

# 转录因子 HY5 在植物花青素合成中的调控作用

赵亚男, 张会灵, 张中华, 刘 菊, 张菊平  
( 河南科技大学园艺与植物保护学院, 洛阳 471000 )

**摘要:** 花青素是植物中重要的类黄酮化合物, 在果实着色、抗逆境等方面起着重要的生理作用。富含花青素的食物对人体也有良好的保健作用, 如抗衰老、防止血管硬化等。花青素的生物合成与积累不仅受到自身结构基因、调节基因以及植物激素的影响, 也会受到外界环境因素( 如光照、温度等 ) 的影响。其中, 光照是影响植物花青素合成与积累的重要因素之一, 因此解析植物从接收光信号到影响花青素合成的调控机制有重要的生物学意义。HY5 ( ELONGATED HYPOCOTYL5 ) 作为碱性亮氨酸拉链 ( bZIP, basic leucine zipper ) 类转录因子, 在调控植物生长发育的过程中发挥着重要的作用, 它是第一个被发现参与光形态建成的转录因子, 在植物花青素生物合成的过程中也发挥着关键性的调控作用。本文综述了 HY5 蛋白在植物花青素合成通路中响应光信号机制并激活下游转录因子和结构基因的转录特征, 概述了该转录因子与 BBX 蛋白互作进而调控花青素合成积累过程, 旨在为后续深入阐明 HY5 介导植株类黄酮化合物代谢及响应光信号机理提供理论依据。

**关键词:** HY5; 花青素合成; 转录因子; 转录调控

## The Regulatory Role of Transcription Factor HY5 in Plant Anthocyanin Synthesis

ZHAO Ya-nan, ZHANG Hui-ling, ZHANG Zhong-hua, LIU Ju, ZHANG Ju-ping  
( College of Horticulture and Plant Protection, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471000 )

**Abstract:** In plants, anthocyanins are a group of flavonoid compounds and play an important physiological role in fruit coloring and tolerance to stresses. Foods rich in anthocyanins also have good health effects on the human, such as anti-aging and preventing hardening of the arteries. The biosynthesis and accumulation of anthocyanins are not only affected by their own structural genes, regulatory genes and plant hormones, but also by external environmental factors ( such as light, temperature, etc. ). Among them, light is one of the important factors affecting the synthesis and accumulation of anthocyanins in plants. Therefore, it is of great biological significance to analyze the regulatory mechanism of plants from receiving light signals to affecting anthocyanin synthesis. HY5 ( ELONGATED HYPOCOTYL5 ) encodes an alkaline leucine zipper ( bZIP ) transcription factor, plays an important role in regulating plant growth and development. It is the first transcription factor found to be involved in photomorphogenesis. It also plays a key regulatory role in the biosynthesis of anthocyanins. Here, we review the role of HY5 protein in the pathway of anthocyanin synthesis, responses to light signals and activation of downstream transcription factors and structural genes, and interaction with BBX protein in regulation of anthocyanin synthesis and accumulation. We expect to provide insights for future exploring the functional basis of HY5 in the metabolic pathways of flavonoids and responses to light signals.

**Key words:** HY5; anthocyanin synthesis; transcription factor; transcriptional regulation

收稿日期: 2021-11-11 修回日期: 2021-11-30 网络出版日期: 2022-01-04

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20211111001>

第一作者研究方向为蔬菜分子育种, E-mail: zyn103@126.com

通信作者: 张会灵, 研究方向为蔬菜分子育种, E-mail: lug109@163.com

**基金项目:** 河南省自然科学基金 ( 202300410152 ); 河南省高等学校青年骨干教师培养计划 ( 2021GGJS049 ); 河南省高等学校重点科研项目 ( 20A210009 )

**Foundation projects:** Natural Science Foundation of Henan ( 202300410152 ), Training Plan for Young Backbone Teachers in Colleges and Universities of Henan Province ( 2021GGJS049 ), Key Scientific Research Project for Colleges and Universities of Henan Province ( 20A210009 )

花青素是一类广泛存在于植物花、叶、果实等器官中的水溶性类黄酮化合物, 又称花青素苷。对植物来说, 花青素能使其呈现各种颜色, 吸引昆虫传粉, 帮助植物繁殖, 它还能够清除活性氧是天然的抗氧化剂<sup>[1]</sup>。花青素能帮助植物对抗逆境的胁迫, 增加其抗逆性<sup>[2]</sup>。此外, 含丰富花青素的食物对人体也有良好的保健功能, 如抗衰老、防止血管硬化等<sup>[3]</sup>。花青素的积累受植物自身因素与外界环境因素的共同影响, 其中光是影响花青素合成的最重要的环境因素之一<sup>[4]</sup>。HY5 (ELONGATED HYPOCOTYL 5) 是亮氨酸拉链类 (bZIP, basic leucine zipper) 转录因子家族的成员, 在拟南芥中抑制下胚轴生长和侧根发育, 并以光依赖的方式促进色素积累<sup>[5]</sup>。HY5 在接收上游光感受器传递的信号后, 激活自身及下游靶基因的转录, 间接地调控了植物体内花青素的合成与积累。本文主要综述转录因子 HY5 在调控花青素合成方面的研究进展。

## 1 花青素生物合成途径及其调控机制

### 1.1 花青素生物合成途径

花青素的生物合成途径是黄酮类化合物合成通路的一个分支, 其通路已较为清楚。具体可分为 3 个阶段: 第一阶段是多数高等植物共有的代谢途径, 即以苯丙氨酸 (Phenylalanine) 为底物, 依次经过苯丙氨酸解氨酶 (PAL, phenylalanine ammonia-lyase)、肉桂酸羟化酶 (C4H, cinnamate 4-hydroxylase)、4-香豆酰 CoA 连接酶 (4CL, 4-coumarate CoA ligase) 3 种酶的催化反应生成 4-香豆酰 CoA (4-coumaroyl-CoA); 第二阶段为 4-香豆酰 CoA 在查尔酮合成酶 (CHS, chalcone synthase) 的作用下与丙二酰 A (Malonyl-CoA) 先生成黄色的查尔酮 (Chalcone), 再经过查尔酮异构酶 (CHI, chalcone isomerase) 和黄烷酮-3-羟基化酶 (F3H, flavanone 3-hydroxylase) 的催化作用生成二氢黄酮醇 (Dihydrokaempferol); 第三阶段则是以二氢黄酮醇为底物, 经过不同的通路生成不同的花色素, 即二氢黄酮醇可在类黄酮 3'-羟基化酶 (F3'H, flavonoid 3'-hydroxylase) 的催化作用下生成二氢槲皮酮 (Dihydroquercetin), 也可在类黄酮 3, 5-羟化酶 (F3'5'H, flavonol 3', 5'-hydroxylase) 的作用下生成二氢杨梅黄酮 (Dihydromyricetin), 然后二氢黄酮醇、二氢槲皮酮和二氢杨梅黄酮分别在二氢黄酮醇-4-还原酶 (DFR, dihydroflavonol 4-reductase)、花青素合成酶 (ANS, anthocyanidin

synthase)、类黄酮 3-O-葡萄糖基转移酶 (UFGT, flavonoid 3-O-glucosyltransferase) 的催化下合成不同的有色花色素苷<sup>[2, 6-8]</sup>。

