

胡萝卜根色及其色素组分的遗传和育种研究进展

刘 星¹, 黄建新¹, 欧承刚¹, 赵志伟¹, 李成江², 庄飞云¹

(¹ 中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081; ² 宿州市农业科学院, 安徽宿州 234000)

摘要: 胡萝卜作为世界十大蔬菜作物之一, 是人类重要的维生素 A 源。我国是胡萝卜主要生产国, 拥有丰富的地方胡萝卜种质资源, 包含橘色、红色、黄色和紫色等不同类型。多样根色的胡萝卜种质不仅是研究类胡萝卜素、花青素等合成与代谢调控的有利材料, 也是胡萝卜起源和驯化研究的重要资源。本文梳理了不同根色胡萝卜的驯化历史和主要色素组分, 综述了调控胡萝卜肉质根中类胡萝卜素、花青素积累的遗传位点、基因及其功能研究进展, 介绍了不同根色品种的用途和选育方法, 并对胡萝卜根色性状今后的研究内容和方向作了展望, 以期对胡萝卜根色的调控机理研究和不同根色品种的选育提供依据。

关键词: 胡萝卜; 根色; 类胡萝卜素; 花青素; 遗传调控

Current Advances on Inheritance and Breeding of Carrot Root Color and Its Pigment Components

LIU Xing¹, HUANG Jian-xin¹, OU Cheng-gang¹, ZHAO Zhi-wei¹, LI Cheng-jiang², ZHUANG Fei-yun¹

(¹ Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081;

² Suzhou Academy of Agricultural Sciences, Anhui Suzhou 234000)

Abstract: Carrot (*Daucus carota* L.), which is one of the top-ten ranking vegetable crops in the world, is an important source of vitamin A in human diets. China is a major producer of carrot and has rich carrot landraces with colors (i.e. orange, red, yellow and purple). The carrot germplasm resources with diverse root colors enabled deciphering the regulation mechanisms of the synthesis and metabolism of carotenoids and anthocyanins, and the origin and domestication of carrot. This article outlined the domestication history and major pigment components of carrot with different root colors, reviewed the research progress of genetic loci and functional genes modulating the accumulation of carotenoids and anthocyanins in carrot roots, introduced the uses and breeding methods of varieties with different root colors, as well as provided prospects in future research of carrot root color traits, thus serving as a basis for understanding the regulation mechanisms of carrot root color and breeding with colorful varieties.

Key words: carrot; root color; carotenoids; anthocyanin; genetic regulation

胡萝卜作为一种根茎类蔬菜作物, 肉质根营养丰富, 是人类膳食不可或缺的重要维生素来源。大约 1100 年前, 胡萝卜作为根茎作物被驯化, 阿富汗是胡萝卜最早的演化中心。类胡萝卜素和花青素

在肉质根的合成和积累差异形成了多种多样的胡萝卜根色类型^[1]。橘色品种是目前世界范围内栽培最广泛的类型, 也是驯化和现代育种选择的主要类型, 其肉质根富含 α -胡萝卜素和 β -胡萝卜素, 而

收稿日期: 2022-03-17 修回日期: 2022-04-11 网络出版日期: 2022-04-27

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20220317001>

第一作者研究方向为蔬菜遗传育种, E-mail: liuxing02@caas.cn

通信作者: 庄飞云, 研究方向为蔬菜遗传育种, E-mail: zhuangfeiyun@caas.cn

基金项目: 国家自然科学基金青年项目 (32102379); 国家大宗蔬菜产业技术体系 (CARS-23); 中国农业科学院科技创新工程项目 (CAAS-ASTIP); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项 (任务编号 IVF-BRF2022001)

Foundation projects: National Natural Science Foundation of China (32102379); China Agriculture Research System (CARS-23); Agricultural Science and Technology Innovation Program of the Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS-ASTIP); Central Public-interest Scientific Institution Basal Research Fund (No.IVF-BRF2022001)

叶黄素、番茄红素和花青素等在肉质根中的富积还形成了黄色、红色和紫色等其他根色类型^[2]。我国是世界第一大胡萝卜生产国和主要出口国,尤以内蒙古、河北、山西、陕西、山东、河南、江苏、福建等省(自治区)栽培较多,并以橘色类型为主。根据联合国粮食与农业组织(FAO)统计,2020年,全球胡萝卜栽培总面积为112.6万hm²,其中中国达到40.0万hm²。根色丰富的胡萝卜资源不仅为人类提供了营养和天然的色素来源,也为研究植物根色性状的遗传调控提供了理想材料。目前虽然已有较多关于胡萝卜根色的研究,但由于胡萝卜根色组分多样,其积累模式不仅存在组织器官特异性,而且在不同遗传背景的材料中存在差异,所以少数基因的克隆和功能分析尚不能解析胡萝卜根色变异的遗传调控网络。本文基于前人研究结果,对胡萝卜根色及其色素组分的遗传和育种研究进行梳理和总结,以期对胡萝卜根色性状的后续研究提供参考。

1 胡萝卜根色的驯化

公元10世纪,胡萝卜在阿富汗地区开始被驯化种植,紫色和黄色胡萝卜是最早的栽培类型,16世纪,在西班牙和德国出现了橘色胡萝卜^[3]。由于维生素A对人体健康的有益作用,以及橘色对人类视觉的更强吸引力,橘色类型成为目前育种的主要方向。

综合前期形态学观察和近年来的分子遗传学研究结果,目前较为一致的研究观点是胡萝卜种质资源存在东方和西方基因型/变种,其中西方变种的胡萝卜肉质根富含类胡萝卜素,东方变种的胡萝卜肉质根富含花青素和少量类胡萝卜素^[4-6]。Simmonds^[7]认为东方紫色胡萝卜由阿富汗地区含有花青素的*D.carota*种的亚种*ssp.carota*演变而来,西方橘色胡萝卜起源于东方紫色胡萝卜。但相反地,Heywood^[8]不认为西方类型直接来源于东方类型,并提出了西方类型胡萝卜驯化过程中存在二次驯化事件的假说。

