



植物遗传资源学报

Journal of Plant Genetic Resources

ISSN 1672-1810, CN 11-4996/S

《植物遗传资源学报》网络首发论文

题目: bHLH 转录因子在植物花青素合成中的调控作用
作者: 刘菁菁, 王舒文, 杨旭锐, 常开心, 张会灵
DOI: 10.13430/j.cnki.jpgr.20240923002
收稿日期: 2024-09-23
网络首发日期: 2025-01-13
引用格式: 刘菁菁, 王舒文, 杨旭锐, 常开心, 张会灵. bHLH 转录因子在植物花青素合成中的调控作用[J/OL]. 植物遗传资源学报.
<https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20240923002>



网络首发: 在编辑部工作流程中, 稿件从录用到出版要经历录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿等阶段。录用定稿指内容已经确定, 且通过同行评议、主编终审同意刊用的稿件。排版定稿指录用定稿按照期刊特定版式(包括网络呈现版式)排版后的稿件, 可暂不确定出版年、卷、期和页码。整期汇编定稿指出版年、卷、期、页码均已确定的印刷或数字出版的整期汇编稿件。录用定稿网络首发稿件内容必须符合《出版管理条例》和《期刊出版管理规定》的有关规定; 学术研究成果具有创新性、科学性和先进性, 符合编辑部对刊文的录用要求, 不存在学术不端行为及其他侵权行为; 稿件内容应基本符合国家有关书刊编辑、出版的技术标准, 正确使用和统一规范语言文字、符号、数字、外文字母、法定计量单位及地图标注等。为确保录用定稿网络首发的严肃性, 录用定稿一经发布, 不得修改论文题目、作者、机构名称和学术内容, 只可基于编辑规范进行少量文字的修改。

出版确认: 纸质期刊编辑部通过与《中国学术期刊(光盘版)》电子杂志社有限公司签约, 在《中国学术期刊(网络版)》出版传播平台上创办与纸质期刊内容一致的网络版, 以单篇或整期出版形式, 在印刷出版之前刊发论文的录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿。因为《中国学术期刊(网络版)》是国家新闻出版广电总局批准的网络连续型出版物(ISSN 2096-4188, CN 11-6037/Z), 所以签约期刊的网络版上网络首发论文视为正式出版。

bHLH 转录因子在植物花青素合成中的调控作用

刘菁菁, 王舒文, 杨旭锐, 常开心, 张会灵

(河南科技大学园艺与植物保护学院, 洛阳 471000)

摘要: 花青素 (Anthocyanins) 是黄酮类多酚化合物, 在植物体内各个器官广泛分布, 在维持植物正常生理活动中发挥重要作用。花青素不仅能使植物器官呈现鲜艳的颜色吸引昆虫传粉来繁衍后代, 还能保护植物防御生物和非生物胁迫。作为一种天然可食用色素, 花青素因具有强抗氧化性, 对维持人体健康也具有重要意义, 能够增强免疫力、保护视力和美容养颜等。bHLH 转录因子作为植物中仅次于 MYB 转录因子的第二大转录因子超家族, 在植物花青素的合成过程中起着重要调控作用。bHLH 蛋白多通过与 MYB、WD40 蛋白形成复合体的形式调控植物花青素的生物合成, 且 bHLH 转录因子发挥作用的过程中受环境因子以及激素信号的影响。本文综述了花青素生物合成途径及其调控机制, 总结了 bHLH 类转录因子的结构特征、参与花青素合成调控的主要方式以及环境因素和激素信号对其在花青素积累过程中发挥作用的影响, 以期为进一步研究花青素生物合成调控机制、花色调控、园艺植物育种等奠定基础。

关键词: bHLH; 花青素; 生物合成; 表达调控

The Regulatory Role of bHLH Transcription Factors in Plant Anthocyanin Biosynthesis

LIU Jingjing, WANG Shuwen, YANG Xurui, CHANG Kaixin, ZHANG Huiling

(College of Horticulture and Plant Protection, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471000)

Abstract: Anthocyanins are flavonoid polyphenolic compounds that are extensively distributed across various organs of plants and play a crucial role in maintaining the normal physiological activities of plants. It not only gives plant organs vibrant colors to attract insects for reproduction, but they also protect plants against biotic and abiotic stresses. As a natural edible pigment, anthocyanins have strong antioxidant properties and are also significant for maintaining human health. bHLH transcription factors, as the second largest transcription factor superfamily in plants after MYB transcription factors, play an important regulatory role in the biosynthesis of anthocyanins in plants. bHLH proteins primarily regulate the biosynthesis of anthocyanins in plants by forming complexes with MYB and WD40 proteins, and the function of bHLH transcription factors is influenced by environmental factors and hormonal signals. This article reviews the biosynthesis pathways of anthocyanins and their regulatory mechanisms, summarizing the structural characteristics of bHLH transcription factors, the main ways they participate in the regulation of anthocyanin biosynthesis, and how external

收稿日期: 2024-09-23

第一作者研究方向为蔬菜分子育种, E-mail: 18638353862@163.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: 河南省科技攻关项目 (232102110195); 河南省自然科学基金项目 (242300421318); 河南省高等学校青年骨干教师培养计划 (2021GGJS049); 河南科技大学大学生科研训练计划项目 (2024461)。

Foundation projects: Science and Technology Project of Henan Province (232102110195); the Natural Science Foundation of Henan (242300421318);

Training Plan for Young Backbone Teachers in Colleges and Universities of Henan Province (2021GGJS049); the Student Research Training Program of Henan University of Science and Technology (2024461).

environmental factors and hormone signals influence the regulation of bHLH in the process of anthocyanin accumulation. The aim is to lay a foundation for further research on the regulatory mechanisms of anthocyanin biosynthesis, color regulation, and horticultural plant breeding.