上述过程中编码花青素合成途径中所需酶的基因称为结构基因, 这些基因在花青素合成中起着至关重要的作用。猕猴桃中的 *AeCHS* 基因参与花青素的积累, 对猕猴桃的正常花瓣着色是必不可少的<sup>[9]</sup>。在矮牵牛中通过 RNAi 技术沉默 *CHI* 基因后, 花青素的积累受到抑制<sup>[10]</sup>。对滇水金凤花中 *LuF3H* 基因的克隆及表达分析表明, *LuF3H* 基因参与花青素的合成<sup>[11]</sup>。三色堇中 *VwDFR* 基因在花青素大量积累的初花期花瓣中表达量最高, 且色斑区高于非色斑区, 表明 *DFR* 基因是三色堇花青素合成的关键基因<sup>[12]</sup>。在紫心的甘薯块根、茎、叶中, *ANS* 基因的表达水平显著高于白心甘薯, 这表明 *ANS* 基因参与了紫心甘薯中花青素的合成积累<sup>[13]</sup>。

### 1.2 花青素生物合成的调控机制

编码花青素合成过程中关键酶的结构基因会受到转录因子的转录调控, 研究较为广泛的转录因子有 MYB 家族、bHLH 家族、WD40 蛋白等, 它们通过与结构基因启动子区域的作用元件结合来调控花青素的生物合成。过表达 *SIMYB75* 的番茄与野生型番茄相比, 花青素含量明显增多, 这表明 *SIMYB75* 能够促进番茄果实花青素的积累<sup>[14]</sup>。MYB 转录因子 *Aft* 可以通过与负调控因子 *SIMYBATV* 启动子相结合, 从而负调控花青素的合成<sup>[15]</sup>。模式植物矮牵牛中调控花青素合成的 bHLH 类转录因子主要包括 *JAF13* 和 *ANI*, 这 2 个转录因子可以直接或者间接地与 MYB 类转录因子 *AN2* 结合激活 *DFR* 表达, 促进花青素合成<sup>[16-17]</sup>。马铃薯中 *StWD40* 基因在红色和紫色块茎中的表达量显著上调, 这表明 *WD40* 表达水平上调能够促进花青素的积累<sup>[18]</sup>。这三类转录因子不仅可以独立调控花青素合成, 还可以互作形成 MBW 复合物调节花青素的生物合成<sup>[19-20]</sup>。拟南芥中 TT2 (MYB)、TT8 (bHLH) 及 TTG1 (WD40) 3 个转录因子能够形成复合物, 调控 *LDOX*、*DFR*、*BAN* 等基因的表达, 进而控制花青素合成<sup>[21-22]</sup>。玉米中 *ZmPAC1* 基因编码的 WD40 蛋白能与 bHLH 转录因子 *ZmR1* 和 MYB 转录因子 *ZmC1* 互作共同控制花色素的合成<sup>[23]</sup>。此外, 近年来的研究也发现了其他类型转录因子在花青素合成中的调控作用, 如 bZIP 类转录因子<sup>[24]</sup>、WRYK 基因家族<sup>[25-27]</sup>、BBX 蛋白<sup>[28-30]</sup>等。研究发现茶树中 *CsbZIP1* 能够与 *CsMYB12* 互作促进花青素的合成<sup>[31]</sup>。在苹果中发现了 *MdWRKY72* 能够通过直接结合 *MdMYB1* 启动

子中的 W-box 元件或间接地与 *MdHY5* 的 W-box 元件结合来促进 *MdMYB1* 表达,从而促进花青素的合成<sup>[25]</sup>。*PbWRKY75* 通过激活梨中 *PbDFR*、*PbUFGT* 和 *PbMYB10b* 促进花青素合成<sup>[27]</sup>。梨中 *PyWRKY26* 能够与 *PybHLH3* 相互作用激活 *PyMYB114* 的表达,促进花青素在红皮梨中的积累<sup>[26]</sup>。

非编码 RNA (No-coding RNA) 是指无法被翻译为蛋白质的 RNA,包括 rRNA、tRNA、snRNA、snoRNA 和 microRNA 等,其中 microRNA 对靶基因的调控方式以负调控居多,研究发现有几种小 RNA 在花青素合成途径中发挥着重要的作用。在拟南芥中野生型植株的花青素积累量显著高于过表达 *miR828* 的转基因株系,这说明 *miR828* 负调控拟南芥花青素的合成<sup>[32]</sup>;在马铃薯中,*miR858* 对花青素的表达调控与马铃薯品种有关,例如紫色的黑金刚和华颂 66 号的花青素表达量与 *miR858* 的量呈正相关,而红色品种的红美的花青素积累则是受到负调控<sup>[33]</sup>; *miR156* 也能在多种植物中调控花青素的积累,如在梨、苹果<sup>[34]</sup>中正调控花青素的积累,而在甘薯<sup>[35]</sup>和荔枝<sup>[36]</sup>中负调控花青素的合成与积累。

植物生长发育过程中,花青素的积累不仅受到上述结构基因、调节基因、小 RNA 等的调控,还会受到光照、激素、糖、栽培条件等环境因素的影响。光照主要通过 *COP1*、*HY5* 等光响应转录因子来调控花青素的生物合成与积累,这些转录因子在响应上游光信号后通过调控下游靶基因的转录来影响花青素的积累。糖类对花青素的合成与积累也有一定的调节作用,有研究发现蔗糖作为外源物质可以调节葡萄果皮中花青素合成基因表达<sup>[37]</sup>,拟南芥经外源蔗糖、葡萄糖和果糖处理 12h 后,花青素合成结构基因 *CHS*、*CHI*、*F3H*、*F3'H* 和 *DFR* 的表达量均明显上调<sup>[38]</sup>。植物激素对花青素积累的影响多为正向的促进作用,如生长素、细胞分裂素、脱落酸、茉莉酸<sup>[39]</sup>等,然而赤霉素<sup>[40]</sup>和乙烯<sup>[41]</sup>在多种物种中被证实了其对花青素积累的抑制作用。此外,有研究表明,高温环境依赖 *COP1* 降解 *HY5* 蛋白,从而抑制了花青素的生物合成与积累<sup>[42]</sup>。

## 2 转录因子 HY5 对植物花青素积累的调控作用

*HY5* 作为 bZIP 基因家族的成员,是第一个被发现参与光形态建成的重要转录因子,不同的感光受体可以吸收光并将信号传递给 *HY5* 来进一步响应各种生命活动的信号通路,调控植株的生长发育进程<sup>[43]</sup>。近年来在多种植物中被证实花青素合