南宋绍兴29年(公元1159年)《绍兴校定经史证类备急本草》记载了:“胡萝卜味甘平无毒……处处产之。”说明公元12世纪我国已经盛产胡萝卜,但没有提及颜色。根据《本草纲目》和《农桑辑要》等史料记载,胡萝卜传入中国后逐渐形成了黄、红两种颜色类型^[9]。从20世纪90年代开始,中国农业科学院蔬菜花卉研究所等单位开始对我国地方品种资源进行收集和调查,并对其主要农艺性状和营养

品质指标进行了观测^[10]。截至目前,国家蔬菜种质资源中期库共收集编目保存的胡萝卜中国地方品种有389份,来自于27个不同省、市、自治区,包含有橘色、黄色、红色、紫色和白色肉质根材料等(图1)。



图1 不同根色的胡萝卜材料

Fig. 1 Carrot materials with different root colors

2 胡萝卜肉质根的颜色组分

2.1 类胡萝卜素

类胡萝卜素是植物光合作用的重要组成部分,目前已发现了700余种天然类胡萝卜素。类胡萝卜素不仅是维生素A生物合成的唯一前体,还是脱落酸和独脚金内脂的最终前体,并对活性氧和自由基介导的氧化损伤具有保护作用^[11-12]。因其抗辐射和抗氧化功能,类胡萝卜素被广泛应用于化妆品和制药行业^[13]。大量研究已阐明了植物类胡萝卜素生物合成的主要途径,香叶基香叶基焦磷酸在包括植物烯萜合酶、番茄红素 β -环化酶、番茄红素 ϵ -环化酶、胡萝卜素 β -羟化酶和胡萝卜素 ϵ -羟化酶在内的一系列酶的作用下,产生了不同类型的类胡萝卜素^[14-16]。类胡萝卜素的顏色主要为橘黄色(例如叶黄素、玉米黄素、 α -胡萝卜素、 β -胡萝卜素等),橘红色(例如辣椒红素),或红色(番茄红素、虾红素等)。

橘色胡萝卜在其肉质根中大量积累 β -胡萝卜素和 α -胡萝卜素,红色胡萝卜肉质根中富含番茄红素,而黄色胡萝卜则主要积累叶黄素,大多数野生胡萝卜极少积累类胡萝卜素呈现白色^[17-18]。在植物非绿色组织中,类胡萝卜素在质体中积累,以晶体或脂滴的形式包裹在质体小球内^[19-20]。类胡萝卜素的积累水平受到多种机制的调控,包括生物合成和降解基因的转录调控、质体发育基因的调控等,并受生长和储藏条件的影响^[21-22]。

2.2 花青素

花青素是植物通过苯丙素途径合成的酚类化合物,是一种水溶性色素,为许多植物的器官和组织提供了紫色、红色和蓝色的色素沉着^[23]。花青素在植物生长的各个时期和多种生理反应中发挥着重要作用,例如防止紫外损伤,应对低温、干旱和病虫害侵染等^[24]。由于花青素具有抗氧化、预防癌症和抗菌活性,所以花青素作为膳食成分对人体健康也十分有益,近年来在天然着色剂和食品饮料行业受到越来越多的关注^[25-27]。花青素的酰基化和糖基化对其生物活性和化学稳定性具有显著影响,糖基化能够增加花青素的稳定性和水溶性,酰基化能显著提高花青素的稳定性,因此植物所含酰基化和非酰基化花青素的比例直接决定了其鲜食和加工用途^[28-29]。

胡萝卜肉质根中积累花青素而呈现紫色或紫红色,部分材料每 100 g 新鲜根部组织中的花青素含量可高达 190 mg^[30-31]。研究表明,胡萝卜肉质根共有 5 种形式的花青素,包括 3 种酰基化和 2 种非酰基化形式的花青素,其中酰基化形式的花青素占到肉质根总花青素含量的 55%~99%^[30, 32-33]。因此,胡萝卜肉质根中的花青素在化学上更加稳定,相比其他蔬菜和水果,从胡萝卜中获取花青素用作食品着色剂具有更强的加工优势。但不同遗传背景的胡萝卜材料含有的花青素含量存在明显差异,主要原因是花青素在肉质根不同组织的积累模式不同,有的材料从肉质根韧皮部到木质部均积累花青素而呈全紫色,但有些材料仅在韧皮部最外层有花青素积累^[34-35]。

3 胡萝卜根色的遗传调控

3.1 类胡萝卜素积累及相应根色的遗传调控

类胡萝卜素的积累差异是造成胡萝卜根色变异的主要原因,研究肉质根中类胡萝卜素积累的遗传调控机理对解析根色的分化现象十分重要。前期遗传分析结果表明,胡萝卜白色根对黄色根为显性,杂交后代的根色分离由单基因(*Y*)控制;白色与橘色、橘色与黄色杂交后代的根色变异受多基因控制^[36]。*Y*、*Y₁*、*Y₂*、*I₀*和*O*基因位点共同调控胡萝卜的根色变异,*Y*显性或 5 个位点均隐性时肉质根中无类胡萝卜素合成,而当*Y*纯合隐性,*I₀*和*O*显性时,肉质根可以合成类胡萝卜素^[37]。也有研究提出*Y₂*、*L*和*A*基因位点共同调控胡萝卜根色变异,其中*A*调控 α -胡萝卜素的合成,*L*调控番茄红素的合成^[38]。在这些研究的基础上,研究人员提出了*Y*和

*Y₂*基因模型:*Y*基因显性时,胡萝卜肉质根中无类胡萝卜素积累而呈现白色;*Y*基因纯合隐性时,*Y₂*基因显性肉质根仅积累叶黄素呈现黄色,两基因均纯合隐性时肉质根可同时积累 β -胡萝卜素和叶黄素呈现橘色^[36, 39-40]。*Y*和*Y₂*基因模型能解释大多数胡萝卜根色变异,因此在较长一段时间里被认为是调控类胡萝卜素积累及相应根色形成的主要遗传模式。