Key words: bHLH; anthocyanin; biosynthesis; expression regulation

花青素是一种极易溶于水的黄酮类多酚化合物，是植物体内重要的次生代谢产物。花青素性质不稳定，多被糖基和酰基修饰，以较为稳定的花青苷的形式广泛分布在植物体内^[1]，在植物繁殖、生理发育和防御机制中发挥重要作用。花青素能让植物的叶片、花瓣、茎和果实等各种器官呈现鲜艳的彩色，吸引昆虫传粉来繁衍后代^[2]。因具有强抗氧化性，花青素还能消除自身自由基和活性氧、抵御紫外线伤害，提高植物抗逆性^[3]。作为一种天然可食用色素，花青素对人体也有很大益处，研究表明，花青素具有增强免疫力、抗癌变、抗衰老、预防心血管疾病、保护视力和美容养颜等功效^[4-5]。培育花青素含量高的园艺作物对提高农业生产效益和保护生态环境具有重要意义。

bHLH 转录因子是植物体内调节花青素合成的第二大转录因子家族，通过直接调控花青素合成途径中的结构基因和与其他转录因子相互作用形成复合体两种方式在花青素积累过程发挥作用。bHLH 蛋白对植物花青素合成调控作用受外界环境因素和植物内源激素的影响，例如光照、温度、水分、茉莉酸、生长素和脱落酸等。大多数与花青素合成相关的 bHLH 转录因子的报道都集中在模式植物和小部分非模式植物上，bHLH 蛋白参与的花青素的代谢调控网络需要不断完善。

本文综述了花青素生物合成途径及其调控机制，总结了 bHLH 类转录因子的结构特征、参与花青素合成调控的主要方式以及光照、激素对其在花青素积累过程中发挥作用的影响，旨在为进一步研究植物花青素生物合成调控机制、花色调控、园艺植物育种等奠定基础。

1 花青素生物合成途径及其调控机制

1.1 花青素的合成途径

花青素的合成途径是植物次生代谢的一个重要分支，目前其合成途径比较明晰。花青素的合成主要分为三个阶段。第一个阶段中，4-香豆酰辅酶 A 经查尔酮合成酶 (CHS, chalcone synthase) 和查尔酮异构酶 (CHI, chalcone isomerase) 催化形成黄烷酮，黄烷酮进一步在黄烷酮羟化酶 (F3H, flavanone-3-hydroxylase) 催化下形成二氢黄酮醇，二氢黄酮醇由类黄酮 3'-羟化酶 (F3'H, flavonoid 3'-hydroxylase) 催化转化为二氢槲皮素或由类黄酮 3',5'-羟化酶 (F3'5'H, flavonoid 3',5'-hydroxylase) 催化转化为二氢杨梅素。第二阶段中，二氢黄烷酮、二氢槲皮素和二氢杨梅素在二氢黄酮醇还原酶 (DFR, dihydroflavonol-4-reductase) 催化下分别形成三种无色花色素 (无色天竺葵素、无色矢车菊素和无色飞燕草素)。第三阶段中，无色花青素经花青素合成酶 (ANS, anthocyanidin synthase) 氧化脱水作用形成有色的花青素 (天竺葵

素、矢车菊素和飞燕草素)，不稳定的花青素经糖基转移酶（UFGTs, glycosyltransferase）催化形成稳定的花青素，以花青苷的形式存在于细胞中^[6]（图 1）。

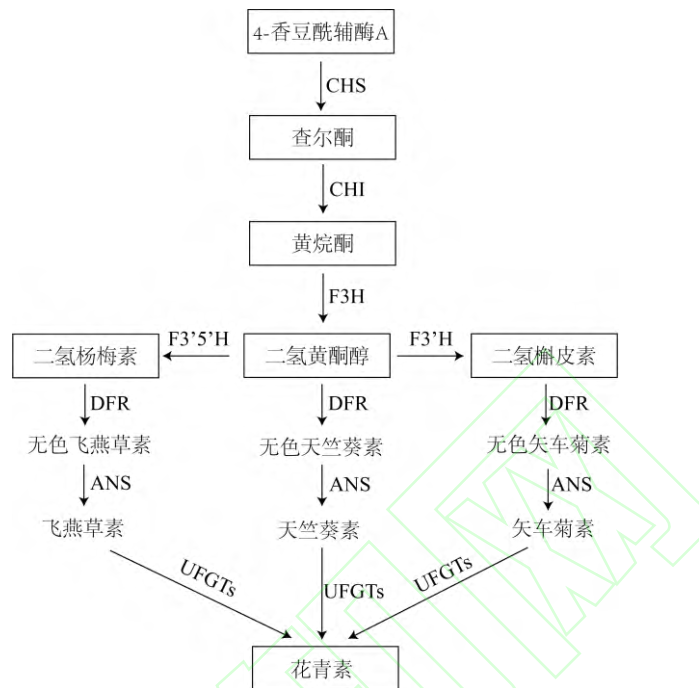


图 1 植物中花青素合成通路示意图

Fig. 1 Schematic diagram of anthocyanin synthesis pathway in plants

1.2 花青素合成过程的调控机制

花青素的合成主要由两类基因控制，一类是花青素生物合成结构基因，它们直接参与控制花青素的合成，编码花青素合成通路中的相关酶。另一类是调控基因，通过调节结构基因的表达来调控花青素的合成，许多转录因子已被报道参与调控花青素合成。目前，报道较多与花青素合成相关的转录因子主要有三大类：MYB 转录因子家族、bHLH 转录因子家族和 WD40 转录因子家族^[7]。

MYB 转录因子在植物次生代谢的调控中发挥重要作用，是参与调节植物花青素生物合成的转录因子，在花青素生物合成的调控网络中占据主导地位。根据 MYB 结构域的不同，MYB 家族可被分为四类，即 1R-MYB、R2R3-MYB、3R-MYB 和 4R-MYB 家族^[8-9]。到目前为止，已经在多种植物中证实了 MYB 转录因子对花青素合成的调控作用，如苹果 (*Malus pumila* M.) 中的 *MdMYB114* 基因^[10]、番茄 (*Solanum lycopersicum* L.) 中的 *SLAN2-like* 基因^[11]、以及草莓 (*Fragaria × ananassa* Duch.) 中的 *FaMYB5* 基因^[12]等，都对花青素的合成有促进作用。MYB 转录因子调节花青素合成的方式有两种，一种是直接结合并调节花青素合成途径中的早期生物合成基因 (*CHS*、*CHI*、*F3H*、*F3'H*)，调控花青素的合成。另一种是与 bHLH 转录因子和 WD40 转录因子形成 MBW 三元蛋白复合物，调节花青素合成途径晚期合成基因 (*DFR*、*ANS* 等)，调控花青素的积累。与 bHLH 互作的 MYB 转录因子主要是 R2R3-MYB 类转录因子。