成通路中发挥着重要的作用。

### 2.1 转录因子 HY5 的结构与功能

*HY5* 是一种碱性亮氨酸拉链 (bZIP) 类转录因子,最早在拟南芥中被克隆出来。拟南芥 *HY5* 基因编码的蛋白由 168 个氨基酸组成,二级结构由高度灵活、无序的 N 末端结构域 (1~110 位氨基酸) 和包含卷曲螺旋的 LZ 结构域的 C 末端结构域 (111~168 位氨基酸) 组成<sup>[44]</sup>。*HY5* 蛋白 N 端结构域内的 1~77 位氨基酸区域能够与具有 E3 泛素连接酶活性的 *COP1* (Constitutive photomorphogenic 1) 蛋白相互作用,失去自身活性。光照下 *HY5* 蛋白在核中积累,响应光信号并参与生命活动的调节,而黑暗下 *COP1* 从细胞质进入细胞核,并与 *HY5* 蛋白结合,调控 *HY5* 的泛素化,使其活性降低<sup>[45]</sup>。*HY5* 蛋白 C 末端的 bZIP 结构域能够直接结合基因启动子区域的 G-box、ACE-box 等顺式作用元件,激活靶基因的转录表达<sup>[46]</sup>。

*HY5* 作为光形态建成中功能强大的转录因子,其靶基因众多,如光信号因子 *COP1*、*FHY1* (*Far-red Elongated Hypocotyl 1*)、*FHL* (*FHY1-LIKE*)、*HFR1* (*Long Hypocotyl in Far-red 1*) 等<sup>[47-49]</sup>,生物钟相关基因 *ELF4* (*Early Flowering 4*)、*CCA1* (*Circadian Clock Associated 1*)、*TOC1* (*Timing of CAB1*)、*LHY* (*Late Elongated Hypocotyl*) 等<sup>[49-50]</sup>,花青素生物合成相关的 *CHS*、*CHI*、*FLS*、*DFR* 等基因<sup>[51-53]</sup>,叶绿素合成相关的 *PSY* (*Phytoene synthase*)、*PORC* (*Protochlorophyllide oxidoreductase C*)、*GUN5* (*Genome Uncoupled 5*) 等基因<sup>[54]</sup>,激素信号相关基因 *ERF1* (*Ethylene Response Factor 1*)<sup>[55]</sup>、*AXR2* (*Auxin resistant 2*)<sup>[56]</sup>等,因此 *HY5* 在植物生长发育的多个方面都有调控作用。*HY5* 蛋白能够与至少四种生物钟调节基因 (*ELF4*、*CCA1*、*TOC1*、*LHY*) 的启动子结合,调节它们的表达,从而参与昼夜节律调节;*HY5* 正向调控了编码硝酸还原酶的 *NIA2* (*Nitrite reductase*) 基因和编码亚硝酸盐还原酶的 *NIR1* (*Nitrite reductase*) 基因,参与植株碳氮平衡的调节<sup>[57]</sup>,*HY5* 还参与了硫、铜等其他营养素的传递通路。此外,*HY5* 在光照条件下还能够抑制下胚轴伸长、促进植物生长和色素积累、调节植物激素的信号传导等<sup>[30]</sup>。

### 2.2 转录因子 HY5 对上游光信号的响应

光是决定植物发育过程中最重要的环境因素之一,植物在吸收不同波长的光时有不同的光受体,其中吸收红光和远红光的光敏色素受体 *PHY* (*Phytochrome*)、吸收蓝光及紫外线 A 波 (UV-A) 的隐花色素受体 *CRY* (*Cryptochrome*) 以及吸收紫外



线 B 波 (UV-B) 的受体 UVR8 (UV resistance locus 8) 与植物花青素的合成有关<sup>[4]</sup>。转录因子 HY5 在不同光下对光信号的响应如图 1 所示。远红光受体 PHYA 在光下会被 COP1-SPA (SUPPRESSOR OF PHYA) 蛋白复合物降解为磷酸化的 PHYA, 磷酸化形态的 PHYA 又负反馈调节了 COP1-SPA 复合物的活性, 使 COP1 从复合物中解离并进入细胞质, 核定位的 HY5 得以积累并发挥功能<sup>[58]</sup>。PIF3 是光敏色素 PHY 的上游信号因子, 在拟南芥中, PIF3 与 HY5 都通过独立的顺式作用元件直接结合到结构基因的启动子上来促进花青素的生物合成, 且 PIF3 需要 HY5 的存在才能发挥作用<sup>[51]</sup>。在蓝光下, 茄子中 SmCRY1 和 SmCRY2 与 SmCOP1 发生相互作用, 抑制了 SmCOP1 对 SmHY5 的泛素化降解, SmHY5 得以积累并激活下游结构基因 *SmCHS* 和 *SmDFR* 的表达, 从而促进花青素的合成<sup>[59]</sup>。Liu 等<sup>[60]</sup>在番茄中的研究也得到了类似的结果: 过量表达 *CRY1a* 的植株会积累更多的花青素, 蓝光照射 3 h 后, *SICOP1* 的转录水平下降, *SIHY5* 的转录水平大幅上升, 表明蓝光对 *SIHY5* 的影响是由 *SICRY1a* 与 *SICOP1* 的相互作用介导的。转录因子 WRKY36 通过结合 HY5 启动子区域的 W-box 元件来抑制 HY5 基因的表达, 而 UVR8 受体在 UV-B 条件下与 WRKY36 互作, 从而抑制了 WRKY36 对 HY5 基因的负调控, 即 UV-B 条件下, UVR8 间

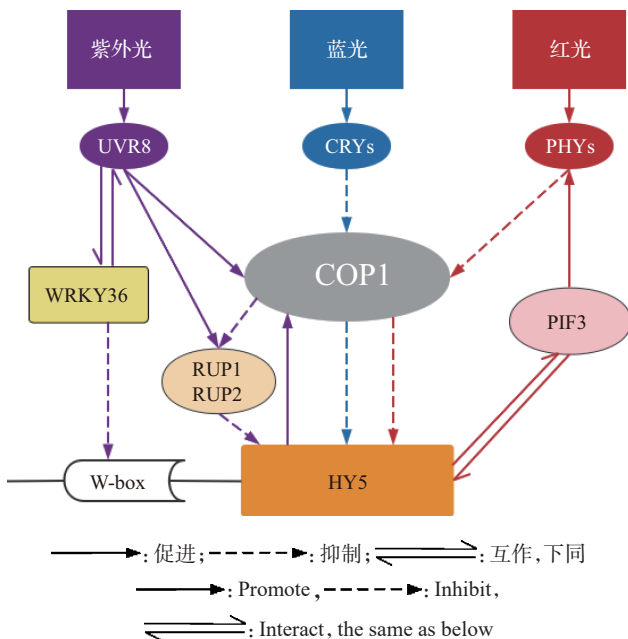


图 1 转录因子 HY5 对上游光信号的响应  
Fig.1 Response of transcription factor HY5 to upstream light signal

接地促进了 HY5 的转录表达<sup>[61]</sup>。此外, COP1 对 UV-B 条件下的光形态建成起到了积极的作用, 这是因为 HY5 在 UV-B 条件下是被 RUP1 (Repressor of UV-B photomorphogenesis 1) 和 RUP2 泛素化降解而不是 COP1, COP1 响应 UV-B 介导了 RUP1 和 RUP2 的降解, 从而保护了 HY5 蛋白<sup>[62]</sup>。在 UV-B 诱导的光形态发生中, HY5 作用于 UVR8 和 COP1 下游的同时, 通过直接与 COP1 启动子区域的 ACE 元件结合激活了 COP1 的表达, 因此 COP1 和 HY5 在 UV-B 光形态发生反应中形成正反馈回路<sup>[63]</sup>。

