

豆类作物的种皮色研究进展

吴淼淼^{1·2}, 王丽侠¹

(¹中国农业科学院作物科学研究所/农业农村部粮食作物基因资源评价利用重点实验室, , 北京 100081; ²内蒙古民族大学农学院, 通辽 028000)

摘要: 豆类作物包括大豆、花生及食用豆类等, 种类繁多, 是我国农业重要组成部分, 其地位仅次于禾谷类作物。豆类作物种皮色因花色素苷表达量的不同导致颜色各异。这种差异既是品种鉴别及权利保护的重要依据, 也满足了生产及市场的多样化需求。目前豆类作物对种皮色的研究主要集中在大豆、花生等油料作物, 而食用豆类如绿豆、小豆等研究较少。本文从豆类作物种皮色的划分、品质的差异及环境因子对种皮色的影响、遗传规律及基因定位、克隆等方面进行了梳理与总结, 并对后续研究进行了讨论与展望, 以期为从事豆类作物育种及分子生物学等研究者提供参考。

关键词: 豆类作物; 种皮色; 花色素苷; 基因定位

Research progress on seed coat color of legume crops

WU Miaomiao^{1·2}, WANG Lixia¹

(¹Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences/Key laboratory Grain Crop Genetic Resources Evaluation and Utilization Ministry of

Agriculture and Rural Affairs , Beijing 100081; ²College of Agriculture, Inner Mongolia Minzu University, Tongliao 028000)

Abstract: Legumes, including soybean, peanut and pulses crops, play important roles in agriculture system because of their ability in Nitrogen fixation, and they also provide a large amount of plant protein for human, especially for pool people from dry or semi dry regions. . Therefore, legumes are vital in ensuring global food security and human health. Seed coat is a basic trait for legumes, with rich variation of different colors, which not only an index for variety identification in intellectual property protection, but provide more selection for market. It is said that functional factors, such as polyphenols, always contain in seed coat. Thus, investigating the genetics and mechanism of seed color can accelerate the breeding process to meet diverse demands for market. However, up to now, these kinds of study are fairly few, especially in pulses crops, due to the lack of attention in the past decades. In the present study, we overviewed the classification of seed coat color in different legumes, the environmental factors such as light, temperature and water that affect the seed coat colors, the inheritance of different colors in different species, and we also reviewed the related studies on gene mapping and gene cloning. Finally, we discussed the genetic and breeding trends of seed coat color in legumes in future and hope to provide valuable information for those who engage in genetics, breeding, molecular biology, and related areas on legume crops.

Key words: Legume crops; Seed coat color; Anthocyanin; Gene mapping

豆类作物泛指所有能产生豆荚的作物 (Leguminosae), 营养丰富, 具有良好的保健功效。豆类作物根瘤可共生固氮, 常与其他作物间、套、轮作, 在耕地质量提升、农业生态系统优化中发挥着重要作用^[1]。世界各地均种植豆类作物, 其中以热带和温带分布较多, 寒带相对较少^[2]。我国各省区也均有豆类作物分布^[3], 常见的豆类作物有大豆 (*Glycine max* L.)、花生 (*Arachis hypogaea* L.)、蚕豆(*Vicia faba* L.)、菜豆(*Phaseolus vulgaris* L.)、绿豆(*Vigna radiata* L.)、豌豆(*Pisum sativum* L.)、小豆(*Vigna angularis* W.)、豇豆(*Vigna unguiculata*

收稿日期: 2024-10-21 网络出版日期:

URL:

第一作者研究方向为食用豆种质资源, E-mail : 18133487793@163.com

通信作者: 王丽侠, 研究方向为食用豆种质资源评价鉴定及创新利用, E-mail : wanglixia03@caas.cn

基金项目: 国家重点研发 (2023YFD1200705/ 2023YFD1200700); 国家自然科学基金 (32241042); 国家现代农业产业技术体系 (CARS-08)

Foundation projects: The National Key R&D Program of Ministry of Science and Technology (2023YFD1200705/ 2023YFD1200700); National Natural Science Foundation of China (32241042); The China Agriculture Research System of MOF and MARA(CARS-08)

L.)和鹰嘴豆(*Cicer arietinum* L.)等。据国家统计局数据显示, 2022年, 我国豆类作物播种面积17816.85万亩(约合1.78亿亩), 总产量为2351.03万吨, 其中大豆占比86%^[4]。

随着居民生活水平的提高, 人们对食品的营养、多样性、健康性和合理性有更高的期望^[5]。豆类作物含有丰富的维生素、脂肪、蛋白质等营养成分, 其中大豆蛋白含量超过38%, 是植物蛋白的主要来源^[6]。作为豆类作物重要的农艺性状之一, 种皮色丰富多样的变异类型, 既与豆类作物的品质关系密切, 也可满足市场化对丰富多样豆类食品的需求^[7]。

研究表明, 导致种皮色差异的自然产物主要是花青素^[8]。花青素的含量不仅影响抗氧化性的药用价值和营养价值, 还影响豆类作物抗低温胁迫及病虫害等, 是育种后代评估的重要形态标记^[9]。目前, 我国对豆类作物种皮色的研究主要集中在花生、大豆、豇豆和小豆^[10-14], 且均发现种皮色的基因受多种转录因子的调控。如花生的AhTc1^[12]、大豆的GmF3’H^[13]、小豆的VaSDC1^[14], 其他豆种如绿豆虽也有相关研究, 但尚未发现具体的基因位点^[15]。本文对近几年来国内外对不同豆类作物的种皮色分类、遗传规律及基因发掘等研究进行了系统梳理和阐述, 为豆类种皮色分子育种及新品种的选育提供更全面的参考依据和理论支持。

1 豆类作物种皮色划分及环境因子对豆类种皮色的影响

1.1 豆类作物种皮色划分

现行植物颜色测定方法主要包括基于目测的色卡比对法和基于分光光度的色差仪测定法。此外, 人们还使用色空间量化颜色特征, 包括HIS色空间法和CLE LAB色空间法^[16-17]。

目前, 在花生种质资源中鉴定出白色、肉色(玫瑰色、粉红色、棕褐色、赤褐色)、红色、紫色和紫红色^[18]。种皮中的飞燕草素、天竺葵素和矢车菊素使其呈现出不同程度的红色或紫色, 其中, 飞燕草素和矢车菊素含量越低, 种皮色越浅^[19]。此外, 研究发现矢车菊素3-接骨木苷(Cy-3-sam)是花生中存在的主要花青色苷, 尤其是黑色种皮花生^[20]。