例如，苹果中的 MdMYB114 通过直接结合结构基因 MdANS、MdUFGT 和 MdGST 促进花青素的合成^[10]。Cui 等^[13]通过实验证明，红皮梨 (*Pyrus pyrifolia* L.) 中的 MYB 类转录因子 PyMYB10 与 bHLH 类转录因子 PybHLH、WD40 类转录因子 PyWD40 形成 MBW 三元复合体，激活结构基因 *PyANS* 的启动子，从而促进红皮梨中花青素的积累。除了 MYB 转录因子，WD40 类转录因子在植物花青素合成中也起重要作用。WD40 转录因子不能单独调控花青素合成，而是作为一个稳定的平台与其他转录因子形成含有 MYB、bHLH、WD40 的 MBW 复合物，通过与花青素生物合成相关基因的启动子区结合来调节基因转录水平，从而调控花青素的合成和积累^[14]。

花青素的合成过程是一个复杂的调控体系，除了 MYB、bHLH 和 WD40 三类转录因子，bZIP、WRKY 和 ERF 等多个转录因子基因家族被证实与花青素合成相关。HY5 是 bZIP 类转录因子，与光照下花青素的生成积累相关。Xing 等^[15]研究表明，HY5 可以在光诱导下促进苹果花青素积累。除此之外，Zhang 等^[16]发现马铃薯 (*Solanum tuberosum* L.) 中的 StWRKY13 通过激活下游结构基因转录使马铃薯块茎中花青素的积累增多。Ni 等^[17]通过研究梨 (*Pyrus* spp.) 果肉中花青素合成发现，PpERF105 可以上调花青素合成抑制因子 *PpMYB140*，从而抑制花青素的合成。上述转录因子在花青素合成通路中起着促进或抑制的作用，影响花青素在植物生长和发育进程中的积累。

目前，在植物花青素合成路径的调控机制中，人们对 MYB 转录因子的研究已经比较深入，对 bHLH 转录因子的研究相对滞后，只有少数的 bHLH 转录因子被证明与植物花青素生物合成有关，因此，bHLH 类转录因子在植物花青素合成过程中的调控机制有待进一步深入研究。

2 bHLH 转录因子的结构与功能

bHLH (basic helix-loop-helix, 碱性螺旋-环-碱性螺旋) 转录因子是第二大转录因子家族，以其高度保守的碱性/螺旋-环-螺旋结构域而得名，广泛存在于动植物中^[18]。bHLH 结构域由大约 60 个保守氨基酸残基组成，含有两个功能域，即位于 N 末端的碱区 (basic region) 和 C 末端的螺旋-环-螺旋区 (helix-loop-helix, HLH)。碱性结构域能够与下游靶基因 E-box 或 G-box 基序启动子区识别并特异性结合；螺旋-环-螺旋结构域 (HLH) 由两个含有疏水残基的 α 螺旋组成，且疏水残基由一个可变长度的环连接。HLH 结构域是 bHLH 蛋白参与各种信号通路的靶基因表达所必需的，以二聚体形式发挥作用^[19]。

植物中第一个 bHLH 蛋白 Lc 在玉米中得到鉴定并被分离出来。随后，在拟南芥 (*Arabidopsis thaliana* L.)^[20] 和烟草 (*Nicotiana tabacum* L.)^[21] 中分别鉴定出 162 个 bHLH 基因和 192 个 bHLH 基因，在甘薯 (*Dioscorea esculenta* L.) 中鉴定出 110 个 bHLH 基因^[22]，在辣椒 (*Capsicum annuum* L.) 中鉴定出 107 个 bHLH 基因^[23]。近年来，作为植物中最大的转录因子家族之一，bHLH 蛋白家族在植物体内多种代谢调节网络中发挥重要功能，在维持植物体内正常生长发育、参与调控表皮毛和根毛的发育、调节果实开裂、心

皮和花药发育、光形态建成和光信号转导、植物生殖器官的发育、增强植物的抗逆性等各个方面都具有重要作用^[24]，是调控花青素合成积累的转录因子之一，与花青素相关的 bHLH 转录因子多属于 IIIf 亚组，在氨基酸末端包含一个 MYB 相互作用区 (MIR)、一个 WD40 重复结构域 (WDR) 相互作用区和一个保守的 bHLH 结构域^[25-26]。

3 bHLH 转录因子对植物花青素合成的调控作用

bHLH 类转录因子是植物中第二大调控花青素合成的转录因子家族，在多种植物中鉴定出与花青素合成相关的 bHLH 类转录因子。Shi 等^[27]通过基因组测序在红枣 (*Ziziphus jujuba* Mill.) 中鉴定出 138 个 bHLH 转录因子，其中 *ZjGL3a*、*ZjGL3b* 和 *ZjTT8* 被证实与花青素的合成相关。Li 等^[28]从刺葡萄 (*Vitis davidii* (Rom. Caill.) Foëx) 基因组中鉴定出 115 个 bHLH 转录因子，利用系统发育分析和相互作用网络预测鉴定出与花青素合成相关的候选基因 *VdbHLH037*，通过瞬时超量表达证实该基因参与调控葡萄花青素的合成积累。Zhao 等^[29]从腊梅 (*Chimonanthus praecox* L.) 中克隆出 *CpbHLH1* 基因，并通过实验证明转录因子 *CpbHLH1* 在腊梅花瓣花青素合成中具有抑制作用。

bHLH 转录因子主要通过两方面调控植物体内花青素合成积累，一是直接作用结构基因，尤其是对晚期基因 *DFR* 的调控，在花青素合成途径中发挥正向或负向调控作用；二是作为 MYB 转录因子和 WD40 转录因子的桥梁，与其他转录因子相互作用，以复合体的形式调控花青素的合成。

3.1 bHLH 转录因子直接作用结构基因调节花青素积累

在不同物种中，bHLH 转录因子可以通过直接作用结构基因的启动子，调节结构基因的转录活性，调控植物花青素的生物合成。席浩淳^[30]克隆出 *SmbHLH13* 转录因子，发现 *SmbHLH13* 可以激活结构基因 *SmCHS* 和 *SmF3H* 的启动子使其上调表达，促进花青素合成。Qi 等^[31]通过转录组分析鉴定出牡丹 *PsbHLH1* 基因，研究发现 *PsbHLH1* 转录因子可以直接激活花青素生物合成基因 *PsDFR* 和 *PsANS* 的表达，促进在牡丹花瓣花色形成积累。Ren 等^[32]对贴梗海棠 (*Chaenomeles speciosa* (Sweet) Nakai) 的研究发现，*CsbHLH111* 直接与 *CsCHI* 启动子相互作用，激活 *CsCHI* 的转录表达，正向调节贴梗海棠中花青素的生物合成。

