

## 茄子果色研究进展

谭枫<sup>1,2</sup>, 刘晓慧<sup>1,2</sup>, 张爱冬<sup>1</sup>, 黄倩茹<sup>1,2</sup>, 吴雪霞<sup>1,2</sup>, 李建勇<sup>3\*</sup>

(1. 上海市农业科学院园艺研究所, 上海 201403; 2. 上海市设施园艺技术重点实验室, 上海 201403; 3. 上海市农业技术推广中心, 上海 201100)

**摘要** 茄子的果皮颜色是最直观的园艺性状之一, 主要是由花青素和叶绿素共同决定, 同时也受到各种环境因子的影响。研究表明, 果实颜色属于主基因和多基因共同控制的数量性状。目前已经在 1、5、7、10 号染色体以及多个连锁群上定位到了一些与果色相关的 QTLs 位点, 表型贡献率最高达到了 86%~93%。综述了茄子果色的遗传规律、相关的分子调控机制、QTL 定位以及分子标记开发的研究进展, 为进一步的基因定位、调控网络的深入研究和茄子品种改良提供了参考。

**关键词** 茄子; 果色; 花青素; QTL 定位

中图分类号 S641.1 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2022)05-0018-03

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2022.05.006

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



### Research Progresses on Eggplant Fruit Color

TAN Feng<sup>1,2</sup>, LIU Xiao-hui<sup>1,2</sup>, ZHANG Ai-dong<sup>1</sup> et al (1. Horticultural Research Institute, Shanghai Academy of Agricultural Sciences, Shanghai 201403; 2. Shanghai Key Laboratory of Facility Horticulture Technology, Shanghai 201403)

**Abstract** The peel color of eggplant is one of the most intuitive horticultural traits, which is mainly determined by anthocyanins and chlorophyll, and is also affected by various environmental factors. Studies have shown that fruit color is a quantitative trait controlled by major genes and polygenes. At present, some QTLs related to fruit color have been mapped on chromosomes 1, 5, 7, 10 and multiple linkage groups, and the phenotypic contribution rate is as high as 86%~93%. This review summarizes the genetic rules of eggplant fruit color, related molecular regulation mechanisms, QTL mapping and the development of molecular markers, and provides references for further gene mapping, in-depth research on regulatory networks and eggplant varieties.

**Key words** Eggplant; Fruit color; Anthocyanin; QTL mapping

茄子是一种在我国广泛种植的蔬菜作物, 含有丰富的营养成分, 口感好, 食用方法多样, 深受广大人民群众喜爱<sup>[1]</sup>。果实的颜色是园艺作物最直观的品质之一, 不仅能够作为果实是否成熟的评价标准, 而且也是影响消费者购买选择的一个重要因素<sup>[2]</sup>。目前存在的商品茄子颜色多样, 除了常见的紫色和绿色外, 还有白色以及一些中间的过渡颜色等。不同地域的消费人群对于茄子果实颜色有着不同的需求, 其颜色的深浅以及均匀程度直接影响茄子的商品价值<sup>[3]</sup>。还有研究表明, 茄子颜色的形成可能关系到植株对温度、光照等环境条件的适应能力<sup>[4]</sup>。

因此, 对茄子果实相关性状特别是颜色特征的研究一直都是研究热点。目前, 已经有许多科学学者对茄子果实颜色的遗传规律进行了探索, 定位了与颜色相关的 QTLs 位点以及开发与茄子颜色基因精密连锁的分子标记等, 为茄子果实颜色形成机制的深入解析和新品种的育种栽培提供了有益参考。

### 1 茄子果色与花青素

自然界中植物色素一般分为叶绿素、类胡萝卜素、类黄酮和甜菜素四大类, 它们决定了果实多种多样的颜色<sup>[5]</sup>。其中, 类黄酮的主要组成成分是花青素, 能够呈现出的颜色范围十分广泛, 因此在果色的形成过程中起着非常重要的作用。但是, 花青素一般要通过糖苷键与糖类结合之后, 才能以花色苷的形式稳定地存在于植物当中<sup>[6]</sup>。