一些具有类胡萝卜素组织特异性积累的物种,其颜色变异大都被证明是类胡萝卜素途径中结构基因的变异导致的,例如玉米*y1*位点,辣椒*y*、*c2*位点,番茄*Del*、*r*位点等^[41]。因此,起初研究人员推测胡萝卜肉质根的颜色分化也是由某些结构基因的变异导致。例如,在开展 QTL 分析的同时,Santos 等^[42-43]同时克隆了胡萝卜中的 24 个类胡萝卜素合成基因,并将它们锚定到遗传连锁图谱中,以期鉴定到与遗传调控位点共定位的候选结构基因;Jourdan 等^[44]利用自然群体,通过序列扩增和变异分析,检测了 17 个类胡萝卜素生物合成基因的序列变异与类胡萝卜素含量差异的关联性,发现编码玉米黄质环氧酶(ZEP, zeaxanthin epoxidase)、植物烯萜去饱和酶(PDS, phytoene desaturase)、类胡萝卜素异构酶(CRTISO, carotenoid isomerase)和质体末端氧化酶(PTOX, plastid terminal oxidase)基因的变异与类胡萝卜素的含量差异显著相关。

利用稳定的遗传转化体系,研究人员对部分类胡萝卜素合成和代谢基因开展了表达和功能分析。八氢番茄红素合成酶(PSY, phytoene synthase)是催化类胡萝卜素生物合成第一步反应的酶,研究发现,*DcPSY1*和*DcPSY2*的表达水平与类胡萝卜素的积累呈正相关^[45];Oleszkiewicz 等^[46]以富含类胡萝卜素的胡萝卜愈伤组织细胞为受体材料,利用 CRISPR 技术获得了*psy1*和*psy2*突变体,证明*DcPSY2*是胡萝卜肉质根中类胡萝卜素合成所必须的。番茄红素 β 环化酶(LCYB, lycopene β -cyclase)也是类胡萝卜素合成的关键酶,研究发现*DcLCYB1*的表达与类胡萝卜素含量变化直接相关,过表达或沉默*DcLCYB1*,转化株系中的类胡萝卜素含量对应表现升高或降低^[47]。胡萝卜素裂解氧化酶(CCDs, carotenoid cleavage dioxygenases)是类胡萝卜素降解途径的主要酶,*DcCCD4*在白色胡萝卜中的表达量显著高于橘色胡萝卜,在橘色胡萝卜中过表达*DcCCD4*,转化株系表现为浅黄色, α -胡萝卜素和 β -胡萝卜素含量明显降低,而在白色

胡萝卜中突变该基因,突变株系中类胡萝卜素积累增加转变为黄色^[48]。

胡萝卜参考基因组序列的发布,极大地促进了目标性状的精细定位以及候选基因的功能注释分析。但有趣的是,研究人员在 Y 和 Y_2 位点内并没有发现类胡萝卜素途径上的结构基因。 Y 基因精细定位在 5 号染色体 75 kb 的区段内,通过橘色和白色材料间的序列和表达差异分析,区段内的 *DCAR_032551* 基因被确定为候选基因^[39]。*DCAR_032551* 并不是类胡萝卜素的生物合成基因,其拟南芥同源基因参与光系统发育,突变体表现出光反应缺陷和黄化表型。 Y_2 基因被定位在 7 号染色体 650 kb 的区段,目前尚未获得候选基因^[40]。因此,虽然一些结构基因的表达模式或突变体表型与类胡萝卜素积累相关联,但它们可能并不是造成胡萝卜肉质根颜色变异的遗传调控基因。一些非结构基因的多态性可能导致了胡萝卜肉质根颜色变异,相似的情况在花椰菜、辣椒和番茄等作物中也有报道^[49-51]。

近年来,利用不同的分离群体和定位方法,研究人员还鉴定到一些位于 Y 和 Y_2 位点之外的根色调控基因,它们也不是类胡萝卜素合成途径上的结构基因。Ellison 等^[52]利用 520 份栽培种和 154 份野生胡萝卜材料进行了全基因组关联分析,在 3 号染色体上鉴定到调控肉质根中类胡萝卜素积累的 *Orange (Or)* 基因。拟南芥、花椰菜和甘薯中的研究表明, *Or* 基因不仅参与质体的生物发生,还参与类胡萝卜素生物合成关键酶八氢番茄红素合成酶的转录后调节,与非叶片组织中的类胡萝卜素积累,特别是 β -胡萝卜素的积累紧密相关^[53-55]。Coe 等^[37]利用消除 Y 和 Y_2 基因背景 (yyy_2y_2) 的群体,除 *Or* 外,又鉴定到两个与类胡萝卜素积累相关的 QTL 位点,其中位于 7 号染色体的 QTL 具有较高的表型贡献率,区间内包含细胞色素 P450 *Carotene hydroxylase (CH)* 基因 (*DCAR_023843*)。*CH* 是拟南芥 *Lut5* 的同源基因,参与调控 α -胡萝卜素和总类胡萝卜素的积累,橘色胡萝卜在该基因内存在一个插入突变^[56]。*Or* 和 *CH* 基因位点的发现,不仅丰富了无 Y 和 Y_2 基因背景时的类胡萝卜素积累调控机制,同时也说明利用不同遗传背景的群体材料可能还会鉴定到其他与类胡萝卜素积累相关的遗传位点。