野生大豆的种皮多为黑色, 而栽培大多为黄色, 也可见少量褐色和双色等变种^[21]。双色外皮可分为虎斑和鞍挂两种, 主要以黄、褐或绿为底色^[22-23]。黑色大豆种皮中内含丰富的花青色苷, 以天竺葵素葡萄糖苷(Pg-3-glu)和矢车菊素葡萄糖苷(Cy-3-glu)为主, 紫红色大豆种皮中特异含有矢车菊素-3-半乳糖苷(Cy-3-gal); 褐色与和黄大豆种皮中仅含有Pg-3-glu, 尤其是黄种皮中的Pg-3-glu含量很低, 因此Pg-3-glu可能是影响大豆种皮色的关键成分, 同时Cy-3-glu水平也会影响着色深浅^[24]。

小豆多为红色种皮, 还有黑、白、灰白、绿、橙、淡褐等单色、双色(不同底色上有色彩和大小不同的斑纹)和三色等几种类型^[25]。红色种皮小豆中含有矢车菊素-3-O-葡萄糖苷(Cy-glu)和原花青素A2, 并被认为是导致红色或浅棕色种皮色的差异的原因^[26]。而野生小豆种皮一般呈现黑色斑点, 这种色素成分复杂, 往往含有高含量的矮牵牛素-3-O-葡萄糖苷(Pt-glu)、矢车菊素-3-O-葡萄糖苷(Cy-glu)和飞燕草素-3-O-葡萄糖苷(Dp-glu)^[27]。

《绿豆资源描述规范与数据标准》对绿豆种皮的划分主要有分为黄、绿、褐、蓝青和黑色^[28], 但在F2世代种皮色中, 出现了墨绿、翠绿、黄棕色等其它表型^[15]。其次, 在绿豆绿色种皮中也出现不同程度的黄色斑驳, 这些斑点类型的外观非常暗(“暗斑”和“斑点覆盖”), 基本颜色的分类变得困难, 许多黄色可能被误认为绿色^[29]。目前, 最为普遍的方法是目测法, 但豆类表型鉴定不准确, 种皮色无法统一。未来应制定更精准的颜色分类标准, 有效提高鉴定效率(图1)。

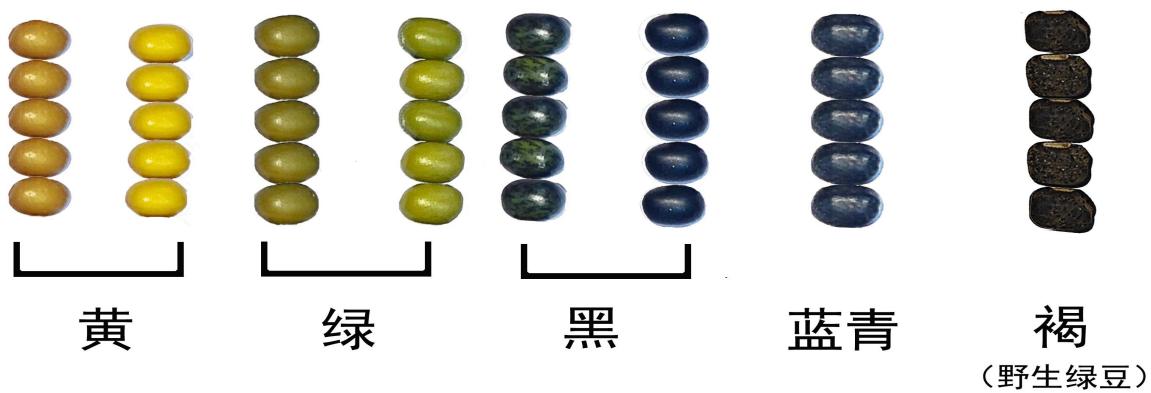


图 1 不同类型绿豆种质资源

Fig.1 Different types of mung bean germplasm resources

1.2 环境因子对豆类作物种皮色的影响

豆类作物的种皮色主要与花青素苷含量相关，而花青素的合成大多是遗传和环境的共同作用。

光是影响花青素苷合成的一个重要因子。研究表明，遮光处理后的黑种皮绿豆，花青素结构基因的表达量降低了 51.4%~99.6%。PAL、CHI 和 UFGT 是植物花青素苷合成过程中的重要酶类，遮光还能抑制它们的活性（降低 56.4%~93.5%），其中降幅最高的是 CHI^[30]。在不同种皮色大豆中光合性状也有显著差异，其中高光效大豆的种皮分别为红、绿和褐色^[31]。

温度是花青素苷积累另一个重要的环境因素。高温可减少花青素苷聚合物的积累，通过阻止激活物和相关基因的表达或促进合成阻碍物的表达。在绿豆中，高温条件下的种皮叶绿素含量从 6.57 (mg/100 g) 降低到 1.28 (mg/100 g)^[32]。

除光照和温度外，如种子水分、收获时的环境条件，储存条件，以及一些化学物质的水平，如钙、镁和其他酚类化合物^[33]等均对大豆、小豆和菜豆等种皮色有影响。据报道，某些类黄酮化合物（缩合单宁、山奈酚、槲皮素）在储存过程中发生氧化，也会导致菜豆种皮色发生改变^[34]。种皮色因环境影响变化多样，使颜色的精准鉴定更加复杂，阐明环境精细调控种皮色的机理当前仍是一个重大挑战。

2 不同种皮色豆类作物的营养品质

豆类作物中蛋白质含量高且氨基酸组成接近于人体需要，是我国居民膳食中主要的植物性蛋白来源。《中国居民膳食指南》中推荐居民每日全谷物和豆类摄入量为 50~150g^[35]。豆类中还含有多种对人体有益的功能性成分，如黄酮类化合物和膳食纤维等，也包括部分鞣质、香豆素、生物碱、植物甾醇、皂苷等生物活性物质^[36]。

大量研究表明，豆类作物中的总酚、总黄酮和总原花青素的含量与种皮色呈正相关，与部分营养品质也有显著关联^[24]。深色花生中的花青素、蛋白质和氨基酸含量均显著高于浅色花生^[37]。黑绿豆的总黄酮类化合物含量 ($6.46\% \pm 0.30\%$) 和总酚类含量^[38] ($15.75 \pm 0.03 \text{ mg/g}$) 也均高于绿色和黄色。大豆总黄酮和总酚的含量均表现为黑色>紫红色>褐色>黄色^[39]。