3.2 bHLH 转录因子与 MYB、WD40 转录因子相互作用调节花青素积累

除了直接调控结构基因的转录活性，与 MYB、WD40 等转录因子相互作用形成复合体是 bHLH 转录因子调控植物体内花青素积累的主要形式。bHLH 蛋白因含有 MIR 和 WDR 结构域，能够与 MYB 蛋白、WD40 蛋白相互作用形成复合体，调节下游结构基因的转录活性，调控花青素的生物合成。目前，对 bHLH 蛋白与 MYB 蛋白之间的相互作用的研究较为深入。Lai 等^[33]发现，在荔枝 (*Litchi chinensis* Sonn.) 中，单独的 *LcbHLH1* 和 *LcbHLH3* 不能促进花青素的合成，只有当 *LcbHLH1* 和 *LcbHLH3* 分别与 *LcMYB1*

形成 LcMYB1-LcbHLH 复合物，才能通过激活花青素生物合成途径中晚期结构基因 *ANS* 和 *DFR* 来诱导花青素生物合成。Li 等^[34]研究发现，洋葱 (*Allium cepa* L.) 中的 bHLH 转录因子 AcB2 与 MYB 类转录因子 AcMYB1 偶联以诱导 *AcF3H1* 和 *AcANS* 的表达，促进花青素的积累。与单独作用于结构基因启动子的调控方式相比，bHLH 蛋白与 MYB 蛋白形成复合体的形式，增强了对花青素积累的调节作用。例如，Yang 等^[35]研究发现 DobHLH26 在铁皮石斛 (*Dendrobium officinale* Kimura) 中单独存在时，可以与结构基因 *DoCHS* 和 *DoDFR* 的启动子结合激活其表达，促进花青素的合成，当存在 DoMYB5 转录因子时，两者可以形成复合物，增强调节作用，促进铁皮石斛叶片中积累大量花青素。

bHLH 转录因子调控花青素的积累是一个复杂的过程，除了与 MYB 蛋白相互作用，还能够与 WD40 蛋白结合，形成三元复合体影响植物中花青素的积累。Chen 等^[36]发现在番茄果实中的 bHLH 类转录因子 SIJAF13 与 R2R3-MYB 类转录因子 SIAN2-like、WD40 类转录因子 SIAN11 形成 MBW 复合体，激活另一个 bHLH 类转录因子 *SIAN1* 的转录，形成更多的 SIAN2-like-SIAN1-SIAN11 三元复合体，上调结构基因 *SIDFR* 的表达，促进番茄果实中花青素的积累。

3.3 bHLH 转录因子与其他转录因子相互作用调控花青素积累

bHLH 转录因子调控花青素积累的方式，除了直接作用结构基因的启动子和与 MYB、WD40 蛋白形成复合体之外，还可以通过与其他转录因子形成异源二聚体发挥作用。不少研究发现两个不同的 bHLH 蛋白可以通过形成异源二聚体的形式在花青素合成积累中发挥作用。例如，Bai^[37]等研究发现烟草中与花青素 bHLH 类转录因子 NtAn1a 和 NtAn1b，通过形成复合体激活 *CHS* 和 *DFR* 的表达，协同调节烟草中花青素的积累。Liu 等^[38]发现丹参 (*Salvia miltiorrhiza* B.) 中的 *SmbHLH60* 基因除了直接抑制 *SmDFR* 基因的转录活性外，还可以与另一个 bHLH 转录因子 SmMYC2 相互作用形成异二聚体，拮抗调节花青素的生物合成。刘新宇等^[39]利用同源克隆法得到 2 个 bHLH 类转录因子 SmGL3 和 SmTT8，发现两者之间存在相互作用，影响茄子 (*Solanum melongena* L.) 果皮中花青素的积累。除此之外，bHLH 蛋白还可以与 HY5、WRKY 类蛋白相互作用影响花青素的生物合成。Li^[40]等利用光诱导发现草莓果实中的 FvbHLH9 促进花青素合成依赖于与 FvHY5 形成异二聚体 FvbHLH9-FvHY5，激活下游结构基因 *FvDFR* 表达，调节光依赖性花青素合成。Li 等^[41]通过实验证明红梨 (*Pyrus communis* L.) 中的 PybHLH3 与 PyWRKY26 相互作用形成复合体，该复合体与 PyMYB114 启动子结合并激活 PyMYB114 的转录，导致花青素在红皮梨的表皮中积累。

4 环境因素对 bHLH 转录因子调控植物花青素合成的影响

作为一种天然色素，花青素的生物合成除了受自身遗传因素的影响，还受环境因素的影响，尤其是光、温度和水分。除此之外，花青素的合成积累还受到激素信号的调控，目前报道较多有茉莉酸 (JA)、

生长素 (IAA)、赤霉素 (GA) 和脱落酸 (ABA)。研究发现, 环境因素和激素信号通过调控花青素合成相关结构基因和转录因子的表达, 影响植物花青素的积累。