一般来说, 花色苷与茄子果色成正比关系, 其含量越高,

果皮颜色就越深。Nothmann 等<sup>[7]</sup>对 11 个深色杂交品种果实的颜色发育进行了比较, 对 5 个品种非深色果实的果皮色素含量进行了筛选, 结果发现最高的花青素水平同时也伴随着最高的叶绿素水平, 紫红色果实的 2 种色素含量都相对较高, 深绿色果实的叶绿素含量是浅绿色果实的 2 倍, 而白色的果实则几乎不含色素; 花青素含量是影响紫色或紫红色强度的主要因素, 叶绿素含量仅在几乎没有花青素的情况下才决定果实的颜色, 但是叶绿素可能对紫色有加深的作用。

廖毅等<sup>[8]</sup>同样认为茄子的果实颜色主要由花青素和叶绿素两种色素决定, 但是颜色的最终体现也受到各种环境因子的影响, 并且花青素也有可能掩盖叶绿素所表现出来的颜色。Gisbert 等<sup>[9]</sup>也提出了类似的观点, 认为花青素和叶绿素共同导致了多种品种从深紫色到黑色的着色特征, 如果花青素不存在或者浓度很低, 果实颜色是绿色, 如果叶绿素浓度也很低, 那么果实颜色是白色的。邹敏等<sup>[10]</sup>对不同颜色共 14 份茄子材料进行研究, 发现花青素含量与果色、果萼下色和果萼色呈显著正相关, 即颜色越深花青素含量越高。

### 2 茄子果色的遗传规律

在分子水平上, 已经有研究证明苯丙烷(苯丙氨酸)途径是花青素生物合成的通路<sup>[11-12]</sup>, 并且苯丙氨酸解氨酶(PAL)、查尔酮合成酶(CHS)、查尔酮异构酶(CHI)、黄酮 3-羟化酶(F3H)、二氢黄酮醇 4-还原酶(DFR)和花青素合酶(ANS)等参与代谢过程中的关键酶促反应, 直接影响花青素的生物合成<sup>[13]</sup>。苯丙氨酸在这些酶的催化作用下, 经历 3 个阶段合成为花青素, 然后通过不同的修饰以及相互作用叠加, 形成不同的花青素, 从而在不同组织器官中表现出不同的色彩<sup>[14]</sup>。

作者简介 谭枫(1998—), 男, 江西赣州人, 硕士研究生, 研究方向: 分子植物育种。\* 通信作者, 农艺师, 硕士, 从事蔬菜栽培研究。

收稿日期 2021-06-08

Tatebe<sup>[15-16]</sup>首先研究推测了茄子果色相关的遗传因子,他们利用白果和绿果的茄子杂交,发现F<sub>2</sub>代中果实出现了4种颜色的表型分离现象,并且符合9:3:3:1的分离比例,从而推测存在控制果皮黑紫色的遗传因子D和控制果皮绿色的遗传因子G,同时结合之前的研究结果得出结论,认为有6个独立的遗传因子(C、P、D、G、Gv和Puc),其中C、P和D3个主效基因共同调控花青素的形成,是控制紫色果皮色素的关键,G基因则和绿色果皮颜色相关<sup>[16]</sup>。随后,Janick等<sup>[17]</sup>发现了另一个与D密切相关的互补基因X,并且进一步认为单基因Puc控制了不受光照影响的果实花青素合成。

