 2011. 茄子果萼色遗传研究. *植物遗传资源学报*, 12 (5): 806 – 810.
- Shao Wen-ting, Liu Yang, Han Hong-qiang, Chen Huo-ying. 2013. Cloning and expression analysis of an anthocyanin-related transcription factor gene *SmMYB* in eggplant. *Acta Horticulturae Sinica*, 40 (3): 467 – 478. (in Chinese)

- 邵文婷, 刘 杨, 韩洪强, 陈火英. 2013. 茄子花青素合成相关基因 *SmMYB* 的克隆与表达分析. 园艺学报, 40 (3): 467 - 478.
- Shi Shao-chuan, Gao Yi-ke, Zhang Xiu-hai, Sun Jia-qi, Zhao Ling-li, Wang Ye. 2011. Progress on plant genes involved in biosynthetic pathway of anthocyanins. Bulletin of Botanical Research, 31 (5): 633 - 640. (in Chinese)
- 石少川, 高亦珂, 张秀海, 孙佳琦, 赵伶俐, 王 叶. 2011. 植物花青素生物合成相关基因的研究及应用. 植物研究, 31 (5): 633 - 640.
- Stommel J R, Dumm J M. 2015. Coordinated regulation of biosynthetic and regulatory genes coincides with anthocyanin accumulation in developing eggplant fruit. Journal of the American Society for Horticultural Science, 140 (2): 129 - 135.
- Sun Bao-juan, Li Zhen-xing, Luo Shao-bo, Li Zhi-liang. 2012. Light regulation of aubergine fruit color and isolation of related genes. Acta Horticulturae Sinica, 39 (Supp): 2672. (in Chinese)
- 孙保娟, 黎振兴, 罗少波, 李植良. 2012. 光照对茄子果色的调控及相关基因的分离. 园艺学报, 39 (增刊): 2672.
- Toppino L, Barchi L, Lo Scalzo R, Palazzolo E, Francese G, Fibiani M, D'Alessandro A, Papa V, Laudicina V A, Sabatino L, Pulcini L, Sala T, Acciarri N, Portis E, Lanteri S, Mennella G, Rotino G L. 2016. Mapping quantitative trait loci affecting biochemical and morphological fruit properties in eggplant (*Solanum melongena* L.). Frontiers in Plant Science, 7: 256.
- van Eck H J, Jacobs J M E, van den Berg P M M M, Stiekema W J, Jacobsen E. 1994. The inheritance of anthocyanin pigmentation in potato (*Solanum tuberosum* L.) and mapping of tuber skin colour loci using RFLPs. Heredity, 73 (4): 410 - 421.
- van Eck H J, Jacobs J M E, van Dijk J, Stiekema W J, Jacobsen E. 1993. Identification and mapping of three flower colour loci of potato (*S. tuberosum* L.) by RFLP analysis. Theoretical and Applied Genetics, 86 (2): 295 - 300.
- Vogt T, Grimm R, Strack D. 1999. Cloning and expression of a cDNA encoding betanidin 5-*O*-glucosyltransferase, a betanidin- and flavonoid-specific enzyme with high homology to inducible glucosyltransferases from the Solanaceae. The Plant Journal, 19 (5): 509 - 519.
- Wang Shi-jie. 2016. Screening and cloning of key MYB transcription factor of anthocyanin biosynthesis in eggplant (*Solanum melongena* L.) [M. D. Dissertation]. Tai'an: Shandong Agricultural University. (in Chinese)
- 王世界. 2016. 茄子花青素生物合成关键 MYB 转录因子的筛选及克隆[硕士论文]. 泰安: 山东农业大学.
- Wang Xing, Luo Shuangxia, Yu Ping, Luo Lei, Zhao Jianjun, Wang Yanhua, Shen Shuxing, Chen Xueping. 2017. Advances in phenylalanine metabolism and its enzyme genes in Solanaceae vegetables. Acta Horticulturae Sinica, 44 (9): 1738 - 1748. (in Chinese)
- 王 星, 罗双霞, 于 萍, 罗 蕾, 赵建军, 王彦华, 申书兴, 陈雪平. 2017. 茄科蔬菜苯丙烷类代谢及相关酶基因研究进展. 园艺学报, 44 (9): 1738 - 1748.
- Xiang Cong-chao, Zhang Wei-wei, Luo Shuang-xia, Zhao Jian-jun, Zhang Ting-ting, Shen Shu-xing, Chen Xue-ping. 2015. Genetic analysis on fruit color under calyx and correlation analysis of SSR markers in eggplant. Journal of Agricultural University of Hebei, 38 (4): 50 - 55. (in Chinese)
- 相丛超, 张巍巍, 罗双霞, 赵建军, 张婷婷, 申书兴, 陈雪平. 2015. 茄子果萼下颜色的遗传分析和 SSR 标记的相关性分析. 河北农业大学学报, 38 (4): 50 - 55.
- You Q, Wang B, Chen F, Huang Z, Wang X, Luo P G. 2011. Comparison of anthocyanins and phenolics in organically and conventionally grown blueberries in selected cultivars. Food Chemistry, 125 (1): 201 - 208.
- Zhang Huan-yu, Li Ye. 2018. Mapping QTLs affecting fruit shape and colour in eggplant. Jiangsu Agricultural Sciences, 46 (4): 40 - 43. (in Chinese)
- 张环宇, 李 烨. 2018. 茄子果形果色的 QTL 定位. 江苏农业科学, 46 (4): 40 - 43.
- Zhang Y, Chu G, Hu Z, Gao Q, Cui B, Tian S, Wang B, Chen G. 2016. Genetically engineered anthocyanin pathway for high health-promoting pigment production in eggplant. Molecular Breeding, 36 (5): 54 - 64.
- Zhang Y, Hu Z, Chu G, Huang C, Tian S, Zhao Z, Chen G. 2014. Anthocyanin accumulation and molecular analysis of anthocyanin biosynthesis-associated genes in eggplant (*Solanum melongena* L.). Journal of Agricultural and Food Chemistry, 62 (13): 2906 - 2912.