4.1 光信号对 bHLH 转录因子调控花青素合成的影响

光信号是影响花青素生物合成最主要的环境因素之一。随着研究的深入, 发现植物体内花青素的合成代谢受光信号的调节, bHLH 转录因子家族在响应不同光照质量调节花青素生物合成方面发挥着重要作用。Li 等^[42]使用 UV-A 和 UV-B 处理茶树(*Camellia sinensis* L.)叶片, 发现茶树中与花青素合成相关的 bHLH 类转录因子 *TT8* 和 *bHLH3* 的表达量上调。Cui 等^[43]用 UV-B 处理马铃薯植株, 发现马铃薯茎叶中的总花青素含量显著增加, 同时与马铃薯花青素合成相关的转录因子 bHLH1 的表达水平提高。Zhou 等^[44]研究菊花 (*Dendranthema morifolium* (Ramat.) Tzvel.) 花瓣色泽发现, 转录因子 CmbHLH16 受红光 (R) 和远红光 (FR) 比值的影响, 调节花青素的合成。在低 R/FR 环境下, CmbHLH16 的表达水平下调, 抑制菊花花瓣中花青素的积累。相反, 在高 R/FR 环境下, CmbHLH16 的表达水平上调, 促进菊花花瓣花青素的积累。大量研究表明, 在光照调控花青素合成途径上游发挥作用的转录因子主要有 COP1 (Constitutively Photomorphogenic 1)、PIFs (phytochrome interacting factors)。COP1 是植物光信号转导通路中的核心抑制因子, 在 bHLH 类转录因子介导的花青素合成途径中, 通过 26S 蛋白酶体靶向结合花青素合成的 bHLH 类转录因子参与植物光控花青素合成积累的过程。陈学森^[45]研究番茄果实花青素发现, 番茄中的 bHLH 转录因子 *SIJAF13* 能响应光信号促进果实中花青素的积累, 然而光照不足或黑暗时, COP1 通过 26S 蛋白酶体泛素化降解 *SIJAF13*, 抑制花青素的合成。PIFs 是一类可以与光受体光敏色素蛋白相互作用的 bHLH 家族转录因子, 编码可被光诱导的 bHLH 蛋白, 参与光敏色素信号途径, 是植物生长的必需因子。研究发现, PIFs 可以通过与转录因子相互作用参与调节植物花青素的生物合成。拟南芥中的 *PAP1* 是花青素合成途径中的正调控因子, Liu 等^[46]研究发现 *PIF4* 通过直接结合启动子的 G-box 基序对 *PAP1* 进行转录抑制, 从而负调控拟南芥中花青素的积累。

4.2 温度对 bHLH 转录因子调控花青素合成的影响

花青素的合成积累对温度的响应十分敏感, 对于大多数植物来说, 高温会通过抑制相关酶的活性和相关基因的表达抑制花青素合成并加速花青素的降解, 反之, 低温胁迫是诱导植物花青素合成积累的重要因素。例如, Ryu 等^[47]研究发现, 在巨峰葡萄 (*Vitis labruscana* L.) 中, 高温会抑制葡萄果皮中花青素的积累。He 等^[48]通过低温处理紫心大白菜发现, 低温强烈诱导了白菜幼苗中花青素的合成。

现有研究表明, 温度介导的花青素合成调控途径常依赖于生长素途径和脱落酸途径。生长素途径在植物适应高温方面起重要作用, 当植物处在高温条件下时, 生长素合成基因 *YUCCA* 的表达水平会上调, 导致生长素积累增多, 继而生长素响应因子 *ARF* 通过调控花青素合成相关基因的表达水平调控花青素的合成^[49]。低温促进花青素合成常依赖于脱落酸途径, 例如, 低温诱导脱落酸在番茄幼苗中积累, 并通过脱落酸

途径促进花青素的合成^[50]。已有研究发现，低温能够影响 bHLH 介导的花青素合成。在苹果中，低温导致 MdbHLH3 磷酸化，磷酸化的 MdbHLH3 一方面直接激活结构基因 *MdUGFT*、*MdDFR* 启动子，另一方面与花青素合成正调控因子 *MdBBX20* 低温响应顺式元件结合，促进花青素的积累^[51]。目前，对温度直接作用于 bHLH 转录因子调控花青素合成的研究较少，尤其是依赖于激素发挥作用的途径，该方面的功能机制还有待进一步研究。

4.3 干旱对 bHLH 转录因子调控花青素合成的影响

花青素可以提高植物抗逆性，如抗旱能力，反过来干旱胁迫可以促进植物花青素的合成。近年来干旱胁迫对花青素合成的影响成为人们研究的重点，适当的干旱胁迫能够促进植物中花青素的合成，植物激素在干旱诱导花青素合成过程中发挥重要作用。在葡萄中，干旱诱导花青素合成依赖于脱落酸水平提高^[52]，此外，乙烯在干旱诱导海棠叶片花青素积累中起关键作用^[53]。干旱信号可以影响 bHLH 类转录因子介导的花青素合成，例如，甘薯中的 *IbMYC2* 基因是 bHLH 家族中的核心转录因子，Hu 等^[54]通过 PEG6000 处理发现干旱胁迫能够显著诱导 *IbMYC2* 的表达，*IbMYC2* 通过激活结构基因 *IbCHI*、*IbDFR* 的表达促进花青素的合成。在 bHLH 介导的花青素合成途径中，干旱胁迫促进 bHLH 基因表达的具体调控机制尚未见报道，人们对于干旱依赖于激素途径调控花青素合成的研究还有待进一步深入。

5 激素对 bHLH 转录因子调控植物花青素合成的影响

大量研究表明，植物激素在植物花青素生物合成积累过程中发挥重要调控作用。在植物花青素合成过程发挥调控作用的激素主要有茉莉酸、生长素、赤霉素、脱落酸等。

5.1 茉莉酸对 bHLH 转录因子调控花青素合成的影响

茉莉酸甲酯 (Methyl Jasmonate, MeJA) 是一种环戊酮化合物，作为植物激素在植物的生长发育和抗逆过程中起着重要作用，能够调节 bHLH 蛋白介导的花青素的合成。Zhang 等^[55]对十字花科彩色菜薹研究发现，bHLH42 响应 MeJA 促进了花青素在菜薹幼苗茎中的积累。在丹参花青素合成过程中具有负向调控作用的 *SmbHLLH60* 基因，在 MeJA 的诱导下表达量明显下调^[38]。研究表明，阻遏蛋白 JAZ 在茉莉酸信号介导的花青素合成途径中发挥重要作用，该蛋白通过直接与 bHLH 蛋白相互作用，抑制 bHLH 蛋白或减少 MBW 复合体的形成，抑制花青素生物合成，而施用茉莉酸能降解 JAZ 蛋白，从而促进花青素积累。MdbHLH162 蛋白是苹果果实中花青素合成的阻遏因子，An 等^[56]研究发现 JA 信号的阻遏物 MdJAZ1 和 MdJAZ2 通过破坏 MdRGL2a-MdbHLH162 复合物，抑制 MdRGL2a 对 MdbHLH162 的拮抗调节，最终抑制花青素的合成。杨树中 bHLH 类转录因子 PdTT8 与 MYB 类转录因子 PdMYB118 相互作用增强 PdMYB118 的转录活性以促进杨树花青素的合成，Wang 等^[57]经过研究证明杨树 PdJAZ1 蛋白通过与 PdTT8 结合抑制 PdMYB118-PdTT8 复合物的转录功能，最终抑制花青素的合成。