在这两个研究的基础之上,Tigchelaar等<sup>[18]</sup>探索了D、X和Puc之间的联系。根据回交分离后代测试的基因型频率结果,发现D和X基因并非紧密连锁而是相互独立的,而对F3家族进行分离分析后发现X和Puc也同样是相对独立的。这与之前Janick等<sup>[17]</sup>所提出的连锁模型并不一致,推测可能是因为其并未将修饰花青素强度的其他遗传因素考虑在内。为了寻找其他的遗传因素,Tigchelaar等<sup>[18]</sup>首先根据功能将与花青素着色相关的基因分为两个不同的类群,一种是果实花青素形成所必须的显性基因,另一种是能够修饰基本颜色的基因。然后通过对不同品种之间的杂交分析,找出了Ac、Dil<sub>1</sub>、Dil<sub>2</sub>和Sa等与花青素含量、分布和品质相关的基因<sup>[18]</sup>。

刘进生等<sup>[19]</sup>在对茄子的功能性雄性不育遗传规律的分析中得出结论:不育基因与紫色基因连锁,能够利用果实的深紫色作为雄性不育的标志性状,并且发现深紫色对非紫色为不完全显性。但是其在研究过程中采用的是质量性状遗传的方法,这在后来的育种实践中被发现是存在问题的,因为果实在几种颜色之间往往存在着一些过渡色,表现出连续性的现象,比较符合数量性状的特点。因此,有学者认为包括果色在内的许多植物性状在遗传上同时受到了主基因和多基因的控制,从而在分离世代中表现出性状分开却又界限模糊的现象<sup>[20]</sup>。然而一些界限模糊的颜色难以直接利用目测法准确地分开,对果色遗传的研究造成了困难。于是庞文龙等<sup>[21]</sup>不再简单地利用目测法,而是与色差仪相结合,共同评估茄子果色,较为准确地将其分为6类,并且采用主基因与多基因的遗传分析方法检测多基因效应,结果表明茄子果实颜色属于数量性状,存在着主基因的影响。

之后,张成成等<sup>[22]</sup>用白果皮茄和绿果皮茄分别与紫果皮茄进行杂交,并且对分离比例进行卡平方测验,结果表明核基因控制果色遗传,其中紫色对白色是由两对具有重叠作用的显性基因控制,且紫色基因具有显性上位作用。紫色基因对绿色基因为显性效应,并且对绿色基因的表达具有抑制作用。

### 3 茄子果色的形成机制和相关基因

在对茄子果实颜色的遗传规律有了深刻了解之后,学者们开始对果色相关基因进行研究,深入解析茄子果实颜色的形成机制和相关的因素。

Stommel等<sup>[23]</sup>选用典型的深紫色和白色茄子作为试验

材料,利用实时荧光定量PCR技术检测茄子中花青素生物合成基因(*Chs*、*Dfr*、*Ans*)和调控基因(*Myc*、*Myb<sub>B</sub>*、*Myb<sub>C</sub>*)的表达情况。结果表明花青素生物合成基因在紫果中的表达量均比在白果中的高,并且*Myc*和*Myb<sub>C</sub>*调控基因的上调现象与花青素生物合成基因表达量的增加保持一致,是花青素积累的重要决定因素。Gisbert等<sup>[9]</sup>的发现证实了这一点,他们对于一个紫黑色茄子品种(黑美人)的绿色突变体进行研究,结果表明花青素结构基因功能的表达与*Myb<sub>C</sub>*和/或*Myc*调控基因的转录水平有关。由此可知,MYB通过激活和抑制结构基因的表达来维持植物器官中花青素积累量的平衡,是调节花青素合成的重要转录因子家族<sup>[24]</sup>。

Jiang等<sup>[4]</sup>从茄子中分离到4个花青素合成基因(*SmCHS*、*SmCHI*、*SmF3H*、*SmDFR*),研究了它们在不同组织、不同光照和温度处理条件下与其他两个结构基因(*SmF3'5'H*和*SmANS*)的表达谱,结果发现除*SmF3H*外,其余3种花青素合成基因都在果皮中的表达量较高,同时光照也会影响花青素的合成,*SmCHI*、*SmF3'5'H*和*SmANS*的表达完全依赖于光照,而低温会刺激花青素的积累,6个基因的表达均在低温胁迫下上调。