### 2.3 转录因子 HY5 对下游花青素合成途径中靶基因的调控

HY5 蛋白在响应上游光信号后, 主要通过 3 种方式来影响花青素的合成与积累: 通过直接激活花青素合成通路中结构基因的转录表达从而上调花青素的积累; 通过调控 MYB 类转录因子及 MBW 复合物的表达间接地影响花青素的合成与积累; 通过与其他转录因子形成蛋白复合体共同调控 MYB 等转录因子, 间接调控花青素的积累 (图 2)。

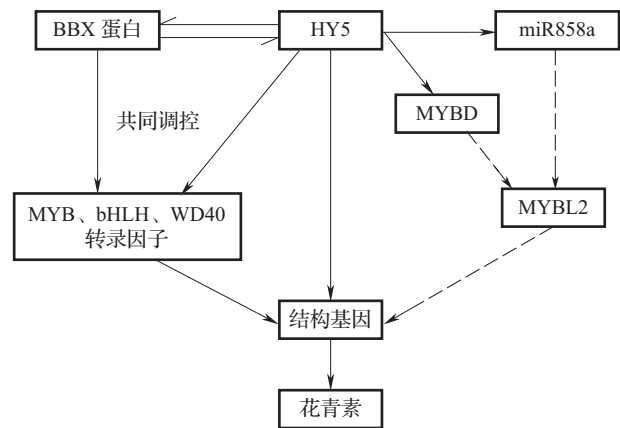


图 2 转录因子 HY5 对花青素合成的调控模式  
Fig.2 Regulation mode of transcription factor HY5 on anthocyanin synthesis

**2.3.1 HY5 直接结合结构基因的启动子激活其转录表达** 拟南芥中 HY5 蛋白对自身基因的转录激活是通过结合启动子区域的 T/G-box (CACGTT) 元件来完成的<sup>[64-65]</sup>。HY5 蛋白能够与结构基因 *CHS* 启动子区域中的 G-box 元件结合, 调控其表达<sup>[66]</sup>。HY5 与其同源基因 *HYH* 在低温下通过结合结构基因 *CHS*、*CHI* 的启动子来诱导花青素的积累<sup>[67]</sup>。HY5 结合黄酮醇合成酶 (FLS, flavonol synthase) 基因启动子区域的 ACE-box (ACGT) 元件, 调控其转录表达<sup>[51]</sup>。苹果 MdHY5 蛋白通过结合 MdHY5 基

因启动子的 E-box (CAATTG) 元件来激活其转录表达<sup>[68]</sup>, 在桃中也有同样的发现, 即 PpHY5 蛋白结合 PpHY5 基因启动子区域的 E-box 元件, 诱导自身表达, 且 PpHY5 能够激活结构基因 PpCHS1、PpCHS2、PpDFR1 的表达<sup>[52]</sup>。草莓 FvHY5 蛋白与结构基因的酵母单杂交试验证实, FvHY5 结合 FvCHS、FvDFR 基因的启动子, 激活其表达<sup>[53]</sup>。

**2.3.2 HY5 对 MYB 类转录因子及 MBW 复合体的调控** 研究表明, HY5 可以通过结合 MYB 转录因子 PAPI 启动子区域的 G-(CACGTC) 和 ACE-boxes 调节 PAPI 基因的表达, 而早期合成基因通过 PAPI 可优先表达, 从而影响花青素的生物合成<sup>[69]</sup>。MYB 类转录因子 MYBL2 能够抑制花青素的积累, MYBD 可以通过结合 MYBL2 的启动子来抑制其表达, 从而增强花色苷的积累。Hoai 等<sup>[70]</sup>的研究发现 HY5 可以通过结合 MYBD 启动子区域的 G-box 元件调控其表达, 从而调控花青素的含量。对 MYBD 转录因子的调控在苹果中也有同样的发现, 苹果 MdHY5 与 MdMYBDL1 启动子的 G-box 元件结合, 上调其表达, 而 MdMYBDL1 的过表达抑制了 MdMYB16 及其同源物 MdMYB308 的表达, 增强了苹果愈伤组织中花青素的积累<sup>[71]</sup>。MdHY5 还可以结合 MdMYB10 基因启动子区域的 G-box 元件, 进而上调结构基因 MdDFR、MdUFGT、MdF3H、MdCHI、MdCHS 的表达<sup>[68]</sup>, 这表明 MdHY5 在不同类型的 MYB 转录因子上游发挥作用, 最终调节苹果中花青素的积累。血橙中 HY5 通过与 Ruby1 (MYB 转录因子) 的 G-box (CACGTC) 元件结合, 正调控 Ruby1 的转录, 参与血橙果皮花青素的光诱导积累<sup>[72]</sup>。番茄中的 SlHY5 通过结合 SLAN2-like (MYB 转录因子) 启动子区域的 ACE-box 元件, 调节 SLAN2 的表达, 并且 SLAN1 (bHLH 类转录因子) 的表达被 SLAN2-like 上调, 从而形成 MBW 三元复合物以调节 SIDFR 等结构基因的表达<sup>[73-74]</sup>。对草莓 FvHY5 蛋白的研究表明, FvHY5 接收上游光信号后诱导了 bHLH 类转录因子 FvbHLH9 的转录, 同时 FvHY5 也能与 FvbHLH9 蛋白互作, 共同激活结构基因 FvCHS 以及 FvDFR 的转录表达<sup>[53]</sup>。Wang 等<sup>[75]</sup>对云红梨 1 号的研究表明, PyHY5 可以直接识别并结合 PyMYB10 和 PyWD40 启动子中的 G-box 元件, 增强其表达, 进而促进红色梨表皮花青素的积累。研究发现在拟南芥中还存在这样一种花青素积累的调控方式, 即“光-HY5-miR858a-MYBL2-花青素”<sup>[33]</sup>, 过表达 miR858a 的植株通过翻译抑制花青素