5.2 生长素对 bHLH 转录因子调控花青素合成的影响

生长素 (Auxin, IAA) 是植物体内的重要激素, 主要通过 ARF-Aux/IAA 信号转导发挥作用, 对植物的生长发育具有重要意义。研究发现, 部分植物在花青素生物合成过程中能够响应生长素信号, 生长素在花青素合成途径中的作用因物种而异。例如, 生长素能促进桃 (*Prunus persica* L.)、紫小麦 (*Triticum aestivum* L.) 籽粒中花青素的积累^[58-59]。然而, 在苹果^[60]、葡萄^[61]、草莓果实^[62]中, 生长素对花青素的生物合成具有抑制作用。上述研究表明, 生长素多通过作用于 MYB 类转录因子, 破坏 bHLH 蛋白参与形成的 MBW 复合体, 调控花青素的生物合成, 目前没有关于生长素信号直接作用于 bHLH 转录因子在花青素合成积累中发挥作用的报道。

5.3 赤霉素对 bHLH 转录因子调控花青素合成的影响

赤霉素 (Gibberellins, GAs) 在植物茎的伸长及开花中发挥重要作用, 除此之外, GA 也能影响植物中花青素的合成, 在 GA 信号介导花青素合成途径中发挥作用的主要是 GA 抑制因子 DELLA 蛋白。Zhang 等^[63]在研究缺氮诱导花青素合成过程中发现, DELLA 类蛋白 RGA 和 GAI 通过与 PAPI 蛋白相互作用促进拟南芥花青素的合成。GA 信号在苹果表皮花青素的形成中发挥负调控作用, An 等^[56]研究发现, GA 信号阻遏蛋白 DELLA 中的 MdRGL2a 蛋白可以通过直接作用 MdbHLH162, 破坏 MdbHLH162-MdbHLH3/33 复合物的形成, 拮抗 MdbHLH162 介导的花青素的抑制作用, 从而促进花青素的合成。

5.4 脱落酸对 bHLH 转录因子调控花青素合成的影响

脱落酸 (Abscisic Acid, ABA) 是植物体内天然的生长调节剂, 参与调控芽休眠、叶片脱落和细胞生长等生理活动, 同时能够促进植物体内花青素的合成。研究发现, ABA 可以促进蓝莓果实^[64]、拟南芥^[65]中花青素积累。ABA 介导的花青素合成途径中的关键基因有 bZIP 家族中的 ABI5 基因和蔗糖非酵解型蛋白激酶中的 SnRK2 基因, 在应激环境下, ABA 通过激活 SnRK2 的表达作用于 ABI5 蛋白进而在花青素合成过程中发挥作用。已有研究证明该途径可以通过直接作用于花青素合成相关的 bHLH 转录因子的形式调控花青素的生物合成。例如, An 等^[66]研究发现苹果表皮中 ABA 的积累会激活 MdABI5 的表达, 被激活的 MdABI5 通过直接与 MdbHLH3 相互作用调节 MdbHLH3-MdMYB1 复合物, 在苹果表皮中花青素积累过程中发挥正向调控作用。

5.5 环境因素与激素信号协同调控花青素合成

环境因素及植物激素对 bHLH 介导的植物花青素合成的调控过程极其复杂, 各因子之间还存在一定的串扰。光信号主要通过 COP1、PIF₅ 两种蛋白调控花青素的合成。茉莉酸介导 bHLH 蛋白调控花青素合成途径中发挥作用的主要是茉莉酸信号阻遏物 JAZ 蛋白, 该蛋白直接与 bHLH 蛋白相互作用, 调控植物体内花青素的生物合成。在赤霉素信号介导的花青素合成通路中, 主要是赤霉素信号负调节因子 DELLA 类蛋白发挥作用, 该蛋白可以直接作用于 bHLH 类蛋白参与花青素生物合成。脱落酸信号主要依赖 SnRK2 和

ABI5 两种蛋白激活花青素合成相关基因，促进花青素合成。生长素通过 ARF-Aux/IAA 信号转导过程中释放出来的 ARF 蛋白，与 MYB 类转录因子相互作用，破坏 bHLH 参与形成的 MBW 复合体，参与调控花青素合成。温度和水分对花青素合成的调控多依赖于激素途径，低温依赖脱落酸途径促进花青素合成，高温依赖生长素途径抑制花青素合成（图 2）。

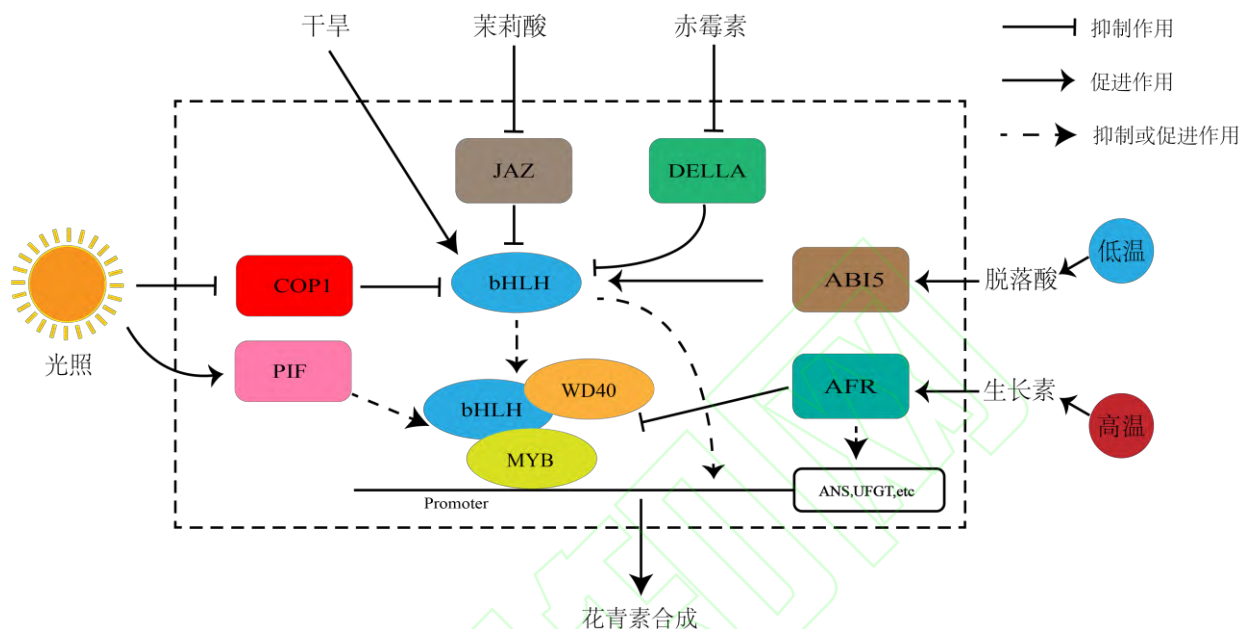


图 2 环境因素及植物激素对 bHLH 介导的花青素合成途径的调控作用

Fig. 2 The regulatory effects of environmental factors and plant hormones on bHLH mediated anthocyanin synthesis pathway