Lv等<sup>[25]</sup>则从另一极端环境因素进行研究,发现高温会抑制花青素的积累。该研究以紫红色果皮的茄子纯和株系作为材料,进行高温和正常温度的对照处理,研究表明高温会通过调控转录因子抑制花青素生物合成途径中关键基因的表达,从而导致果皮中总花青素含量的显著降低,茄子果皮变色。Li等<sup>[26]</sup>深入探讨光照和花青素合成之间的联系,对光诱导的花青素合成相关基因进行了研究,通过转录组测序得到了差异表达基因(*DEGs*)共1956个,将其按功能划分为26个聚类,在此之中发现了102个具有高度动态光响应变化的转录因子,其中有例如*HY5*、*MYB113*、*TT8*和*WRKY44*等已经被发现的花青素生物合成调控基因。光感受器、紫外耐受位点等也在*DEGs*中被发现,并且光信号转导元件COP1和SPAs有可能与花青素的生物合成调控有关。刘新宇等<sup>[27]</sup>通过同源克隆技术从茄子中分离获取3个基因,分别命名为*SmTTG1*、*SmGL3*和*SmTT8*,然后利用荧光定量检测发现这些基因在茄子的各个组织均有表达,但是表达水平在不同组织中具有差异。酵母双杂结果表明这3个基因之间存在着相互作用,并且也都能与*SmMYB*发生作用,从而推测它们都参与了调控茄子花青素的合成。

因此,编码花青素生物合成途径中各种所需酶的结构基因与编码转录因子的调节基因共同控制了植物体内花青素的生物合成<sup>[14]</sup>。

### 4 茄子果色相关基因的QTL定位

为了给茄子新品种的育种栽培提供参考方向,研究定位与颜色性状相关的QTLs位点,同时开发和茄子颜色基因紧密连锁的分子标记是不可或缺的一环。Nunome等<sup>[28]</sup>利用深紫色和绿色的茄子作为亲本进行杂交,以获得的168个F<sub>2</sub>分离群体作为作图群体构建了21个连锁群。在第7连锁群上定位到2个与果实颜色相关的QTL,分别与标记eAEM64a

和 eAEM26b 相关联。同样, Doganlar 等<sup>[29]</sup> 利用果色分别为绿色和紫色的亲本杂交而得的 F<sub>2</sub> 群体, 在连锁群上定位了促进茄子花青素积累的 QTL 位点, 结果发现其主基因处于 10 号连锁群的 fap10.1 位点, 贡献率达到了 86%~93%。

除此之外, 在其他连锁群(染色体)上也定位到了果色相关的 QTL 位点。李怀志<sup>[30]</sup> 以紫长茄和白茄作为亲本, 获得 F<sub>2</sub> 分离群体, 然后将通过单粒传法获得的 F<sub>6</sub> 单株作为构图群体, 构建包含 13 个连锁群的连锁图谱。在第 3 连锁群和第 7 连锁群上分别检测到 1 个与果实花青素强度有关的 QTL, 其中第 3 连锁群上的 QTL 位点 fai3.1 促进花青素的积累, 贡献率为 6.58%, 另一个 QTL 位点 fai7.1 则具有相反的效应。Cericola 等<sup>[31]</sup> 对 191 份材料组成的自然群体中进行全基因组关联分析, 在 1、5、7 和 10 号染色体上都定位到与果皮颜色相关的 QTL 位点, 但是贡献率有所不同, 最高达到了 22%, 表现为主效 QTL。张环宇等<sup>[32]</sup> 利用白色圆茄和紫色长茄杂交得到的 F<sub>2</sub> 群体构建包含 14 个连锁群的复合遗传图谱, 在第 13 个连锁群上检测到 1 个与花青素强度相关的 QTL 位点, 表型贡献率达到 12.8%。