负调控因子 MYBL2 的表达来间接增加花青素的积累, 而 miR858a 依赖 HY5 进行光响应性表达<sup>[76]</sup>。

**2.3.3 HY5 与其他转录因子互作共同调控花青素的合成** B-box (BBX) 家族蛋白质是一组锌指转录因子, 在植物生长和发育以及生物和非生物胁迫反应中发挥着一系列不同的生理功能<sup>[77]</sup>。有多个研究揭示了 HY5 与 BBX 转录因子家族的互作对花青素的积累也有影响, B-box 类蛋白响应光诱导, 并辅助 HY5 蛋白共同参与植物花青素合成转录调控<sup>[78]</sup>。Bai 等<sup>[28]</sup>探究了梨中两种 BBX 蛋白的功能, 结果表明, PpBBX18 通过两个 B-Box 结构域与 PpHY5 形成异二聚体, PpBBX18 为 PpHY5 与 PpMYB10 启动子区域 G-Box 的结合提供作用活性, 诱导 PpMYB10 的转录。而 PpBBX21 分别与 PpHY5 和 PpBBX18 相互作用, 阻碍了 PpHY5-PpBBX18 转录激活复合物的形成, 进而抑制了花青素的生物合成。在毛果杨中对 PtrBBX23 的研究结果表明, PtrBBX23 对结构基因 CHS、F3H 及 MYB 转录因子 MYB115、MYB119 有转录激活活性, 且 PtrHY5 通过 C 端 bZIP 结构域与 PtrBBX23 基因 N 端的第 2 个 B-box 相互作用来增强 PtrBBX23 对下游基因的激活活性<sup>[79]</sup>。有研究表明, 紫外光 UV-B 能够诱导植物花青素的积累, An 等<sup>[29]</sup>在发现 MdHY5 和 MdBBX22 转录因子均可独立增加 UV-B 诱导苹果愈伤组织花青素积累量的基础上, 探究发现 MdBBX22 与 MdHY5 互作, 共同促进花青素的积累。此外, MdBBX24 和 MdBBX33 均与 MdHY5 互相作用调控花青素合成, 这表明 BBX-HY5 相互作用是一个通用的调节模块<sup>[28, 30]</sup>。

### 3 展望

花青素在植物体内的合成途径已研究的较为清楚, 近年来也有大量的研究阐述了其转录调控机制以及环境因素对花青素积累的影响。光照作为影响植物花青素合成的重要因素<sup>[80]</sup>, 近年来越来越受到人们的关注, 解析植物从接收光信号到影响花青素合成的调控机制有重要的生物学意义。因此, HY5 作为光形态建成中重要的转录因子, 阐明以其为中心的花青素合成调控网络就变得十分重要。

目前, 对于 HY5 蛋白在花青素生物合成中的作用机理的研究越来越多, 然而还有一些问题是我们应该深入研究的: HY5 蛋白对下游转录因子的激活多见于 MYB 类转录因子, 那么其对 bHLH 类转录因子及 WD40 蛋白是否有直接的转录激活作用?

除 BBX 蛋白外, HY5 蛋白是否还能与其他的转录因子结合形成复合物共同调控花青素的生物合成? microRNA 也是近年来转录调控研究的热点, 已有研究表明了 HY5 蛋白对 miR858 的调控作用, 那么在花青素合成通路中, 是否还有其他的 microRNA 受到 HY5 蛋白的调控? 植物在受到逆境胁迫时也会积累花青素, 如温度变化、干旱等, HY5 蛋白在植物受逆境胁迫时对花青素的积累是否有影响呢? 现阶段的研究, 已在梨、苹果、番茄、葡萄风信子等物种中探究了 HY5 蛋白对花青素积累的功能及机制, 后续的研究还应在多种植物中阐明其功能及调控机理, 以期对高花青素品种的育种工作有一定的指导作用。

### 参考文献

- [1] 王峰, 王秀杰, 赵胜男, 闫家榕, 卜鑫, 张颖, 刘玉凤, 许涛, 齐明芳, 齐红岩, 李天来. 光对园艺植物花青素生物合成的调控作用. 中国农业科学, 2020, 53(23): 4904-4917  
Wang F, Wang X J, Zhao S N, Yan J R, Bu X, Zhang Y, Liu Y F, Xu T, Qi M F, Qi H Y, Li T L. Light regulation of anthocyanin biosynthesis in horticultural crops. Scientia Agricultura Sinica, 2020, 53(23): 4904-4917
- [2] 宋建辉, 郭长奎, 石敏. 植物花青素生物合成及调控. 分子植物育种, 2021, 19(11): 3612-3620  
Song J H, Guo C K, Shi M. Anthocyanin biosynthesis and transcriptional regulation in plant. Molecular Plant Breeding, 2021, 19(11): 3612-3620
- [3] 仇菊, 朱宏, 刘鹏, 王靖, 孙君茂. 我国彩色马铃薯主栽品种的营养成分分析. 中国食物与营养, 2018, 24(11): 10-14  
Qiu J, Zhu H, Liu P, Wang J, Sun J M. Analysis on nutrients of main cultivars of colored fleshed potatoes in China. Food and Nutrition in China, 2018, 24(11): 10-14
- [4] 洪艳, 武宇薇, 宋想, 李梦灵, 戴思兰. 光照调控园艺作物花青素生物合成的分子机制. 园艺学报, 2021, 48(10): 1969-1982  
Hong Y, Wu Y W, Song X, Li M L, Dai S L. Molecular mechanism of light-induced anthocyanin biosynthesis in horticultural crops. Acta Horticulturae Sinica, 2021, 48(10): 1969-1982
- [5] Yoon M K, Shin J, Choi G, Choi B S. Intrinsically unstructured N-terminal domain of bZIP transcription factor HY5. Proteins: Structure, Function, and Bioinformatics, 2006, 65(4): 856-866
- [6] Holton T A, Cornish E C. Genetics and biochemistry of anthocyanin biosynthesis. The Plant Cell, 1995, 7(7): 1071-1083
- [7] Al Sane K O, Hesham A E L. Biochemical and genetic evidences of anthocyanin biosynthesis and accumulation in a selected tomato mutant. Rendiconti Lincei, 2015, 26(3): 293-306
- [8] 刘恺媛, 王茂良, 辛海波, 张华, 丛日晨, 黄大庄. 植物花青素合成与调控研究进展. 中国农学通报, 2021, 37(14): 41-51  
Liu K Y, Wang M L, Xin H B, Zhang H, Cong R C, Huang D Z. Anthocyanin biosynthesis and regulate mechanisms in plants: A review. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2021, 37(14): 41-51