3.2 花青素积累及相应根色的遗传调控

研究表明,至少有两类基因参与了植物花青素的生物合成,一类是直接编码花青素合成通路关键

酶的结构基因,另一类为调控结构基因表达的转录因子^[57-58]。通常情况下,花青素生物合成结构基因的表达主要受 MBW 复合体的直接激活,该复合体由 R2R3-MYB 转录因子、bHLH (basic-helix-loop-helix) 转录因子和 WD 重复家族蛋白组成^[59-62]。胡萝卜不同组织器官由于花青素的积累而呈现紫色,研究发现,花青素不仅在胡萝卜肉质根、叶柄和叶片内的积累模式不同,而且肉质根韧皮部和木质部之间的遗传调控也存在差异,目前已鉴定到 3 个主要调控位点 (P_1 、 P_2 、 P_3)。Simon^[63]最早研究发现胡萝卜花青素的积累受两个单显性基因位点 P_1 和 P_2 的调控,其中 P_1 控制肉质根中花青素的积累, P_2 控制结节中的花青素积累。利用高密度遗传连锁图谱,研究人员又鉴定到调控肉质根和叶柄中花青素积累的 P_3 位点, P_1 和 P_3 均定位于 3 号染色体,两者间的遗传距离超过 30 cM^[35, 64]。进一步的遗传分析结果表明, P_1 与 P_3 共同调控花青素在肉质根韧皮部的积累,而 P_3 位点还调控花青素在肉质根本质部及叶柄中的积累^[65]。

基于胡萝卜参考基因组,目前已鉴定并克隆了许多花青素生物合成基因、二次修饰(糖基化和酰基化)基因和转录调控因子,尽管一些花青素生物合成基因的表达量在紫色根和非紫色根材料间存在显著差异,但这些基因均不在 P_1 和 P_3 区域内。因此,与类胡萝卜素积累调控研究的结果类似,这些花青素合成基因可能并不是调控紫色胡萝卜花青素积累的关键因子,其积累差异可能受转录因子的调控^[18, 35, 66]。近年来的基因定位和功能研究表明,位于 P_1 位点的 *DcMYB113* 基因和位于 P_3 位点的 *DcMYB6*、*DcMYB7* 和 *DcMYB11* 基因是调控胡萝卜花青素积累的候选基因: Xu 等^[18, 62]在 P_1 位点克隆了 *DcMYB113* 基因,并通过遗传转化证明 *DcMYB113* 与胡萝卜组织特异性的花青素积累直接相关; Xu 等^[34]研究发现位于 P_3 位点 *DcMYB6* 与胡萝卜花青素积累密切相关,在拟南芥中过表达 *DcMYB6*,转化株系的营养和生殖器官中的花青素积累显著增加; Iorizzo 等^[67]在 P_3 位点鉴定到 1 个包含 6 个 MYB 的基因簇 (*DcMYB6*~*DcMYB11*),通过表达分析发现, *DcMYB7* 的上调表达总是与肉质根和叶柄中的花青素积累相关, *DcMYB11* 随着叶柄中花青素的积累表现上调表达,通过过表达和基因编辑技术, *DcMYB7* 的基因功能已经得到验证^[68]。此外,转录组学研究也得到了类似的结果,并且除 *DcMYB6* 和 *DcMYB7* 外,还发现 *bHLH3*、

GST1 以及两个推测具有合成酶活性的细胞色素 CYP450 基因可能参与花青素的积累和转运^[65,69-70]。但一些研究发现, *DcMYB6* 在部分紫色根样品中的表达模式与肉质根中花青素的积累模式并不一致, 表明 *DcMYB6* 基因可能仅在特定基因型的材料中调控或协同调控花青素的积累^[65,67]。

除了鉴定到 *DcMYB7* 和 *DcMYB113* 等 R2R3-MYB 转录因子外, 识别与 R2R3-MYB 转录因子结合形成 MBW 复合物的 bHLH 和 WD40 伴侣对解析花青素积累机制也十分重要。研究发现, 除了与 *DcMYB113*、*DcMYB7* 共同上调表达的 *DcbHLH3* 基因外, 在胡萝卜中还鉴定到一个 WD40 基因, 因与拟南芥 *AtTTG1* 基因同源而被命名为 *DcTTG1*^[62,71]。*AtTTG1* 是拟南芥花青素途径激活所需的 MBW 复合物的固定成员, 因此, 基于 *DcTTG1* 在紫色胡萝卜中组成型表达的特性, *DcTTG1* 被认为是胡萝卜 MBW 复合物的候选 WD 重复家族基因^[72]。

3.3 其他影响胡萝卜根色的因素

除遗传因素外, 胡萝卜肉质根的颜色还容易受到光照、温度和土壤条件等环境因素的影响。光照强度降低会直接影响植株光形态的建成, 导致类胡萝卜素和花青素积累减少, 研究发现 *Y* 基因能够上调光诱导基因的表达, 而其中一些基因也参与了类胡萝卜素的生物合成^[37,39]。一定范围内的昼夜温差有利于色素在肉质根表皮的积累, 但持续低温会降低整个肉质根的色素含量。此外, 沙壤土和富含有机质的土壤有助于细胞色素积累, 但黏土地则不利于胡萝卜根色的形成, 这可能与土壤的透气性和排水性相关^[9]。

4 胡萝卜根色性状的选育及不同根色品种的运用

不同国家和地区有种植不同根色胡萝卜品种的习惯, 欧洲国家主要以橘色和橘黄色类型为主, 美国 and 亚洲国家喜欢橘红色, 我国多数胡萝卜种植基地以栽培颜色鲜艳的橘色类型为主。此外, 我国中西部地区还保留有种植红色或黄色地方品种的习惯, 印度也偏好种植红色类型, 土耳其喜欢紫色类型。胡萝卜的根色一定程度上决定了品种用途, 例如目前橘色品种是主要的鲜食类型, 而黄色品种多用作饲料, 紫色类型多用于食品加工^[9]。