Daunay 等<sup>[33]</sup> 则利用混合品系法, 在混池中进行筛选, 得到了 6 个多态性标记, 进行单株验证后确定与紫红、紫黑果色相关。廖毅等<sup>[8]</sup> 同样开发了与果色相关的分子标记, 他们利用单株检测(亲缘关系分析)的方法, 筛选到了 1 个与茄子颜色深浅相关基因连锁的共显性标记 E10M19, 转化为 SCAR 标记后, 发现其在紫红、紫黑色材料中的相关符合率达到了 90%, 而非紫色没有关联, 表明该标记所连锁的基因的功能可能和花青素在果皮中的合成相关。

## 5 展望

果色作为茄子果实的重要性状之一, 是园艺作物育种的研究热点。果色的测定是进行果色相关研究的前提, 目前目测法是最常用的方法之一, 但是不够准确, 而将其与色差仪以及色素含量测定相结合的方法虽然能够较为精准地评估果色的差异, 但是过程较为复杂, 不适合大规模的果色分类, 因此, 发明一种快速准确的果色测定方法对今后的研究是十分重要的。近年来的一些果色遗传分析研究已经充分表明, 果色属于数量性状, 并且符合主基因-多基因的遗传分析模型, 这对于果色育种有着重要的指导意义。在开发出与性状相关的分子标记, 并将果色相关基因定位到染色体上之后, 继续深入探索果色发育过程中的调控因子以及代谢通路将是未来研究的发展方向。

## 参考文献

- 王倩, 朱士农, 崔群香, 等. 茄子果实性状遗传及其分子育种研究进展[J]. 湖北农业科学, 2016, 55(5): 1089-1094.
- 徐丽丽, 申晓青, 单素兰, 等. 园艺作物果实皮色遗传研究进展[J]. 分子植物育种, 2015, 13(11): 2655-2662.
- 张映, 赵悦琪, 陈钰辉, 等. 茄子紫色形成的分子研究进展[J]. 园艺学报, 2019, 46(9): 1779-1796.
- JIANG M M, LIU Y, REN L, et al. Molecular cloning and characterization of anthocyanin biosynthesis genes in eggplant (*Solanum melongena* L.) [J]. Acta physiologiae plantarum, 2016, 38(7): 1-13.
- CHEN C X. Pigments in fruits and vegetables [M]. New York: Springer: 2015.
- 刘国元, 方威, 余春梅, 等. 花青素调控植物花色的研究进展[J]. 安徽