- [9] Li Y K, Cui W, Qi X J, Qiao C K, Lin M M, Zhong Y P, Hu C, Fang J B. Chalcone synthase-encoding AeCHS is involved in normal petal coloration in *Actinidia eriantha*. Genes, 2019, 10(12): 949
- [10] Keykha F, Bagheri A, Moshtaghi N, Bahrami A R, Sharifi A. RNAi-induced silencing in floral tissues of *Petunia hybrida* by agroinfiltration: A rapid assay for chalcone isomerase gene function analysis. Cellular and Molecular Biology, 2016, 62(10): 26-31
- [11] 冯志熙, 刘应丽, 朱佳鹏, 罗超, 黄武略, 李新艺, 蔡斌, 黄海泉, 黄美娟. 滇水金凤黄烷酮 3-羟化酶基因 (*IuF3H*) 的克隆及表达分析. 分子植物育种, 2021, 19(1): 65-71  
Feng Z X, Liu Y L, Zhu J P, Luo C, Huang W L, Li X Y, Cai B, Huang H Q, Huang M J. Cloning and expression analysis of *IuF3H* gene in *impatiens uliginosa*. Molecular Plant Breeding, 2021, 19(1): 65-71
- [12] 孙海燕, 安泽伟, 李琴, 王健. 三色堇 *DFR* 基因的克隆及表达分析. 江苏农业科学, 2015, 43(11): 34-37  
Sun H Y, An Z W, Li Q, Wang J. Cloning and expression analysis of pansy *DFR* gene. Jiangsu Agricultural Sciences, 2015, 43(11): 34-37
- [13] 杨慧珍. 甘薯花青素合成酶 (*ANS*) 基因的克隆及其组织表达模式分析. 山西农业科学, 2020, 48(11): 1718-1723  
Yang H Z. Cloning of the *ANS* gene and analysis of its tissue expression in *ipomoea batatas*. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2020, 48(11): 1718-1723
- [14] 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, Wanger D R. Activation tagging in tomato identifies a transcriptional regulator of anthocyanin biosynthesis, modification, and transport. The Plant Cell, 2003, 15(8): 1689-1703
- [15] Yan S S, Chen N, Huang Z J, Li D J, Zhi J J, Yu B W, Liu X X, Cao B H, Qiu Z K. Anthocyanin fruit encodes an R2R3-MYB transcription factor, SIAN2-like, activating the transcription of SIMYBATV to fine-tune anthocyanin content in tomato fruit. New Phytologist, 2020, 225(5): 2048-2063
- [16] Quattrocchio F, Wing J F, Woude V D K, Mol J N M, Koes R. Analysis of bHLH and MYB domain proteins: Species-specific regulatory differences are caused by divergent evolution of target anthocyanin genes. The Plant Journal, 1998, 13(4): 475-488
- [17] Spelt C, Quattrocchio F, Mol J N M, Koes R. *Anthocyanin1* of petunia encodes a basic helix-loop-helix protein that directly activates transcription of structural anthocyanin genes. The Plant Cell, 2000, 12(9): 1619-1632
- [18] Payyavula R S, Singh R K, Navarre D A. Transcription factors, sucrose, and sucrose metabolic genes interact to regulate potato phenylpropanoid metabolism. Journal of Experimental Botany, 2013, 6(16): 5115-5131
- [19] 梁立军, 杨伟辰, 王二欢, 邢丙聪, 梁宗锁. 植物花青素生物合成与调控研究进展. 安徽农业科学, 2018, 46(21): 18-24  
Liang L J, Yang Y C, Wang E H, Xing B C, Liang Z S. Research progress on biosynthesis and regulation of plant anthocyanin. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2018, 46(21): 18-24
- [20] 庄维兵, 刘天宇, 束晓春, 渠慎春, 翟恒华, 王涛, 张凤娇, 王忠. 植物体内花青素生物合成及呈色的分子调控机制. 植物生理学报, 2018, 54(11): 1630-1644  
Zhuang W B, Liu T Y, Shu X C, Qu S C, Zhai H H, Wang T, Zhang F J, Wang Z. The molecular regulation mechanism of anthocyanin biosynthesis and coloration in plants. Plant Physiology Journal, 2018, 54(11): 1630-1644
- [21] Baudry A, Heim M A, Dubreucq B, Caboche M, Weissshaar B, Lepiniec L. TT2, TT8, and TTG1 synergistically specify the expression of BANYULS and proanthocyanidin biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. The Plant Journal, 2004, 39(3): 366-380
- [22] 高国应, 伍小方, 张大为, 周定港, 张凯旋, 严明理. MBW 复合体在植物花青素合成途径中的研究进展. 生物技术通报, 2020, 36(1): 126-134