与其他种皮色相比，黑种皮豆类不仅营养价值更高，还含有丰富的钙、铁等矿物质和微量元素^[40]。有研究指出种皮中的天然花青素能有效清除羟基自由基、超氧阴离子自由基，并调节血脂水平^[41]。Takahata 等^[42]研究表明黑色大豆具有最强的清除 DPPH 活性，且与酚类物质含量密切相关。Kumar 等^[43]发现，与黄大豆和绿豆相比，黑大豆有较高的 DPPH·清除能力和铁离子还原能力。林茂等^[44]发现黑花生种皮的抗氧化

能力是红花生的 1.36 倍，总抗氧化能力 (25.76U/mg) 高达 5 倍，且黑花生仁的油脂和粗蛋白含量均较高。此外，黑花生仁的油脂和粗蛋白含量均较高^[45]。通过对不同种皮色的豆类营养成分、质构特性以及色素的综合研究，可为多样性豆类品种的推广和开发利用提供理论依据。

3 豆类种皮色的遗传研究

3.1 豆类种皮色的遗传规律

近年来，我国科学家基于植物遗传学定律，在豆类种皮色的遗传规律及基因发掘等方面取得了显著进展。

宋健等^[11]认为大豆种皮色受 3 个或以上基因调控，其中绿色为显性。Guiamet^[46]认为绿大豆除 G、D1、D2 基因外，还受到细胞质基因 *cytG* 控制，只有 D1、D2^[47]或 CytG^[48]为隐性时，种皮才呈现绿色。此外，黄色种皮对褐色为显性^[49]。McClean 等^[50]认为菜豆种皮受多对基因调控，其中两对基因控制种皮的条纹和斑点。部分种皮色的深浅则由一对隐性基因和其他三个基因(Z、L 和 Bip)之间的上位性相互作用控制^[51]。胡晓辉等^[52]研究表明花生种皮色的差异受一对不完全显性的主效基因控制，这与洪彦彬等^[53]的研究结果相一致。薛其勤等^[54]研究发现，花生白色种皮由两对基因控制，且存在显性上位作用。在小豆种皮色的研究中，Yuki 等^[55]通过遗传分析发现白色和淡橄榄黄色均对红色表现为隐性。Harland^[56]证明豇豆紫色对绿色为显性，且由单个基因控制。但 Sen 等^[57]则认为豇豆种皮色是由单基因位点上的三个等位基因控制。

国外对绿豆种皮色的研究始于上个世纪，早在 1939 年 Bose 等^[58]人提出种皮色基因受两对等位基因控制：A 控制绿色且 B 对其加深，基因型 A_B_、A_bb、aaB_ 和 aabb 分别对应深绿色、绿色、绿黄色和淡黄色。Sen 等^[59]在 1959 年的杂交试验中推测种皮色的遗传受到三对等位基因(B、G 和 bf)控制。Van Rheenen^[60]在 1965 年提出两对等位基因 G-g 和 S-s 分别控制绿色和黄色。Murty 等^[61]在 1972 年提出四基因模型，分别对应 7 种绿豆表型。Bhadra 等^[62]在 1991 年种皮光泽及色进行了研究，认为种皮色由两对基因控制。Laure^[63]等认为有三对基因 (M_B_G_) 控制绿豆种皮。

基于上述基础，国内学者也对绿豆种皮色开展研究。Chen 等^[64]研究表明绿豆种皮色受 1 对等位基因的控制，其中黑种皮对绿色为显性，绿色对黄色为显性，这与王丽侠^[65]等结果一致。赵璇^[66]认为绿豆种皮色的遗传存在显性上位作用，即黑色基因存在，则黑色为显性；若黑色基因突变，则绿色为显性。但后来廉雪^[67]采用分子标记的方法，表明绿豆的种皮色由两对等位基因控制，分别决定黑色和黄色。

豆类种皮色的体系构建至今仍是一大难题，且由于种皮色变异类型丰富，很多难以鉴定。在豆类作物的育种中，多数依赖于传统的杂交和选择方法，效率相对较低。未来我们将通过对不同豆类作物种皮色相关基因定位，为进一步的基因功能研究以及选育新品种提供基础。

3.2 豆类种皮色的基因定位及候选基因发掘

随着生物技术的发展，国内外学者对豆类作物种皮色的研究愈加深入。大豆作为豆类作物中最重要的作物，迄今已获得种皮色的遗传位点有 9 个^[68] (*I*、*R*、*T*、*O*、*W1*、*K1*、*G*、*D1*、*D2*)，相关 QTL 近 30 余个^[69]。*I*、*R*、*T* 这 3 个位点主要通过控制色素的合成调控种皮色^[70]，分别位于 A2、K 和 C2 连锁群，其中 *T* 位点还与茸毛颜色有关。*O* 和 *W* 只是在纯合隐性的 *ir* 和 *it* 基因型中才各自影响种皮色^[71]，分别位于 A2 和 G 连锁群。*Glyma.01G214600* (*D1*) 和 *Glyma.11G027400* (*D2*) 与种皮中叶绿素有关，控制大豆的绿色种皮基因^[48]。曹杰等^[72]通过全基因组测序，将红色大豆种皮色相关基因定位到第 8 号染色体 (Chr.08: 3530000-12280000)，并进一步筛选到 *Glyma.08g059900* (MYB 转录因子)、*Glyma.08g061300* (bHLH 转录因子)、*Glyma.08g063900* (bHLH 转录因子) 和 *Glyma.08g062000* (ANR1) 等候选基因。

普通菜豆种皮色的表达依赖于 *P* 基因座的多个等位基因：*V*-紫(紫)、*vlae*(粉)、*vv*(白)^[73]。其中，*V* 基因型的种皮含有花青苷色素，而 *vv* 基因型的种皮含有黄酮醇色素^[74]。其他 7 个基因-*Gy*、*C*、*R*、*J*、*G*、*B* 和 *Rk* 上的等位基因彼此之间相互作用^[51]。

赵钰涵^[75]利用 QTL-seq 等方法，将控制花生黑色种皮的基因定位在 10 号染色体，并在 108~112.7 Mb

区域内鉴定到一个与黑种皮性状紧密连锁的 SNP 标记和一个候选基因 *pTsASSR107*^[76]。Zhang 等^[77]通过 F₂ 群体将调控花生红色种皮的隐形基因 *AhTc2* 定位到 12 染色体，且发现一个候选基因 *Arahy.IK60LM*。Zhao 等^[12]将控制紫色种皮基因 *AhTc1* 定位在 A10 染色体 4.7 Mb 区域上，该基因参与编码 R2R3-MYB 转录因子。王恩琪等^[78]鉴定出 5 个基因 *arahy.AFLD8J*、*arahy.2678IN*、*arahy.YQ76T0*、*arahy.IKM4NQ*、*arahy.X3FWT9* 与花青素合成有关，位于 12 号染色体 7.61Mb 区间，且均为 MYB 转录因子 R2R3 相关。