6 展望

植物花青素合成调控是一个极其复杂的过程，受到一系列基因和转录因子的调控。近年来随着研究的深入，花青素的合成途径已经十分明晰，越来越多的花青素合成调控因子得到鉴定，bHLH 转录因子被证实在花青素合成调控中发挥重要作用。然而，大多数有关 bHLH 转录因子的报道都集中在模式植物和小部分非模式植物上，许多非模式植物中花青素合成相关转录因子的功能未得到证实，需进一步对植物 bHLH 转录因子进行鉴定，对转录因子间及转录因子与结构基因间的相互作用模式及其表达调控模式进行研究，揭示其响应外界环境信号和内源激素信号的机制。另外，在花青素合成调控网络中，环境信号响应途径和植物激素信号途径存在串扰，目前对各激素共同调控植物体内花青素合成积累的报道较少，尤其是环境因素依赖激素信号调控花青素合成的调控机制还有待进一步深入研究，bHLH 蛋白参与的花青素的代谢调控网络需要不断完善。bHLH 转录因子调控花青素生物合成的网络以及调控机理的深入研究，将为提高花卉、果实和蔬菜的商品特性以及将来实现人工调控花青素合成的工业化生产提供科学依据和理论基础。

参考文献

- [1] Delgado-Vargas F, Jimenez A R, Paredes-Lopez O. Natural pigments: Carotenoids, anthocyanins, and betalains—characteristics, biosynthesis, processing, and stability. *Critical reviews in food science and nutrition*, 2000, 40(3): 173–289
- [2] Davies K M, Albert N W, Schwinn K E. From landing lights to mimicry: The molecular regulation of flower colouration and mechanisms for pigmentation patterning. *Functional Plant Biology*, 2012, 39(8):619–638
- [3] Tanaka Y, Ohmiya A. Seeing is believing: Engineering anthocyanin and carotenoid biosynthetic pathways. *Current Opinion in Biotechnology*, 2008, 19(2):190–197
- [4] Castaneda-Ovando A, Pacheco-Hernandez M D, Paez-Hernandez M E, Rodrigue J A, Galan-Vidal C A. Chemical studies of anthocyanins: A review. *Food Chemistry*, 2009, 113(4):859–871
- [5] Smeriglio A, Barreca D, Bellocchio E, Trombetta D. Chemistry, pharmacology and health benefits of anthocyanins. *Phytotherapy Research*, 2016, 30(8):1265–1286
- [6] Chaves-Silva S, Santos A L D, Chalfun-Júnior A, Zhao J, Peres L E P, Benedito V A. Understanding the genetic regulation of anthocyanin biosynthesis in plants—Tools for breeding purple varieties of fruits and vegetables. *Phytochemistry*, 2018, 153:11–27
- [7] Koes R, Verweij W, Quattrocchio F. Flavonoids: a colorful model for the regulation and evolution of biochemical pathways. *Trends in Plant Science*, 2005, 10(5):236–242
- [8] Dubos C, Stracke R, Grotewold E, Weisshaar B, Martin C, Lepiniec L. MYB transcription factors in Arabidopsis. *Trends in Plant Science*, 2010, 15(10):573–581
- [9] Ambawat S, Sharma P, Yadav N R, Yadav R C. MYB transcription factor genes as regulators for plant responses: An overview. *Physiology And Molecular Biology Of Plants*, 2013, 19(3):307–321
- [10] Jiang S H, Sun Q G, Zhang T L, Liu W J, Wang N, Chen X S. MdMYB114 regulates anthocyanin biosynthesis and functions downstream of MdbZIP4-like in apple fruit. *Journal of Plant Physiology*, 2021, 257:153353
- [11] 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, SlAN2-like, activating the transcription of *SlMYBATV* to fine-tune anthocyanin content in tomato fruit. *New Phytologist*, 2020, 225(5):2048–2063
- [12] Jiang L Y, Yue M L, Liu Y Q, Zhang N T, Lin Y X, Zhang Y T, Wang Y, Li M Y, Luo Y, Zhang Y, Wang X R, Chen Q, Tang H R. A novel R2R3-MYB transcription factor FaMYB5 positively regulates anthocyanin and proanthocyanidin biosynthesis in cultivated strawberries (*Fragaria × ananassa*). *Plant Biotechnology Journal*, 2023, 21(6):1140–1158
- [13] Cui D L, Zhao S X, Xu H N, Allan A C, Zhang X D, Fan L, Chen L M, Su J, Shu Q, Li K Z. The interaction of MYB, bHLH and WD40 transcription factors in red pear (*Pyrus pyrifolia*) peel. *Plant Molecular Biology*, 2021, 106(4–5):407–417