- Gao G Y, Wu X F, Zhang D W, Zhou D G, Zhang K X, Yan M L. Research progress on the MBW complexes in plant anthocyanin biosynthesis pathway. *Biotechnology Bulletin*, 2020, 36(1): 126-134
- [23] Carey C C, Strahle J T, Selinger D A, Chandler V L. Mutations in the pale aleurone color1 regulatory gene of the *Zea mays* anthocyanin pathway have distinct phenotypes relative to the functionally similar TRANSPARENT TESTA GLABRA1 gene in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Cell*, 2004, 16(2): 450-464
- [24] Liu H N, Su J, Zhu Y f, Yao G F, Allan A C, Charles A D, Shu Q, Kui L W, Zhang S L, Wu J. The involvement of PybZIPa in light-induced anthocyanin accumulation via the activation of PyUFGT through binding to tandem G-boxes in its promoter. *Horticulture Research*, 2019, 6(1): 1-13
- [25] Hu J F, Fang H C, Wang J, Yue X X, Su M Y, Mao Z L, Zou Q, Jiang H Y, Guo Z W, Yu L, Feng T, Lu L, Peng Z G, Zhang Z Y, Wang N, Chen X S. Ultraviolet B-induced MdWRKY72 expression promotes anthocyanin synthesis in apple. *Plant Science*, 2020, 292: 110377
- [26] 李闯. WRKY26-bHLH3 共促进红皮梨花青苷合成及花青苷抑制黑曲霉侵染的分子机制研究. 合肥: 合肥工业大学, 2020
- Li C. Molecular mechanism of WRKY26-bHLH3 co-promoting red pear anthocyanin synthesis and anthocyanin inhibition of aspergillus niger infection. Hefei: Hefei University of Technology, 2020
- [27] Cong L, Qu Y Y, Sha G Y, Zhang S C, Ma Y F, Chen M, Zhai R, Yang C Q, Xu L F, Wang Z G. *PbWRKY75* promotes anthocyanin synthesis by activating *PbDFR*, *PbUFGT* and *PbMYB10b* in pear. *Physiologia Plantarum*, 2021, 173(4): 1841-1849
- [28] Bai S L, Tao R Y, Yin L, Ni J B, Yang Q S, Yan X H, Yang F, Guo X P, Li H X, Teng Y W. Two B-box proteins, PpBBX18 and PpBBX21, antagonistically regulate anthocyanin biosynthesis via competitive association with *Pyrus pyrifolia* ELONGATED HYPOCOTYL 5 in the peel of pear fruit. *The Plant Journal*, 2019, 100(6): 1208-1223
- [29] An J P, Wang X F, Zhang X W, Bi S Q, You C X, Hao Y J. MdBBX22 regulates UV-B-induced anthocyanin biosynthesis through regulating the function of MdHY5 and is targeted by MdBT2 for 26S proteasome-mediated degradation. *Plant Biotechnology Journal*, 2019, 17(12): 2231-2233
- [30] Gangappa S N, Botto J F. The multifaceted roles of HY5 in plant growth and development. *Molecular Plant*, 2016, 9(10): 1353-1365
- [31] Zhao X C, Zeng X S, Lin N, Yu S W, Fernie A R, Zhao J. CsbZIP1-CsMYB12 mediates the production of bitter-tasting flavonols in tea plants (*Camellia sinensis*) through a coordinated activator-repressor network. *Horticulture Research*, 2021, 8(1): 1-18
- [32] Luo Q J, Mittal A, Jia F, Christopher D R. An autoregulatory feedback loop involving PAP1 and TAS4 in response to sugars in *Arabidopsis*. *Plant Molecular Biology*, 2012, 80(1): 117-129
- [33] 王玉龙. 拟南芥转录因子 HY5 下游靶 microRNA 功能研究. 郑州: 河南农业大学, 2018
- Wang Y L. Functional characterization of microRNAs regulated by transcriptional factor HY5 in *Arabidopsis*. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2018
- [34] 康语桐, 周波. MicroRNA 对植物花青素合成调控的研究进展. *分子植物育种*, 2021, 19(8): 2621-2626
- Kang Y T, Zhou B. Advances in the regulation of anthocyanin in biosynthesis by MicroRNA. *Molecular Plant Breeding*, 2021, 19(8): 2621-2626
- [35] He L H, Tang R M, Shi X W, Wang W B, Cao Q H, Liu X Y, Wang T, Sun Y, Zhang H M, Li R Z, Jia X Y. Uncovering anthocyanin biosynthesis related microRNAs and their target genes by small RNA and degradome sequencing in tuberous roots of sweetpotato. *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1): 1-19
- [36] Jorge G V, Kurepin L V, Reyes M M D. Evaluating the involvement and interaction of abscisic acid and miRNA156 in the induction of anthocyanin biosynthesis in drought-stressed plants. *Planta*, 2017, 246(2): 299-312
- [37] Boss P K, Davies C, Robinson S P. Expression of anthocyanin biosynthesis pathway genes in red and white grapes. *Plant Molecular Biology*, 1996, 32(3): 565-569
- [38] Solfanelli C, Poggi A, Loreti E, Alpi A, Perata P. Sucrose-specific induction of the anthocyanin biosynthetic pathway in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 2006, 140(2): 637-646
- [39] 王海竹, 徐启江, 闫海芳. 光照、糖和激素对花青素合成调控的综述. *江西农业学报*, 2016, 28(9): 35-41
- Wang H Z, Xu Q J, Yan H F. Summary of regulation of anthocyanin synthesis by light, sugar and hormone. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2016, 28(9): 35-41
- [40] Yamaguchi S. Gibberellin metabolism and its regulation. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59: 225-251
- [41] Jeong S W, Das P K, Jeoung S C, Song J Y, Lee H K, Kim Y K, Kim W J, Park Y L, Yoo S D, Choi S B, Choi G, Park Y. Ethylene suppression of sugar-induced anthocyanin pigmentation in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 2010, 154(3): 1514-1531
- [42] Kim S, Hwang G, Lee S, Zhu J Y, Paik I, Nguyen T T, Kim J, Oh E. High ambient temperature represses anthocyanin biosynthesis through degradation of HY5. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1787
- [43] 王志冉, 王红艳, 邓海峰, 许传强. 转录因子 HY5 在植物光形态建成和氮代谢中的调控作用. *中国蔬菜*, 2018(5): 20-27
- Wang Z R, Wang H Y, Deng H F, Xu C Q. Regulation of transcription factor HY5 in plant photomorphogenesis and nitrogen metabolism. *China Vegetables*, 2018(5): 20-27
- [44] Yoon M K, Shin J, Choi G, Choi B S. Intrinsically unstructured N-terminal domain of bZIP transcription factor HY5. *Proteins*, 2006, 65(4): 856-866
- [45] 孙梅, 周波, 王宇, 李玉花. 植物光调控因子 COP1、HY5 的研究进展. *生物技术通讯*, 2009, 20(2): 291-294
- Sun M, Zhou B, Wang Y, Li Y H. Advances of researches on light regulator COP1, HY5 in plants. *Biotechnology Bulletin*, 2009, 20(2): 291-294
- [46] 张荔, 周波, 李玉花. 植物 HY5 蛋白结构与功能的研究进展. *植物生理学通讯*, 2010, 46(10): 985-990
- Zhang L, Zhou B, Li Y H. Advances in the structure and function of HY5 in plant. *Plant Physiology Journal*, 2010, 46(10): 985-990
- [47] Chang C J, Li Y H, Chen L T, Chen W C, Hsieh W P, Shin J, Jane W N, Chou S J, Choi G, Hu J M, Somerville S, Wu S H. LZFL1, a HY5-regulated transcriptional factor, functions in *Arabidopsis* de-etiolation. *The Plant Journal*, 2008, 54(2): 205-219
- [48] Li J, Li G, Gao S, Martinez C, He G M, Zhou Z Z, Huang X, Lee J H, Zhang H Y, Shen Y P, Wang H Y, Deng X W. *Arabidopsis* transcription factor ELONGATED HYPOCOTYL5 plays a role in the feedback regulation of phytochrome A signaling. *The Plant Cell*, 2010, 22(11): 3634-3649
- [49] Lee J, He K, Stolz V, Lee H, Figueroa P, Gao Y, Tongprasit W, Zhao H Y, Lee I, Deng X W. Analysis of transcription factor HY5 genomic binding sites revealed its hierarchical role in light regulation of development. *The Plant Cell*, 2007, 19(3): 731-749
- [50] Andronis C, Barak S, Knowles S M, Shoji S, Elaine M T. The clock protein CCA1 and the bZIP transcription factor HY5 physically interact to regulate gene expression in *Arabidopsis*. *Molecular Plant*, 2008, 1(1): 58-67
- [51] Shin J, Park E, Choi G. PIF3 regulates anthocyanin biosynthesis