赵璇等^[66]采用 BSA 混池法和 SSR 分子标记，首次验证了标记 *sy-36* 与绿豆种皮色基因的连锁关系，并定位在 7 号染色体。廉雪等^[67]将种皮色基因（*Sc1*、*2*）定位在 LG3 和 LG4 连锁群，其中，*Sc1* 与最近的 SSR 标记 *XI62* 的距离为 25.3cM，*Sc2* 距离两侧 SSR 标记 *X95*、*Vel-2463* 的距离分别为 19.0 和 6.9cM。黄婉婷^[79]等发现 6 个与种皮色相关的基因（*LOC106758122*、*LOC106759605*、*LOC106759353*、*LOC106759554*、*LOC106759331* 和 *LOC106758748*）位于 4 号染色体 1.71Mb 的区间，并推测 *LOC106758748* 为绿豆种皮色位点的候选基因。贾龙等^[80]筛选出两个与种皮色相关的基因（*LOC106758875*、*LOC106759267*）位于 LG4 连锁群 17,486,086~18,014,973 bp 区间。

此外，在小豆种皮色的研究中，Yuki 等^[55]初步定位了四个控制种皮色的基因 *OLB1*、*OLB2*、*IVY* 和 *POB*。Kaga 等^[81]将种皮色基因 *sdc*(褐/红)与 *sdc3.1.1*(象牙/红)均定位在 1 号连锁群。

3.3 豆类作物种皮色的基因克隆及调控机制

豆类植物的种皮色与花青素生物合成紧密相关^[82]，转录因子如 MYB、bHLH 和 WD40 等在花青素生物合成调控中备受关注。目前，已在大豆中预测出 127 个 1R-MYB、244 个 2R-MYB 和 6 个 3R-MYB^[83]。其中 R2R3MYB 转录因子位于 R 位点，可调控花青素合成酶基因（*DFR*、*ANS*、*UFGT* 等）的表达^[11]。在黄色和突变褐色大豆种皮中发现 4 个非同义突变基因 *Glyma05g005600*、*Glyma05g009700*、*Glyma12g006100* 和 *Glyma12g047300*^[69]，并开发了 A2 染色体的 1 个新的标记 SSR53^[49]。Wang 等^[23]从大豆中克隆出与绿色种皮相关的 *Glyma.01G198500* (*G* 基因)。苏林豪等^[84]通过黑色花生种皮基因 *AhTc1* 的序列信息，同源克隆出大豆 MYB 家族基因 *Glyma.18G261700*，发现该基因与 *Glyma.09G235100* 同源性较高。Zabala 等^[85]通过克隆 *Williams* (*WI*) 的相关基因型序列，分离出控制大豆浅褐色突变基因 *F3'5'H*。

Li 等^[86]在紫色豇豆中检测到 3 个 *R2R3MYB* 调节因子，其中 *ATPasp 2/MYB90* 和单基因 *Glyma.09G235100* 被高水平表达，故推测 *Glyma.18G261700* 与 *AhTc1* 在花青素调控上可能存在差异功能。

食用豆类如绿豆、小豆、菜豆等种皮色相关基因发掘仍具有很多空白。结合基因组学以及分子标记技术可为调控种皮色的相关基因提供精确位点，也可为利用相关基因的克隆提供更多的位点。

4 问题与展望

豆类作物种皮色与其他植物种皮色具有相同的遗传机制，大多是由多种基因或数量位点调控，不同种皮色之间的协同调控十分复杂^[87]。国内外对豆类种皮色研究，主要由于豆类作物表型鉴定不准确，对种皮色基因间的精细调控网络没有统一的鉴定结果。其次，环境因素如何精细调控种皮色表达的机制仍然模糊，控制种皮色基因的精准定位有待开发。发掘新的调控种皮色基因的位点和利用现代育种技术培育不同颜色的豆类作物任务重大。

随着现代生物技术的快速发展以及大量分子标记技术的开发与应用，基于对关键基因或 QTL 功能的认识，使对目的基因的精准有效把控成为可能。对作物基因组的测序和分析，已经成为引领作物遗传研究的前沿技术^[88]。近年来，多个研究报道采用了现代基因定位方法包括 GWAS 和 BSA，揭示了种皮色相关基因在基因组中的位置和分布^[75-79]。充分应用基因组学、转录组学和蛋白质组学等现代分子生物学方法必将成为揭示作物遗传调控网络的复杂性及多样性的主要方向。未来我们将进一步挖掘与豆类种皮色相关的新基因，为不同豆类生产和质量提升提供更多科学依据和技术支持。