- 农业科学, 2021, 49(3): 1-4, 9.
- NOTHMANN J, RYLSKI I, SPIGELMAN M. Color and variations in color intensity of fruit of eggplant cultivars [J]. Scientia horticulturae, 1976, 4(2): 191-197.
- 廖毅, 孙保娟, 孙光闻, 等. 与茄子果皮颜色相关联的 AFLP 及 SCAR 标记[J]. 中国农业科学, 2009, 42(11): 3996-4003.
- GISBERT C, DUMM J M, PROHENS J, et al. A spontaneous eggplant (*Solanum melongena* L.) color mutant conditions anthocyanin-free fruit pigmentation [J]. HortScience, 2016, 51(7): 793-798.
- 邹敏, 王永清, 杨洋, 等. 茄子果实植物学性状与品质性状相关分析[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(13): 171-174.
- NAING A H, KIM C K. Roles of R2R3-MYB transcription factors in transcriptional regulation of anthocyanin biosynthesis in horticultural plants [J]. Plant molecular biology, 2018, 98(1/2): 1-18.
- KOES R, VERWEIJ W, QUATTROCCHIO F. Flavonoids: A colorful model for the regulation and evolution of biochemical pathways [J]. Trends in plant science, 2005, 10(5): 236-242.
- SAITO K, YONEKURA-SAKAKIBARA K, NAKABAYASHI R, et al. The flavonoid biosynthetic pathway in *Arabidopsis*: Structural and genetic diversity [J]. Plant physiology and biochemistry, 2013, 72: 21-34.
- 庄维兵, 刘天宇, 束晓春, 等. 植物体内花青素苷生物合成及呈色的分子调控机制[J]. 植物生理学报, 2018, 54(11): 1630-1644.
- TATEBE T. On inheritance of color in *Solanum melongena* LINN. [J]. The Japanese journal of genetics, 1939, 15(5): 261-271.
- TATEBE T. Further studies on inheritance of color in *Solanum melongena* Linn. [J]. The Japanese journal of genetics, 1944, 20(1): 1-7.
- JANICK J, TOPOLESKI L D. Inheritance of fruit color in eggplant (*Solanum melongena*) [J]. Proc Am Soc Hort Sci, 1963, 83: 547-558.
- TIGCHELAAR E C, JANICK J, ERICKSON H T. The genetics of anthocyanin coloration in eggplant (*Solanum melongena* L.) [J]. Genetics, 1968, 60(3): 475-491.
- 刘进生, PHATAK S C. 茄子功能性雄性不育的遗传及其与果紫色基因连锁关系的研究[J]. 遗传学报, 1992, 19(4): 349-354.
- 王建康, 盖钧镒. 利用杂种 F<sub>2</sub> 世代鉴定数量性状主基因-多基因混合遗传模型并估计其遗传效应[J]. 遗传学报, 1997, 24(5): 432-440.
- 庞文龙, 刘富中, 陈钰辉, 等. 茄子果色性状的遗传研究[J]. 园艺学报, 2008, 35(7): 979-986.
- 张成成, 范孟媛, 成玉富, 等. 茄子不同花色、果色和果肉色相关性遗传研究[J]. 植物遗传资源学报, 2021, 22(3): 700-706.
- STOMMEL J R, DUMM J M. Coordinated regulation of biosynthetic and regulatory genes coincides with anthocyanin accumulation in developing eggplant fruit [J]. Journal of the American society for horticultural Science, 2015, 140(2): 129-135.
- 彭亚丽, 高倩, 董文, 等. MYB 转录因子调控蔬菜花青素生物合成的研究进展[J]. 中国瓜菜, 2020, 33(12): 1-7.
- LV L L, FENG X F, LI W, et al. High temperature reduces peel color in eggplant (*Solanum melongena*) as revealed by RNA-seq analysis [J]. Genome, 2019, 62(7): 503-512.
- LI J, HE Y J, ZHOU L, et al. Transcriptome profiling of genes related to light-induced anthocyanin biosynthesis in eggplant (*Solanum melongena* L.) before purple color becomes evident [J]. BMC genomics, 2018, 19(1): 1-12.
- 刘新宇, 韩洪强, 葛海燕, 等. 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[J]. 园艺学报, 2014, 41(11): 2241-2249.
- NUNOME T, ISHIGURO K, YOSHIDA T, et al. Mapping of fruit shape and color development traits in eggplant (*Solanum melongena* L.) based on RAPD and AFLP markers [J]. Breeding science, 2001, 51(1): 19-26.
- DOGANLAR S, FRARY A, DAUNAY M C, et al. Conservation of gene function in the Solanaceae as revealed by comparative mapping of domestication traits in eggplant [J]. Genetics, 2002, 161(4): 1713-1726.
- 李怀志. 茄子遗传连锁图谱构建及果实相关性状 QTL 定位[D]. 上海: 上海交通大学, 2011.
- CERICOLA F, PORTIS E, LANTERI S, et al. Linkage disequilibrium and genome-wide association analysis for anthocyanin pigmentation and fruit color in eggplant [J]. BMC genomics, 2014, 15(1): 1-15.
- 张环宇, 李焱. 茄子果形果色的 QTL 定位[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(4): 40-43.
- DAUNAY M C, AUBERT S, FRARY A, et al. Eggplant (*Solanum melongena*) fruit colour: Pigments, measurements and genetics [C]//XII Th Meeting on Genetics & Breeding of Capsicum & Eggplant. Noordwijkerhout, Netherland: [s. n.], 2004.