近 20 年来, 国内橘色胡萝卜已经从种植常规种转变为种植产量高、商品性强的杂交品种, 特别是规模化种植基地基本都为杂交品种。国内外胡萝卜育

种企业或科研机构也都主要开展橘色胡萝卜杂交种的选育, 大都采用瓣化型细胞质雄性不育系配制杂种一代^[73]。田间直观目测或结合比色卡是目前胡萝卜根色评价的主要方法。肉质根从根冠到根尖、从木质部到表皮都呈现均匀一致的颜色是生产中最理想的根色表型, 但橘色品种的形成层经常表现为黄色或白色, 形成黄圈或白圈并降低商品价值。因此, 育种中除观察表皮颜色外还需要对肉质根进行纵切和横切, 筛选类胡萝卜素积累均匀一致的优异材料。由于胡萝卜根色容易受到环境条件影响, 所以评比时不仅需要综合考虑光照、温度和土壤等环境条件的差异, 而且需要综合多年、多点、多茬口的田间表现^[9]。

目前市场上用于鲜食的胡萝卜品种主要以橘色类型为主, 种植面积较大的有红宝 2 号、雷肯德、SK316 和中誉 1749 等。此外, 橘色类型也被用于脱水加工, 要求品种产量高、干物质含量高, 代表品种有黑田五寸等。国外公司还推出了一些用于鲜食的白色、黄色、红色和深紫色品种, 如金维生和紫太阳等, 但国内这些类型仍主要为地方常规种, 如河津细心黄、西宁一品红、青海透心紫等。黄色和紫色品种除与橘色品种一起用于胡萝卜汁的加工外, 还被用于色素提取, 对品种根色的一致性要求较高, 如黄石和艳紫等。此外, 饲用胡萝卜品种要求产量高且地上部生物量高, 主要是橘色和黄色类型, 我国西北地区种植的一些地方品种常用作饲料, 如榆林胡萝卜、内蒙扎地黄等。

5 研究展望

维生素 A 对于维持人体健康具有广泛而重要的生理作用, 但维生素 A 缺乏目前仍是人类普遍存在的健康问题^[41]。在人类驯化和选择的作用下, 橘色胡萝卜取代紫色和黄色胡萝卜成为目前最广泛栽培的类型, 并成为人类最丰富的维生素 A 源。因此, 根色变异丰富的胡萝卜种质资源, 不仅是研究其起源和驯化的优异材料, 也是鉴定类胡萝卜素积累调控基因, 明确其遗传调控机制, 进而培育高胡萝卜素含量品种满足人体健康需要的重要基础。虽然目前已报道了类胡萝卜素和花青素积累的遗传调控模型, 挖掘到 *DCAR_032551*、*Or*、*CH* 等调控 α -胡萝卜素、 β -胡萝卜素积累, *DcMYB7*、*DcMYB113* 等调控花青素积累的基因, 但这些基因并不能解释胡萝卜根色变异的所有类型, 部分基因还有待开展进一步功能分析, 类胡萝卜素和花青素在肉质根不同部

位差异积累的遗传调控机制有待完善。此外,利用高通量的基因组和表型检测平台,未来不同根色胡萝卜的起源和驯化研究将会有较大突破。

目前,无论生产者还是消费者都主要关注橘色胡萝卜,但随着人类消费需求的多元化以及食品加工产业的发展,黄色、红色和紫色等特色类型胡萝卜杂交品种的培育也是不容忽视的,它们未来在鲜食、榨汁和加工市场可能占有极大份额。但目前研究结果尚未揭示各种类胡萝卜素的组份的调控机理,特别是番茄红素积累的遗传调控研究鲜有报道,是未来胡萝卜根色研究亟待补充的方向。而且,随着基因组数据的不断丰富,未来通过多组学联合分析和泛基因组学的研究将挖掘到更多调控胡萝卜根色变异的基因和通路,有助于建立更加完整的胡萝卜根色遗传调控网络。与此同时,通过开发高效分子标记,并利用不断完善的基因编辑系统,未来分子育种将有望实现胡萝卜根色的精准改良,有针对性地开展不同根色胡萝卜品种的培育,以满足消费者和食品加工企业的需要。