参考文献

- [1] 牛宇, 薄晓峰, 秦作霞, 蒙秋霞. 间作豆类作物对大樱桃生长和土壤特性、微生物数量的影响. 北方园艺, 2019(4): 38-44
Niu Y, Bo X F, Qin Z X, Meng Q X. Effects of intercropping legumes on the growth of sweet cherry, soil properties and microbial populations. Northern Horticulture, 2019(4): 38-44
- [2] 郑卓杰.中国食用豆类学.中国农业出版社,1997
Zhen Z J. Chinese edible legumes. China Agriculture Press, 1997
- [3] 岳慧丽, 张蕙杰, 李世娟. 我国食用豆生产布局变迁及区域比较优势研究. 中国食物与营养, 2022, 28(10): 5-11
Yue H L, Zhang H J, Li L J. Study on the changes in the production layout of edible beans and regional comparative advantages in my country. Chinese Journal of Food and Nutrition, 2022, 28(10): 5-11
- [4] 国家统计局. 国家统计局关于 2022 年粮食产量数据的公告. (2022-12-12)[2024-09-14]. https://www.stats.gov.cn/sj/zxfb/202302/t20230203_1901673.html
National Bureau of Statistics. Announcement of the National Bureau of Statistics on the 2022 Grain Production Data. (2022-12-12)[2024-09-14]. https://www.stats.gov.cn/sj/zxfb/202302/t20230203_1901673.html
- [5] 樊胜根, 田旭, 龙文进. 大食物观下我国食物供求均衡的挑战与对策. 华中农业大学学报(社会科学版), 2024(2): 1-9
Fan S G, Tian X, Long W J. Challenges and countermeasures of food supply and demand balance in my country under the big food concept. Journal of Huazhong Agricultural University (Social Science Edition), 2024(2): 1-9
- [6] 李里特, 刘志胜. 大豆蛋白营养品质和生理功能研究进展. 中国食物与营养, 1999(4):23-25
LI L T, LIU Z S. China Food and Nutrition, 1999(4): 23-25
- [7] 王英男, 齐广勋, 赵洪锟, 赵洪锟, 袁翠平, 刘晓冬, 李玉秋, 王玉民, 董英山. 不同种皮颜色大豆地方资源的遗传多样性. 分子植物育种, 2021, 19(23): 7984-7994
Wang Y N, Qi G X, Zhao H K, Yuan C P, Liu X D, Li Y Q, Wang Y M, Dong Y S. Genetic diversity of local resources of soybean with different seed coat colors. Molecular Plant Breeding, 2021, 19(23): 7984-7994
- [8] Zhao P, Chu L, Wang K, Zhao B, Li Y, Yang K, Wan P. Analyses on the pigment composition of different seed coat colors in adzuki bean. Food Science & Nutrition, 2022, 10(8): 2611-2619
- [9] Yang K, Moon J K, Jeong N, Chun H K, Kang S T, Back K, Jeong S C. Novel major quantitative trait loci regulating the content of isoflavone in soybean seeds. Genes & Genomics, 2011, 33(6): 685-692
- [10] 安吉尼. 豇豆遗传多样性及豆荚着色模式和种皮颜色的遗传分析. 华中农业大学, 2011
Angeli. Genetic analysis of cowpea genetic diversity, pod coloration pattern and seed coat color. Huazhong Agricultural University, 2011
- [11] 宋健, 郭勇, 于丽杰, 邱丽娟. 大豆种皮色相关基因研究进展. 遗传学报, 2012, 34(6): 687-694
Song J, Guo Y, Yu L J, Qiu L J. Research progress on genes related to soybean seed coat color. Journal of Genetics. 2012, 34(6): 687-694
- [12] Zhao Y H, Ma J, Li M, Deng L, Li G H, Xia H, Zhao S Z, Hou L, Li P C, Ma C L, Yuan M, Ren L, Gu J, Guo B Z, Zhao C Z, Wang X J. Whole-genome resequencing-based QTL-seq identified AhTc1 gene encoding a R2R3-MYB transcription factor controlling peanut purple testa color. Plant Biotechnology Journal, 2020, 18(1): 96-105
- [13] Dastmalchi M, Chapman P, YU J, Austin R S, Dhaubhadel S. Transcriptomic evidence for the control of soybean root isoflavanoid content by regulation of overlapping phenylpropanoid pathways. BMC Genomics, 2017, 18(1): 70
- [14] Li Y, Yang K, Yang W, Chu L, Chen C, Zhao B, Li Y, Jian J, Yin Z, Wang T, Wan P. Identification of QTL and Qualitative Trait Loci for Agronomic Traits Using SNP Markers in the Adzuki Bean. Frontiers in Plant Science, 2017, DOI:10.3389/fpls.2017.00840
- [15] 廉雪. 绿豆种皮颜色遗传分析及相关基因的定位. 山西: 山西大学, 2021
Lian X. Genetic analysis of mung bean seed coat color and location of related genes. Shanxi: Shanxi University, 2021
- [16] Post P C, Schlaftman M A. Measuring Camellia Petal Color Using a Portable Color Sensor. Horticulturae, 2020, 6(3):53
- [17] Mohamed N, Baziyad M, Rabie T, Kamel I. L*a*b* color space high capacity steganography utilizing quad-trees. Multimedia Tools and Applications, 2020, 79(33): 25089-25113
- [18] Mondal S, Badigannavar A, Kale D S M. An induced dominant seed coat color mutation in groundnut. Indian Journal of Genetics and Plant Breeding, 2007, 67: 177-179
- [19] 李海芬, 邱金梅, 陈小平, 洪彦彬, 梁炫强.花生花青素合成相关基因的表达与种皮颜色关系分析. 中国油料作物学报, 2017, 39(5): 600
Li H F, Qiu J M, Hong Y B, Liang X Q. Analysis of the relationship between the expression of anthocyanin synthesis-related genes and seed coat color in peanut. Journal of the Chinese Cereals and Oils Association, 2017, 39(5): 600