- in an HY5-dependent manner with both factors directly binding anthocyanin biosynthetic gene promoters in *Arabidopsis*. The Plant Journal, 2007, 49 ( 6 ): 981-994
- [ 52 ] Zhao Y, Min T, Chen M J, Wang H X, Zhu C Q, Jin R, Allan A C, Lin-Wang K, Xu C J. The photomorphogenic transcription factor PpHY5 regulates anthocyanin accumulation in response to UVA and UVB irradiation. Frontiers in Plant Science, 2021, 11: 2295
- [ 53 ] Li Y, Xu P B, Chen G Q, Wu J, Liu Z C, Lian H L. FvbHLH9 functions as a positive regulator of anthocyanin biosynthesis by forming a HY5-bHLH9 transcription complex in strawberry fruits. Plant and Cell Physiology, 2020, 61 ( 4 ): 826-837
- [ 54 ] Toledo-Ortiz G, Johansson H, Lee K P, Bou-Torrent J, Stewart K, Steel G, Rodríguez-Concepción M, Halliday K J. The HY5-PIF regulatory module coordinates light and temperature control of photosynthetic gene transcription. PLOS genetics, 2014, 10 ( 6 ): e1004416
- [ 55 ] Li Z F, Zhang L X, Yu Y W, Quan R D, Zhang Z J, Zhang H W, Huang R F. The ethylene response factor AtERF11 that is transcriptionally modulated by the bZIP transcription factor HY5 is a crucial repressor for ethylene biosynthesis in *Arabidopsis*. The Plant Journal, 2011, 68 ( 1 ): 88-99
- [ 56 ] Cluis C P, Mouchel C F, Hardtke C S. The *Arabidopsis* transcription factor HY5 integrates light and hormone signaling pathways. The Plant Journal, 2004, 38 ( 2 ): 332-347
- [ 57 ] Huang L F, Zhang H C, Zhang H Y, Deng X W, Wei N. HY5 regulates nitrite reductase 1 ( *NIR1* ) and ammonium transporter1; 2 ( *AMT1; 2* ) in *Arabidopsis* seedlings. Plant Science, 2015, 238: 330-339
- [ 58 ] 周杨杨, 李继刚. 植物远红光受体——光敏色素 A 的研究进展. 自然杂志, 2019, 41 ( 3 ): 188-196
- Zhou Y Y, Li J G. Research progress in phytochrome A signaling. Chinese Journal of Nature, 2019, 41 ( 3 ): 188-196
- [ 59 ] Jiang M M, Ren L, Lian H L, Liu Y, Chen H Y. Novel insight into the mechanism underlying light-controlled anthocyanin accumulation in eggplant ( *Solanum melongena* L. ). Plant Science, 2016, 249: 46-58
- [ 60 ] Liu C C, Chi C, Jin L J, Zhu J H, Yu J Q, Zhou Y H. The bZIP transcription factor HY5 mediates CRY1a-induced anthocyanin biosynthesis in tomato. Plant, Cell & Environment, 2018, 41 ( 8 ): 1762-1775
- [ 61 ] Yang Y, Liang T, Zhang L B, Shao K, Gu X X, Shang R X, Shi N, Li X, Zhang P, Liu H T. UVR8 interacts with WRKY36 to regulate HY5 transcription and hypocotyl elongation in *Arabidopsis*. Nature Plants, 2018, 4 ( 2 ): 98-107
- [ 62 ] Ren H, Han J P, Yang P Y, Mao W W, Liu X, Qiu L L, Qian C Z, Liu Y, Chen Z R, Ouyang X H, Chen X, Deng X W, Huang X. Two E3 ligases antagonistically regulate the UV-B response in *Arabidopsis*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2019, 116 ( 10 ): 4722-4731
- [ 63 ] Huang X, Ouyang X H, Yang P Y, Lau O S, Li G, Li J G, Chen H D, Deng X W. *Arabidopsis* FHY3 and HY5 positively mediate induction of COP1 transcription in response to photomorphogenic UV-B light. The Plant Cell, 2012, 24 ( 11 ): 4590-4606
- [ 64 ] Abbas N, Maurya J P, Senapati D, Gangappa S N, Chattopadhyay S. *Arabidopsis* CAM7 and HY5 physically interact and directly bind to the HY5 promoter to regulate its expression and thereby promote photomorphogenesis. The Plant Cell, 2014, 26 ( 3 ): 1036-1052
- [ 65 ] Binkert M, Kozma-Bognár L, Terecskei K, Veylder L D, Nagy F, Ulm R. UV-B-Responsive association of the *Arabidopsis* bZIP transcription factor ELONGATED HYPOCOTYL5 with target genes, including its own promoter. The Plant Cell, 2014, 26 ( 10 ): 4200-4213
- [ 66 ] Ang L H, Chattopadhyay S, Wei N, Oyama T, Okada K, Batschauer A, Deng X W. Molecular interaction between COP1 and HY5 defines a regulatory switch for light control of *Arabidopsis* development. Molecular Cell, 1998, 1 ( 2 ): 213-222
- [ 67 ] Zhang Y Q, Zheng S, Liu Z J, Wang L G, Bi Y R. Both HY5 and HYH are necessary regulators for low temperature-induced anthocyanin accumulation in *Arabidopsis* seedlings. Journal of Plant Physiology, 2011, 168 ( 4 ): 367-374
- [ 68 ] An J P, Qu F J, Yao J F, Wang X N, You C X, Wang X F, Hao Y J. The bZIP transcription factor MdHY5 regulates anthocyanin accumulation and nitrate assimilation in apple. Horticulture Research, 2017, 4 ( 1 ): 1-9
- [ 69 ] Shin D H, Choi M G, Kim K, Bang G, Cho M, Choi S B, Choi G, Park Y. HY5 regulates anthocyanin biosynthesis by inducing the transcriptional activation of the MYB75/PAP1 transcription factor in *Arabidopsis*. FEBS Letters, 2013, 587 ( 10 ): 1543-1547
- [ 70 ] Hoai N H, Young J C, Kang G H, Yoo S D, Hong S W, Lee H J. MYBD employed by HY5 increases anthocyanin accumulation via repression of MYBL2 in *Arabidopsis*. The Plant Journal, 2015, 84 ( 6 ): 1192-1205
- [ 71 ] Liu W J, Wang Y C, Sun J J, Jiang H Y, Xu H F, Wang N, Jiang S H, Fang H C, Zhang Z Y, Wang Y L, Chen X S. MdMYBDL1 employed by MdHY5 increases anthocyanin accumulation via repression of MdMYB16/308 in apple. Plant Science, 2019, 283: 32-40
- [ 72 ] Huang D, Yuan Y, Tang Z Z, Huang Y, Kang C Y, Deng X X, Xu Q. Retrotransposon promoter of Ruby1 controls both light- and cold-induced accumulation of anthocyanins in blood orange. Plant, Cell & Environment, 2019, 42 ( 11 ): 3092-3104
- [ 73 ] Sun C L, Deng L, Du M M, Zhao J H, Chen Q, Huang T T, Jiang H L, Li C B, Li C Y. A transcriptional network promotes anthocyanin biosynthesis in tomato flesh. Molecular Plant, 2020, 13 ( 1 ): 42-58
- [ 74 ] Qiu Z K, Wang H J, Li D J, Yu B W, Hui Q L, Yan S S, Huang Z J, Cui X, Cao B H. Identification of candidate HY5-dependent and -independent regulators of anthocyanin biosynthesis in tomato. Plant and Cell Physiology, 2019, 60 ( 3 ): 643-656
- [ 75 ] Wang Y Y, Zhang X D, Zhao Y R, Yang J, He Y Y, Li G C, Ma W R, Huang X L, Su J. Transcription factor PyHY5 binds to the promoters of PyWD40 and PyMYB10 and regulates its expression in red pear 'Yunhongli No. 1'. Plant Physiology and Biochemistry, 2020, 154: 665-674
- [ 76 ] Wang Y L, Wang Y Q, Song Z Q, Zhang H Y. Repression of MYBL2 by both microRNA858a and HY5 leads to the activation of anthocyanin biosynthetic pathway in *Arabidopsis*. Molecular Plant, 2016, 9 ( 10 ): 1395-1405
- [ 77 ] Gangappa S N, Botto J F. The BBX family of plant transcription factors. Trends in Plant Science, 2014, 19 ( 7 ): 460-470
- [ 78 ] Yadav A, Ravindran N, Singh D, Rahul P V, Datta S. Role of *Arabidopsis* BBX proteins in light signaling. Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology, 2020, 29: 1-13
- [ 79 ] Li C F, Pei J L, Yan X, Cui X, Tsuruta M, Liu Y, Lian C L. A poplar B-box protein PtrBBX23 modulates the accumulation of anthocyanins and proanthocyanidins in response to high light. Plant, Cell & Environment, 2021, 44 ( 9 ): 3015-3033
- [ 80 ] 张磊, 曹德美, 胡建军. 植物叶色形成调控机制研究进展. 植物遗传资源学报, 2021, 22 ( 2 ): 293-303
- Zhang L, Cao D M, Hu J J. Advance of the regulation mechanism of leaf color formation in plants. Journal of Plant Genetic Resources, 2021, 22 ( 2 ): 293-303