参考文献

- [1] Arscoff S A, Tanumihardjo S A. Carrots of many colors provide basic nutrition and bioavailable phytochemicals acting as a functional food. *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety*, 2010, 9: 223-239
- [2] Culver C A, Wrolstad R E. Color quality of fresh and processed foods. Washington DC: Oxford University Press, 2008: 151-165
- [3] Soufflet-Freslon V, Jourdan M, Clotault J, Huet S, Briard M, Peltier D, Geoffriau E, Wu S B. Functional gene polymorphism to reveal species history: The case of the *CRTISO* gene in cultivated carrots. *PLoS ONE*, 2013, 8(8): e70801
- [4] Baranski R, Maksylewicz-Kaul A, Nothnagel T, Cavagnaro P F, Simon P W, Grzebelus D. Genetic diversity of carrot (*Daucus carota* L.) cultivars revealed by analysis of SSR loci. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2011, 59(2): 163-170
- [5] Iorizzo M, Senalik D A, Ellison S L, Grzebelus D, Cavagnaro P F, Allender C, Brunet J, Spooner D M, Van Deynze A, Simon P W. Genetic structure and domestication of carrot (*Daucus carota* subsp. *sativus*) (Apiaceae). *American Journal of Botany*, 2013, 100(5): 930-938
- [6] Que F, Hou X L, Wang G L, Xu Z S, Tan G F, Li T, Wang Y H, Khadr A, Xiong A S. Advances in research on the carrot, an important root vegetable in the Apiaceae family. *Horticulture Research*, 2019, 6(1): 69
- [7] Simmonds N W. Evolution of crop plants. New York: Longman, 1979: 128-136
- [8] Heywood V H. Relationships and evolution in the *Daucus carota* complex. *Israel Journal of Botany*, 1983, 32(2): 51-65
- [9] 方智远. 中国蔬菜育种学. 北京: 中国农业出版社, 2017: 739-764
- [10] 张凤芬. 瓣化型雄性不育胡萝卜的开发与利用. 农牧产品开发, 1998(6): 2
- [11] Alder A, Jamil M, Marzorati M, Bruno M, Vermathen M, Bigler P, Ghisla S, Bouwmeester H, Beyer P, Al-Babili S. The path from β -carotene to carlactone, a strigolactone-like plant hormone. *Science*, 2012, 335(6074): 1348-1351
- [12] Langi P, Kiokias S, Varzakas T, Proestos C. Carotenoids: From plants to food and feed industries. *Methods in Molecular Biology*, 2018, 1852: 57-71
- [13] Nisar N, Li L, Lu S, Khin N C, Pogson B J. Carotenoid metabolism in plants. *Molecular Plant*, 2015, 8(1): 68-82
- [14] Yamagishi M, Kishimoto S, Nakayama M. Carotenoid composition and changes in expression of carotenoid biosynthetic genes in tepals of Asiatic hybrid lily. *Plant Breeding*, 2010, 129(1): 100-107
- [15] Zhu H S, Chen M C, Wen Q F, Li Y P, Elsevier B V. Isolation and characterization of the carotenoid biosynthetic genes *LCYB*, *LCYE* and *CHXB* from strawberry and their relation to carotenoid accumulation. *Scientia Horticulturae*, 2015, 182: 134-144
- [16] Ma J, Xu Z, Tan G, Wang F, Xiong A. Distinct transcription profile of genes involved in carotenoid biosynthesis among six different color carrot (*Daucus carota* L.) cultivars. *Acta Biochimica et Biophysica Sinica*, 2017, 49(9): 817-826
- [17] Yahyaa M, Bar E, Dubey N K, Meir A, Davidovich-Rikanati R, Hirschberg J, Aly R, Tholl D, Simon P W, Tadmor Y, Lewinsohn E, Ibdah M. Formation of norisoprenoid flavor compounds in carrot (*Daucus carota* L.) roots: Characterization of a cyclic-specific carotenoid cleavage dioxygenase 1 gene. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2013, 61(50): 12244-12252
- [18] Xu Z S, Feng K, Xiong A S. CRISPR/Cas9-mediated multiply targeted mutagenesis in orange and purple carrot plants. *Molecular Biotechnology*, 2019a, 61(3): 191-199
- [19] Egea I, Barsan C, Bian W, Purgatto E, Latché A, Chervin C, Bouzayen M, Pech J C. Chromoplast differentiation: Current status and perspectives. *Plant and Cell Physiology*, 2010, 51(10): 1601-1611
- [20] Schweiggert R M, Carle R. Carotenoid deposition in plant and animal foods and its impact on bioavailability. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 2017, 57(9): 1807-1830
- [21] Fuentes P, Pizarro L, Moreno J C, Handford M, Rodriguez-Concepcion M, Stange C. Light-dependent changes in plastid differentiation influence carotenoid gene expression and accumulation in carrot roots. *Plant Molecular Biology*, 2012, 79(1-2): 47-59
- [22] Zhang B, Liu C, Wang Y, Yao X, Wang F, Wu J, King G J, Liu K. Disruption of a *CAROTENOID CLEAVAGE DIOXYGENASE 4* gene converts flower colour from white to yellow in *Brassica* species. *New Phytologist*, 2015, 206(4): 1513-1526
- [23] Yan H, Pei X, Zhang H, Li X, Zhang X, Zhao M, Chiang V L, Sederoff R R, Zhao X. MYB-mediated regulation of