- [20] Kuang Q, Yu Y, Attree R, Xu B. A comparative study on anthocyanin, saponin, and oil profiles of black and red seed coat peanut (*Arachis hypogaea*) grown in China. *International Journal of Food Properties*, 2017. <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/10942912.2017.1291676>
- [21] Liu Y, Du H, Li P, Shen Y, Peng H, Liu S, Zhou G A, Zhang H, Liu Z, Shi M, Huang X, Li Y, Zhang M, Wang Z, Zhu B, Han B, Liang C, Tian Z. Pan-Genome of Wild and Cultivated Soybeans. *Cell*, 2020, 182(1): 162-176.e13
- [22] Takahashi R. Association of Soybean Genes I and T with Low-Temperature Induced Seed Coat Deterioration. *Crop Science*, 1997, 37(6): 1755-1759
- [23] Wang M, Li W, Fang C, Xu F, Liu Y, Wang Z, Yang R, Zhang M, Liu S, Lu S, Lin T, Tang J, Wang Y, Wang H, Lin H, Zhu B, Chen M, Kong F, Liu B, Zeng D, Jackson S A, Chu C, Tian Z. Parallel selection on a dormancy gene during domestication of crops from multiple families. *Nature Genetics*, 2018, 50(10): 1435-1441
- [24] 吴采玉, 文春雨, 黄丽萍, 徐瑞新, 宋健. 不同颜色大豆种皮成分及抗氧化性分析. *大豆科学*, 2023, 42(5): 554-564
- Wu C Y, Wen C Y, Huang L P, Xu R X, Song J. Analysis of components and antioxidant activity of soybean seed coats with different colors. *Soybean Science*, 2023, 42(5): 554-564
- [25] 金文林, 陈学珍, 喻少帆. 小豆茎色、粒色性状的遗传规律研究. *北京农学院学报*, 1996(2): 1-6
- Jin W L, Chen X Z, Yu S F. Study on the inheritance of stem color and grain color of adzuki beans. *Journal of Beijing Agricultural College*, 1996(2): 1-6
- [26] Zhao P, Chu L, Wang K, Zhao B, Li Y, Yang K, Wan P. Analyses on the pigment composition of different seed coat colors in adzuki bean. *Food Science & Nutrition*, 2022, 10(8): 2611-2619
- [27] Lepiniec L, Debeaujon I, Routabou J M, Baudry A, Pource L, Nesi N, Caboche M. genetics and biochemistry of seed flavonoids. *Annual Review of Plant Biology*, 2006, 57: 405-430
- [28] 程须珍, 王丽侠, 王素华. 绿豆类资源描述规范与数据标准. 北京: 中国农业出版社, 2006: 14
- Cheng X Z, Wang L X, Wang S H. Mung bean resource description specification and data standard. Beijing: China Agriculture Press, 2006: 14
- [29] Van Rheenen H A. The inheritance of some characters in the mung bean, *Phaseolus aureus* roxb. *Genetica*, 1965, 36(1): 412-419.
- [30] 马超, 冯雅岚, 吴姗薇, 张均, 郭彬彬, 熊瑛, 李春霞, 李友军. 鼓粒期遮光对黑绿豆种皮花青素积累及相关基因表达特性的影响. *作物学报*, 2022, 48(11): 2826-2839
- Ma C, Feng Y L, Wu S W, Zhang J, Guo B B, Xiong Y, Li C X, Li Y J. Effects of shading at grain drum stage on anthocyanin accumulation and related gene expression characteristics in seed coat of black mung bean. *Acta Agronomical Sinica*, 2022, 48(11): 2826-2839
- [31] 范元芳, 鲜东锋, 杨梅, 杨秀燕, 项超. 不同种皮颜色大豆光合特性分析与高光效质筛选. *中国油料作物学报*, 2023, 45(4): 785-792
- Fan Y F, Xian D F, Yang M, Yang X Y, Xiang C. Analysis of photosynthetic characteristics of soybeans with different seed coat colors and screening of high photosynthetic efficiency germplasm. *Chinese Journal of Oil Crops*, 2023, 45(4): 785-792
- [32] Huang P H, Cheng Y T, Chan Y J, Lu W C, Li P H. Effect of Heat Treatment on Nutritional and Chromatic Properties of Mung Bean (*Vigna radiata* L.). *Agronomy*, 2022, 12(6): 1365
- [33] Marles M A S, Vandenberg A, Bett K E. Polyphenol Oxidase Activity and Differential Accumulation of Polyphenolics in Seed Coats of Pinto Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) Characterize Postharvest Color Changes. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2008, 56(16): 7049-7056
- [34] Elsadri H T, Marles M A S, Caldas G V, Blair M W, Bett K E. Condensed Tannin Accumulation during Seed Coat Development in Five Common Bean Genotypes. *Crop Science*, 2015, 55(6): 2826-2832
- [35] 《营养学报》编辑部. 《中国居民膳食指南(2022)》. *营养学报*, 2022, 44(6): 521-522
- Editorial Department of *Acta Nutrimenta Sinica*. Dietary Guidelines for Chinese Residents (2022). *Acta Nutrimenta Sinica*, 2022, 44(6): 521-522
- [36] Stanislavljević N S, Ilić M D, Matić I Z, Jovanović Ž S, Čupić T, Dabić D Č, Natić M M, Tešić Ž L. Identification of Phenolic Compounds from Seed Coats of Differently Colored European Varieties of Pea (*Pisum sativum* L.) and Characterization of Their Antioxidant and In Vitro Anticancer Activities. *Nutrition and Cancer*, 2016, 68(6): 988-1000
- [37] Chukwuma Y, Walker L T, Verghese M. Peanut skin color: a biomarker for total polyphenolic content and antioxidative capacities of peanut cultivars. *International Journal of Molecular Sciences*, 2009, 10(11): 4941-4952
- [38] Seyoung J, Byeong Cheol K, Jungmin H. Tissue-Specific Metabolic Profiling of Mungbean (*Vigna radiata* L.) Genotypes with Different Seed Coat Colors. *Journal of Food Quality*, 2023, 2023(1): 7555915

- [39] Cho K M, Ha T J, Lee Y B, Seo W D, Kim J Y, Ryu H W, Jeong S H, Kang Y M, Lee J H. Soluble phenolics and antioxidant properties of soybean (*Glycine max* L.) cultivars with varying seed coat colors. *Journal of Functional Foods*, 2013, 5(3): 1065-1076
- [40] 韩贵芝, 张正升, 毛琦琦, 张春芝. 黑花生中的矿物质元素的测定与分析. *中国卫生检验杂志*, 2019, 29(8): 917-920
- Han G Z, Zhang Z S, Mao Q Q, Zhang C Z. Determination and Analysis of Mineral Elements in Black Peanut. *Chinese Journal of Health Laboratory Science*, 2019, 29(8): 917-920
- [41] 杜蕾. 黑花生衣色素组分分析及降血脂功能研究. 沈阳: 沈阳农业大学, 2016
- Du L. Analysis of black peanut coat pigment components and study on blood lipid-lowering function. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2016
- [42] Takahata Y, Ohnishi-Komiyama M, Furuta S, Takahashi M, Suda I. Highly polymerized procyanidins in brown soybean seed coat with a high radical-scavenging activity. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2001, 49(12): 5843-5847
- [43] Kumar V, Rani A, Dixit A K, Pratap D, Bhatnagar D. A comparative assessment of total phenolic content, ferric reducing-anti-oxidative power, free radical-scavenging activity, vitamin C and isoflavones content in soybean with varying seed coat colour. *Food Research International*, 2010, 43(1): 323-328
- [44] 林茂, 赵景芳, 郑秀艳, 孟繁博, 黄道梅, 李国林, 陈曦, 宋光艳, 蒋力. 不同种皮颜色花生生品的营养、感官和品质的分析. *分子植物育种*, 2019, 17(5): 1647-1657
- Lin M, Zhao J F, Zheng X Y, Meng F B, Huang D M, Li G L, Chen X, Song G Y, Jiang L. Analysis of nutrition, sensory and quality of peanut products with different seed coat colors. *Molecular Plant Breeding*, 2019, 17(5): 1647-1657
- [45] 曹凯光, 潘学基, 史建红. 从花生红衣皮中提取红衣粉的研究. *食品工业科技*, 1995(5): 21-23
- Cao K G, Qian X J, Shi J H. Study on extracting peanut red skin powder from peanut red skin. *Science and Technology of Food Industry*, 1995(5): 21-23
- [46] Guiamet J, Schwartz E, Pichersky E, Noodén L. Characterization of Cytoplasmic and Nuclear Mutations Affecting Chlorophyll and Chlorophyll-Binding Proteins during Senescence in Soybean1. *Plant Physiology*, 1991, 96(1): 227-231
- [47] Fang C, Li C, Li W, Wang Z, Zhou Z, Shen Y, Wu M, Wu Y, Li G, Kong L A, Liu C, Jackson S A, Tian Z. Concerted evolution of D1 and D2 to regulate chlorophyll degradation in soybean. *The Plant Journal*, 2014, 77(5): 700-712
- [48] Nakano M, Yamada T, Masuda Y, Sato Y, Kobayashi H, Ueda H, Morita R, Nishimura M, Kitamura K, Kusaba M. A Green-Cotyledon/Stay-Green Mutant Exemplifies the Ancient Whole-Genome Duplications in Soybean. *Plant and Cell Physiology*, 2014, 55(10): 1763-1771
- [49] 董全中, 蒋炳军, 张勇, 薛红, 张明明, 李微微, 韩天富, 宁海龙. 大豆褐色种皮遗传分析及基因定位. *大豆科学*, 2020, 39(3): 361-369
- Dong Q Z, Jiang B J, Zhang Y , Xue H , Zhang M M, Li W W, Han T F, Ning H L. Genetic Analysis and Gene Mapping of Brown Seed Coat in Soybean. *Soybean Science*, 2020, 39(3): 361-369
- [50] McClean P E, Lee R K, Otto C, Gepts P, Bassett M J. Molecular and phenotypic mapping of genes controlling seed coat pattern and color in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *The Journal of Heredity*, 2002, 93(2): 148-152
- [51] Bassett M J, Lee R, Otto C, McClean P E. Classical and Molecular Genetic Studies of the Strong Greenish Yellow Seedcoat Color in 'Wagenaar' and 'Enola' Common Bean. 2002, DOI:10.21273/JASHS.127.1.50
- [52] 胡晓辉, 石运庆, 苗华荣, 陈静. 花生种皮颜色遗传及相关品质分析. *江西农业学报*, 2009, 21(3): 27-28, 31
- Hu X H, Shi Y Q, Miao H R, Chen J. Analysis of the genetics of peanut seed coat color and related quality. *Journal of Jiangxi Agricultural Sciences*, 2009, 21(3): 27-28, 31
- [53] 洪彦彬, 林坤耀, 周桂元, 李少雄, 李艳, 梁炫强. 花生深紫色种皮颜色基因的遗传分析及 SSR 标记. *中国油料作物学报*, 2007, 1: 35-38
- Hong Y B, Lin K Y, Zhou G Y, Li S X, Li Y , Liang X Q. Genetic analysis and SSR markers of dark purple seed coat color gene in peanut. *Chinese Journal of Oil Crops*, 2007, 1: 35-38
- [54] 薛其勤, 别茹, 常宇涵, 邢明, 杨会, 张昆, 刘风珍, 万勇善. 花生种皮颜色及花青素含量的遗传分析. *花生学报*, 2020, 49(1): 19-24
- Xue Q, Bie R, Chang Y H, Xing M, Yang H, Zhang K, Liu F Z, Wan Y S. Genetic analysis of peanut seed coat color and anthocyanin content. *Journal of Peanut Science*, 2020, 49(1): 19-24
- [55] Yuki H, Hiroki Y, Reina O, Naomi S, Hitoshi S, Kiyosaki K. Genetic analysis and molecular mapping of genes controlling seed coat colour in adzuki bean (*Vigna angularis*). *Euphytica*, 2015, 206(3): 609-617
- [56] Harland S C. Inheritance of certain characters in the cowpea (*Vigna sinensis*). *Journal of Genetics*, 1919, 8(2): 101-132

- [57] Sen N K, Bhowal J G. Genetics of *Vigna sinensis* (L.) Savi. *Genetical*, 1962, 32(1): 247-266
- [58] Bose R D. Studies in Indian pulses. *Indian Journal Of Agricultural Sciences*, 1939, 9: 575-594
- [59] Sen N K, Ghosh A. Genetic Studies in Green Gram. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*, 1959. <https://www.semanticscholar.org/paper/Genetic-Studies-in-Green-Gram-Sen.-Ghosh/4ba45a4d276250d86a910c4941883c8a31766856>
- [60] Van Rheenen H A. The inheritance of some characters in the mung bean, *Phaseolus aureus* roxb. *Genetica*, 1965, 36(1): 412-419
- [61] Mutty B K Patel G J. Inheritance of seed coat color in green gram. *Indian J Plant Breed*, 1972, 32: 372-378
- [62] Bhadra S, Akhter M, Quashem A. Genetics of seed lustre and joint inheritance of seed coat color and seed lustre in mung bean *Vigna radiata*. Wilczek. *Bangladesh Journal of Botany*, 1991. <https://www.semanticscholar.org/paper/Genetics-of-seed-lustre-and-joint-inheritance-of-in-Bhadra-Akhter/b9ba95aa049b0bf7968d6b00decbf175d5b3a4e0>
- [63] Laurel V B, Ramirez D A. Inheritance of seed coat color in Mund bean *Vigna radiata* (L.) Wilczek. *Philippine Journal of Crop Science*, 1994, 19: 3-19
- [64] Chen H M, Liu X H. Inheritance of seed color and lustre in mungbean (*Vigna radiata*). *Agricultural Science and Technology Hunan*, 2001, 2(1): 8-12
- [65] 王丽侠, 程须珍, 王素华, 刘岩. 绿豆几个表型性状的遗传特性. *作物学报*, 2013, 39(7): 1172-1178
- Wang L X, Cheng X Z, Wang S H, Liu Y. Genetic characteristics of several phenotypic traits of mung bean. *The Crop Journal*, 2013, 39(7): 1172-1178
- [66] 赵璇, 张耀文. SSR 标记鉴定绿豆 F1 杂种试验. *山西农业科学*, 2019, 47(3): 307-309
- Zhao X , Zhang Y W. Experiment on identification of mung bean F1 hybrids by SSR markers. *Shanxi Agricultural Sciences*, 2019, 47(3): 307-309.
- [67] 廉雪, 张泽燕, 张耀文. 绿豆籽粒颜色的遗传分析. *山西农业科学*, 2020, 48(3): 324-326
- Lian X, Zhang Z Y, Zhang Y W. Genetic Analysis of Mung Bean Seed Color. *Shanxi Agricultural Sciences*, 2020, 48(3): 324-326
- [68] Song J, Liu Z, Hong H, Ma Y, Tian L, Li X, Li Y H, Guan R, Guo Y, Qiu L J. Identification and Validation of Loci Governing Seed Coat Color by Combining Association Mapping and Bulk Segregation Analysis in Soybean. *PloS One*, 2016, 11(7): e0159064
- [69] 郁晓敏, 金杭霞, 杨清华, 傅旭军, 郭丹丹, 吕晓男, 袁凤杰. 利用 SLAF-seq 结合 BSA 方法发掘大豆种皮色相关基因. *分子植物育种*, 2021, 19(2): 385-391
- Yu X M, Jin H X, Yang Q H, Fu X J, Guo D D, Lv X N, Yuan F J. Exploration of Soybean Seed Coat Color-related Genes Using SLAF-seq Combined with BSA. *Molecular Plant Breeding*, 2021, 19(2): 385-391
- [70] Tuteja J H, clough S J, Chan W C, Vodkin L O. Tissue-specific gene silencing mediated by a naturally occurring chalcone synthase gene cluster in *Glycine max*. *Plant Cell*, 2004, 16(4): 819-835
- [71] Wang K J, Li X H. Genetic differentiation and diversity of phenotypic characters in Chinese wild soybean (*Glycine soja* Sieb. et Zucc.) revealed by nuclear SSR markers and the implication for intraspecies phylogenetic relationship of characters. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2011, 58(2): 209-223
- [72] 曹杰, 谷勇哲, 洪慧龙, 吴海涛, 张霞, 孙建强, 包立高, 邱丽娟. 大豆红色种皮的色素鉴定和基因定位. *中国农业科学*, 2023, 56(14): 2643-2659
- Cao J, Gu Z, Hong H L, Wu H T, Zhang X, Sun J Q, Bao L G, Qiu L J. Identification of pigments in red soybean seed coat and gene localization. *Chinese Journal of Agricultural Sciences*, 2023, 56(14): 2643-2659
- [73] Lamprecht H. Zur Genetik von *Phaseolus Vulgaris* XII. Über die Vererbung der Blüten- und Stammfarbe. *Hereditas*, 2010, 21(2-3): 129-166
- [74] Benninger C W, Hosfield G L, Bassett M J. Flavonoid Composition of Three Genotypes of Dry Bean (*Phaseolus vulgaris*) Differing in Seedcoat Color. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 1999, 124(5): 514-518
- [75] 赵钰涵. 花生种皮花青素积累关键基因的定位和转录组分析. 山东 : 2020
- Zhao Y H. Localization and transcriptome analysis of key genes for anthocyanin accumulation in peanut seed coat. Shandong : Shandong Normal University, 2020
- [76] 赵钰涵, 周希萌, 赵慧玲, 付春, 夏晗, 厉广辉, 赵术珍, 马长乐, 王兴军, 赵传志. 利用 SNP 芯片结合 BSA 的方法定位花生黑色种皮颜色基因. *分子植物育种*, 2021, 19(9): 2977-2984
- Zhao Y H, Zhou X M, Zhao H L, Fu C, Xia H, Li G H, Zhao S Z, Ma C L, Wang X J, Zhao C Z. SNP chip combined with BSA was used to locate the color gene of peanut black seed coat. *Molecular Plant Breeding*, 2021, 19(9): 2977-2984