- anthocyanin biosynthesis. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22 (6): 3103
- [24] Sharma S, Holme I B, Dionisio G, Kodama M, Dzhanfezova T, Joernsgaard B, Brinch-Pedersen H. Cyanidin based anthocyanin biosynthesis in orange carrot is restored by expression of *AmRosea1* and *AmDelila*, MYB and bHLH transcription factors. *Plant Molecular Biology*, 2020, 103 (4-5): 443-456
- [25] Blesso C N. Dietary anthocyanins and human health. *Nutrients*, 2019, 11 (9): 2107
- [26] Mattioli R, Francioso A, Mosca L, Silva P. Anthocyanins: A comprehensive review of their chemical properties and health effects on cardiovascular and neurodegenerative diseases. *Molecules*, 2020, 25 (17): 3809
- [27] Akhtar S, Rauf A, Imran M, Qamar M, Riaz M, Mubarak M S. Black carrot (*Daucus carota* L.), dietary and health promoting perspectives of its polyphenols: A review. *Trends in Food Science & Technology*, 2017, 66: 36-47
- [28] Gérard V, Ay E, Morlet-Savary F, Graff B, Galopin C, Ogren T, Mutilangi W, Lalevé J. Thermal and photochemical stability of anthocyanins from black carrot, grape juice, and purple sweet potato in model beverages in the presence of ascorbic acid. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2019, 67 (19): 5647-5660
- [29] Arruda H S, Silva E K, Peixoto Araujo N M, Pereira G A, Pastore G M, Marostica Junior M R. Anthocyanins recovered from agri-food by-products using innovative processes: Trends, challenges, and perspectives for their application in food systems. *Molecules*, 2021, 26 (9): 2632
- [30] Montilla E C, Arzaba M R, Hillebrand S, Winterhalter P. Anthocyanin composition of black carrot (*Daucus carota* ssp. *sativus* var. *atrorubens* Alef.) cultivars Antonina, Beta Sweet, Deep Purple, and Purple Haze. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2011, 59 (7): 3385-3390
- [31] Barba-Espín G, Glied S, Crocoll C, Dzhanfezova T, Joernsgaard B, Okkels F, Lütken H, Müller R. Foliar-applied ethephon enhances the content of anthocyanin of black carrot roots (*Daucus carota* ssp. *sativus* var. *atrorubens* Alef.). *BMC Plant Biology*, 2017, 17 (1): 70
- [32] Espinosa-Acosta G, Ramos-Jacques A L, Molina G A, Maya-Cornejo J, Esparza R, Hernandez-Martinez A R, Sánchez-González I, Estevez M. Stability analysis of anthocyanins using alcoholic extracts from black carrot (*Daucus carota* ssp. *sativus* var. *atrorubens* alef.). *Molecules*, 2018, 23 (11): 2744
- [33] Pangestu N P, Miyagusuku-Cruzado G, Giusti M M. Copigmentation with chlorogenic and ferulic acid affected color and anthocyanin stability in model beverages colored with *Sambucus peruviana*, *Sambucus nigra*, and *Daucus carota* during storage. *Foods*, 2020, 9 (10): 1476
- [34] Xu Z S, Feng K, Que F, Wang F, Xiong A S. A MYB transcription factor, *DcMYB6*, is involved in regulating anthocyanin biosynthesis in purple carrot taproots. *Scientific Reports*, 2017, 7: 45324
- [35] Cavagnaro P F, Iorizzo M, Yildiz M, Senalik D, Parsons J, Ellison S, Simon P W. A gene-derived SNP-based high resolution linkage map of carrot including the location of QTL conditioning root and leaf anthocyanin pigmentation. *BMC Genomics*, 2014, 15 (1): 1118
- [36] Just B J, Santos C A, Yandell B S, Simon P W. Major QTL for carrot color are positionally associated with carotenoid biosynthetic genes and interact epistatically in a domesticated x wild carrot cross. *Theoretical and Applied Genetics*, 2009, 119 (7): 1155-1169
- [37] Coe K M, Ellison S, Senalik D, Dawson J, Simon P. The influence of the *Or* and *Carotene Hydroxylase* genes on carotenoid accumulation in orange carrots [*Daucus carota* (L.)]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2021, 134 (10): 3351-3362
- [38] Just B J, Santos C A, Fonseca M E, Boiteux L S, Oloizia B B, Simon P W. Carotenoid biosynthesis structural genes in carrot (*Daucus carota*): Isolation, sequence-characterization, single nucleotide polymorphism (SNP) markers and genome mapping. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 114 (4): 693-704
- [39] Iorizzo M, Ellison S, Senalik D, Zeng P, Satapoomin P, Huang J, Bowman M, Iovene M, Sanseverino W, Cavagnaro P, Yildiz M, Macko-Podgórní A, Moranska E, Grzebelus E, Grzebelus D, Ashrafi H, Zheng Z, Cheng S, Spooner D, Van Deynze A, Simon P. A high-quality carrot genome assembly provides new insights into carotenoid accumulation and asterid genome evolution. *Nature Genetics*, 2016, 48 (6): 657-666
- [40] Ellison S, Senalik D, Bostan H, Iorizzo M, Simon P. Fine mapping, transcriptome analysis, and marker development for *Y₂*, the gene that conditions β -carotene accumulation in carrot (*Daucus carota* L.). *G3 (Bethesda)*, 2017, 7 (8): 2665-2675
- [41] Huh J H, Kang B C, Nahm S H, Kim S, Ha K S, Lee M H, Kim B D. A candidate gene approach identified phytoene synthase as the locus for mature fruit color in red pepper (*Capsicum* spp.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2001, 102 (4): 524-530
- [42] Santos C A, Simon P W. QTL analyses reveal clustered loci for accumulation of major provitamin A carotenes and lycopene in carrot roots. *Molecular Genetics and Genomics*, 2002, 268 (1): 122-129
- [43] Santos C A F, Simon P W. Heritabilities and minimum gene number estimates of carrot carotenoids. *Euphytica*, 2006, 151: 79-86
- [44] Jourdan M, Gagné S, Dubois-Laurent C, Maghraoui M, Huet S, Suel A, Hamama L, Briard M, Peltier D, Geoffriau E. Carotenoid content and root color of cultivated carrot: A candidate-gene association study using an original broad unstructured population. *PLoS ONE*, 2015, 10 (1): e0116674
- [45] Wang H, Ou C G, Zhuang F Y, Ma Z G. The dual role of phytoene synthase genes in carotenogenesis in carrot roots and leaves. *Molecular Breeding*, 2014, 34 (4): 2065-2079
- [46] Oleszkiewicz T, Klimek-Chodacka M, Kruczek M, Godel-Jędrychowska K, Sala K, Milewska-Hendel A, Zubko M, Kurczyńska E, Qi Y, Baranski R. Inhibition of carotenoid biosynthesis by CRISPR/Cas9 triggers cell wall remodelling in carrot. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22 (12): 6516
- [47] Moreno J C, Pizarro L, Fuentes P, Handford M, Cifuentes V, Stange C. Levels of lycopene β -cyclase 1 modulate carotenoid gene expression and accumulation in *Daucus carota*. *PLoS ONE*, 2013, 8 (3): e58144