- [77] Zhang K, Yuan M, Xia H, He L, Ma J, Wang M, Zhao H, Hou L, Zhao S, Li P, Tian R, Pan J, Li G, Thudi M, Ma C, Wang X, Zhao C. BSA-seq and genetic mapping reveals AhRt2 as a candidate gene responsible for red testa of peanut. *Theoretical and applied genetics. Theoretische und angewandte Genetik*, 2022, 135(5): 1529-1540
- [78] 王恩琪, 殷祥贞, 颜萍萍, 姜晓, 潘丽娟, 陈娜, 许静, 赵旭红, 梁成伟, 迟晓元. 基于 BSA-seq 技术定位花生种皮颜色基因. *花生学报*, 2024, 53 (03): 14-20
- Wang E Q, Yin X Z, Zhen P P, Jiang X, Pan L J, Chen N Xu J, Zhao X H, Liang C Q, Chi X Y. Identification of Color Gene in Peanut Seedcoat Based on BSA-seq Technology. *Journal of Peanut Science*, 2024, 53 (03): 14-20
- [79] 黄琬婷, 王茜, 张泽燕, 朱慧珺, 闫虎斌, 张耀文. 基于 BSA-seq 技术定位绿豆种皮颜色基因. *植物遗传资源学报*, 2023, 24(3): 790-800
- Huang W T, Wang Q , Zhang Z Y, Zhu H J, Yan H B, Zhang Y W. Mapping the mung bean seed coat color gene based on BSA-seq technology. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2023, 24(3): 790-800
- [80] 贾龙, 王洁, 王素华, 陈红霖, 程须珍, 杜吉到, 王丽侠. 绿豆 11 个农艺性状相关基因的 QTL 定位. *植物遗传资源学报*, 2022, 23(2): 442-449
- Jia L, Wang J , Wang S H, Chen H G, Cheng X Z, Du J D, Wang L X. QTL mapping of genes related to 11 agronomic traits in mung bean. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2022, 23(2): 442-449
- [81] Kaga A, Isemura T, Tomooka N, Vaughan D A. The genetics of domestication of the azuki bean (*Vigna angularis*). *Genetics*, 2008, 178(2): 101-1036
- [82] Allan A C, Helens R P, Laing W A. MYB transcription factors that colour our fruit. *Trends in Plant Science*, 2008, 13(3): 99-102
- [83] Zuluaga D L, Gonzali S, Loret E, Pucciariello C, Degl'innocenti E, Guidi L, Alpi A, Perata P. *Arabidopsis thaliana* MYB75/PAP1 transcription factor induces anthocyanin production in transgenic tomato plants. *Functional plant biology*. 2008, 35(7): 606-618
- [84] 苏林豪, 宋勇, 郭尚敬. 大豆 Glyma.18G261700 基因生物学分析及功能初探. *大豆科学*, 2022, 41(2): 140-149
- Su L H, Song Y, Guo S J. Biological Analysis and Preliminary Functional Study of Soybean Glyma.18G261700 Gene. *Soybean Science*, 2022, 41(2): 140-149
- [85] Zabala G, Vodnik L O. A Rearrangement Resulting in Small Tandem Repeats in the F3'5'H Gene of White Flower Genotypes Is Associated with the Soybean W1 Locus. *Crop Science*, 2007, 47(S2): S-113-S-124
- [86] Li Y, Chen Q, Xie X, Cai Y, Li J, Feng Y, Zhang Y. Integrated Metabolomics and Transcriptomics Analyses Reveal the Molecular Mechanisms Underlying the Accumulation of Anthocyanins and Other Flavonoids in Cowpea Pod (*Vigna unguiculata* L.). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2020, 68(34): 9260-9275
- [87] Wang Y, Wang Y, Song Z, Zhang H. Repression of MYBL2 by Both micro RNA858a and HY5 Leads to the Activation of Anthocyanin Biosynthetic Pathway in Arabidopsis. *Molecular Plant*, 2016, 9(10): 1395-1405
- [88] Abhishek B, Uday C J, Ian D, Godwin R, Kumar V. Genomic interventions for sustainable agriculture. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 18(12): 2388-2405