- [48] Li T, Deng Y J, Liu J X, Duan A Q, Liu H, Xiong A S. *DcCCD4* catalyzes the degradation of α -carotene and β -carotene to affect carotenoid accumulation and taproot color in carrot. *Plant Journal*, 2021, 108 (4): 1116-1130
- [49] Ben Chaim A, Paran I, Grube R, Jahn M, van Wijk R, Peleman J. QTL mapping of fruit related traits in pepper (*Capsicum annuum*). *Theoretical and Applied Genetics*, 2001, 102: 1016-1028
- [50] Li L, Paolillo D J, Parthasarathy M V, Dimuzio E M, Garvin D F. A novel gene mutation that confers abnormal patterns of beta-carotene accumulation in cauliflower (*Brassica oleracea* var. *botrytis*). *Plant Journal*, 2001, 26 (1): 59-67
- [51] Liu Y S, Gur A, Ronen G, Causse M, Damidaux R, Buret M, Hirschberg J, Zamir D. There is more to tomato fruit colour than candidate carotenoid genes. *Plant Biotechnology Journal*, 2003, 1 (3): 195-207
- [52] Ellison S L, Luby C H, Corak K E, Coe K M, Senalik D, Iorizzo M, Goldman I L, Simon P W, Dawson J C. Carotenoid presence is associated with the *Or* gene in domesticated carrot. *Genetics*, 2018, 210 (4): 1497-1508
- [53] Yuan H, Zhang J, Nageswaran D, Li L. Carotenoid metabolism and regulation in horticultural crops. *Horticulture Research*, 2015, 2: 15036
- [54] Zhou X, Welsch R, Yang Y, Álvarez D, Riediger M, Yuan H, Fish T, Liu J, Thannhauser T W, Li L. *Arabidopsis* OR proteins are the major posttranscriptional regulators of phytoene synthase in controlling carotenoid biosynthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2015, 112 (11): 3558-3563
- [55] Park S, Kim H S, Jung Y J, Kim S H, Ji C Y, Wang Z, Jeong J C, Lee H S, Lee S Y, Kwak S S. Orange protein has a role in phytoene synthase stabilization in sweetpotato. *Scientific Reports*, 2016, 6: 33563
- [56] Arango J, Jourdan M, Geoffriau E, Beyer P, Welsch R. Carotene hydroxylase activity determines the levels of both α -carotene and total carotenoids in orange carrots. *The Plant Cell*, 2014, 26 (5): 2223-2233
- [57] Chen L, Hu B, Qin Y, Hu G, Zhao J. Advance of the negative regulation of anthocyanin biosynthesis by MYB transcription factors. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, 136: 178-187
- [58] Sun C, Deng L, Du M, Zhao J, Chen Q, Huang T, Jiang H, Li C B, Li C. A transcriptional network promotes anthocyanin biosynthesis in tomato flesh. *Molecular Plant*, 2020, 13 (1): 42-58
- [59] Naing A H, Kim C K. Roles of R2R3-MYB transcription factors in transcriptional regulation of anthocyanin biosynthesis in horticultural plants. *Plant Molecular Biology*, 2018, 98 (1-2): 1-18
- [60] Liu Y, Ma K, Qi Y, Lv G, Ren X, Liu Z, Ma F. Transcriptional regulation of anthocyanin synthesis by MYB-bHLH-WDR complexes in kiwifruit (*Actinidia chinensis*). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2021, 69 (12): 3677-3691
- [61] Jian W, Cao H, Yuan S, Liu Y, Lu J, Lu W, Li N, Wang J, Zou J, Tang N, Xu C, Cheng Y, Gao Y, Xi W, Bouzayen M, Li Z. SIMYB75, an MYB-type transcription factor, promotes anthocyanin accumulation and enhances volatile aroma production in tomato fruits. *Horticulture Research*, 2019, 6: 22
- [62] Xu Z S, Yang Q Q, Feng K, Yu X, Xiong A S. DcMYB113, a root-specific R2R3-MYB, conditions anthocyanin biosynthesis and modification in carrot. *Plant Biotechnol Journal*, 2020, 18 (7): 1585-1597
- [63] Simon P W. Inheritance and expression of purple and yellow storage root color in carrot. *Journal of Heredity*, 1996, 87: 63-66
- [64] Yildiz M, Willis D K, Cavagnaro P F, Iorizzo M, Abak K, Simon P W. Expression and mapping of anthocyanin biosynthesis genes in carrot. *Theoretical and Applied Genetics*, 2013, 126 (7): 1689-1702
- [65] Bannoud F, Ellison S, Paolinelli M, Horejsi T, Senalik D, Fanzone M, Iorizzo M, Simon P W, Cavagnaro P F. Dissecting the genetic control of root and leaf tissue-specific anthocyanin pigmentation in carrot (*Daucus carota* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2019, 132 (9): 2485-2507
- [66] Xu Z S, Huang Y, Wang F, Song X, Wang G L, Xiong A S. Transcript profiling of structural genes involved in cyanidin-based anthocyanin biosynthesis between purple and non-purple carrot (*Daucus carota* L.) cultivars reveals distinct patterns. *BMC Plant Biology*, 2014, 14: 262
- [67] Iorizzo M, Cavagnaro P F, Bostan H, Zhao Y, Zhang J, Simon P W. A cluster of MYB transcription factors regulates anthocyanin biosynthesis in carrot (*Daucus carota* L.) root and petiole. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 9: 1927
- [68] Xu Z S, Yang Q Q, Feng K, Xiong A S. Changing carrot color: Insertions in *DcMYB7* alter the regulation of anthocyanin biosynthesis and modification. *Plant Physiology*, 2019b, 181 (1): 195-207
- [69] Meng G, Clausen S K, Rasmussen S K. Transcriptome analysis reveals candidate genes related to anthocyanin biosynthesis in different carrot genotypes and tissues. *Plants*, 2020, 9 (3): 344
- [70] Bannoud F, Carvajal S, Ellison S, Senalik D, Gomez Talquenca S, Iorizzo M, Simon P W, Cavagnaro P F. Genetic and transcription profile analysis of tissue-specific anthocyanin pigmentation in carrot root phloem. *Genes (Basel)*, 2021, 12 (10): 1464
- [71] Kodama M, Brinch-Pedersen H, Sharma S, Holme I B, Joernsgaard B, Dzhanfezova T, Amby D B, Vieira F G, Liu S, Gilbert M T P. Identification of transcription factor genes involved in anthocyanin biosynthesis in carrot (*Daucus carota* L.) using RNA-Seq. *BMC Genomics*, 2018, 19 (1): 811
- [72] Iorizzo M, Curaba J, Pottorff M, Ferruzzi M G, Simon P, Cavagnaro P F. Carrot anthocyanins genetics and genomics: Status and perspectives to improve its application for the food colorant industry. *Genes*, 2020, 11 (8): 906
- [73] Kalia P, Mangal M, Singh S, Chugh C, Mishra S, Chaudhary S. Morphological and molecular changes on cytoplasmic male sterility (CMS) introgression in Asiatic carrot (*Daucus carota* L.). *Planta*, 2019, 250 (2): 507-518