- [14] Fan Z Y, Zhai Y L, Wang Y, Zhang L, Song M Y, Flaishman M A, Ma H Q. Genome-Wide Analysis of Anthocyanin Biosynthesis Regulatory WD40 Gene *FcTTG1* and Related Family in *Ficus carica* L. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13:948084
- [15] Xing Y F, Sun W J, Sun Y Y, Li J L, Zhang J, Wu T, Song T T, Yao Y C, Tian J. MPK6-mediated HY5 phosphorylation regulates light-induced anthocyanin accumulation in apple fruit. *Plant Biotechnology Journal*, 2023, 21(2):283-301
- [16] Zhang H L, Zhang Z H, Zhao Y N, Guo D L, Zhao X J, Gao W, Zhang J P, Song B T. StWRKY13 promotes anthocyanin biosynthesis in potato (*Solanum tuberosum*) tubers. *Functional Plant Biology*, 2021, 49(1):102-114
- [17] Ni J B, Premathilake A T, Gao Y H, Yu W J, Tao R Y, Teng Y W, Bai S L. Ethylene-activated PpERF105 induces the expression of the repressor-type R2R3-MYB gene *PpMYB140* to inhibit anthocyanin biosynthesis in red pear fruit. *Plant Journal*, 2021, 105(1):167-181
- [18] Duek P D, Fankhauser C. bHLH class transcription factors take centre stage in phytochrome signalling. *Trends in Plant Science*, 2005, 10(2):51-54
- [19] Feller A, Machemer K, Braun E L, Grotewold E. Evolutionary and comparative analysis of MYB and bHLH plant transcription factors. *Plant Journal*, 2011, 66(1):94-116
- [20] Bailey P C, Martin C, Toledo-Ortiz G, Quail P H, Huq E, Heim M A, Jakoby M, Werber M, Weisshaar B. Update on the basic helix-loop-helix transcription factor gene family in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 2003, 15(11):2497-250
- [21] Rushton P J, Bokowiec M T, Han S, Zhang H, Brannock J F, Chen X, Laudeman T W, Timko M P. Tobacco transcription factors: novel insights into transcriptional regulation in the Solanaceae. *Plant Physiology*, 2008, 147(1):280-295
- [22] Jin R, Kim H S, Yu T, Zhang A J, Yang Y F, Liu M, Yu W H, Zhao P, Zhang Q Q, Cao Q H, Kwak S S, Tang Z H. Identification and function analysis of bHLH genes in response to cold stress in sweet potato. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 169:224-235
- [23] Liu R J, Song J L, Liu S Q, Chen C M, Zhang S L, Wang J T, Xiao Y H, Cao B B, Lei J J, Zhu Z S. Genome-wide identification of the *Capsicum* bHLH transcription factor family: Discovery of a candidate regulator involved in the regulation of species-specific bioactive metabolites. *BMC Plant Biology*, 2021, 21(1):262
- [24] Leivar P, Monte E, Oka Y, Liu T, Carle C, Castillon A, Huq E, Quail P H. Multiple phytochrome-interacting bHLH transcription factors repress premature seedling photomorphogenesis in darkness. *Current Biology*, 2018, 18(23):1815-1823
- [25] Feller A, Machemer K, Braun E L, Grotewold E. Evolutionary and comparative analysis of MYB and bHLH plant transcription factors. *Plant Journal*, 2011, 66(1):94-116
- [26] Xu W, Dubos C, Lepiniec L. Transcriptional control of flavonoid biosynthesis by MYB-bHLH-WDR complexes. *Trends in Plant Science*, 2015, 20(3):176-185
- [27] Shi Q, Li X, Du J, Li X. Anthocyanin Synthesis and the Expression Patterns of bHLH transcription factor family during

development of the chinese jujube fruit (*Ziziphus jujuba* Mill.). *Forests*, 2019, 10(4):346

- [28] Li M, Sun L, Gu H, Cheng D W, Guo x z, Chen R, Wu Z Y, Jiang J F, Fan X C, Cheng J Y. Genome-wide characterization and analysis of bHLH transcription factors related to anthocyanin biosynthesis in spine grapes (*Vitis davidii*). *Scientific Reports*, 2021, 11(1):6863
- [29] Zhao R, Song X X, Yang N, Chen L Q, Xiang L, Liu X Q, Zhao K G. Expression of the subgroup IIIb bHLH transcription factor CpbHLH1 from *Chimonanthus praecox* (L.) in transgenic model plants inhibits anthocyanin accumulation. *Plant Cell Reports*, 2020, 39(7):891-907
- [30] 席浩淳. SmbHLH13 在花青素合成中的功能研究. 上海:上海交通大学, 2020
- Xi H C. Functional study of SmbHLH13 in anthocyanin synthesis functional study of SmbHLH13 in anthocyanin synthesis. Shanghai: Shanghai Jiao Tong University, 2020
- [31] Qi Y, Zhou L, Han L L, Zou H Z, Miao K, Wang Y. *PsbHLH1*, a novel transcription factor involved in regulating anthocyanin biosynthesis in tree peony (*Paeonia suffruticosa*). *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 154:396-408
- [32] Ren Y S, Zhang S Y, Zhao Q Y, Wu Y, Li H H. The *CsMYB123* and *CsbHLH111* are involved in drought stress-induced anthocyanin biosynthesis in *Chaenomeles speciosa*. *Molecular Horticulture*, 2023, 3(1):25
- [33] Lai B, Du L N, Liu R, Hu B, Su W B, Qin Y H, Zhao J T, Wang H C, Hu G B. Two *LcbHLH* transcription factors interacting with *LcMYB1* in regulating late structural genes of anthocyanin biosynthesis in *Nicotiana* and *Litchi chinensis* during anthocyanin accumulation. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 18(7):166
- [34] Li X J, Cao L J, Jiao B B, Yang H F, Ma C S, Liang Y. The bHLH transcription factor AcB2 regulates anthocyanin biosynthesis in onion (*Allium cepa* L.). *Horticulture Research*, 2022, 9:128
- [35] Yang K, Hou Y B, Wu M, Pan Q Y, Xie Y L, Zhang Y S, Sun F H, Zhang Z Z, Wu J H. DoMYB5 and DobHLH24, Transcription Factors Involved in Regulating Anthocyanin Accumulation in *Dendrobium officinale*. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(8):7552
- [36] Chen Y Z, Kim P, Kong L Z, Wang X, Tan W, Liu X, Chen Y S, Yang J F, Chen B W, Song Y X, An Z Y, Min Phyon J M, Zhang Y, Ding B, Kawabata S, Li Y H, Wang Y. A dual-function transcription factor, SlJAF13, promotes anthocyanin biosynthesis in tomato. *Journal Of Experimental Botany*, 2022, 73(16):5559-5580
- [37] Bai Y H, Pattanaik S, Patra B, Werkman J R, Xie C H, Yuan L. Flavonoid-related basic helix-loop-helix regulators, NtAn1a and NtAn1b of to baccho have originated from two ancestors and are functionally active. *Planta*, 2001, 234(2):363-375
- [38] Liu S C, Wang Y, Shi M, Maoz I, Gao X K, Sun M H, Yuan TP, Li K L, Zhou W, Guo X H, Kai G Y. SmbHLH60 and SmMYC2 antagonistically regulate phenolic acids and anthocyanins biosynthesis in *Salvia miltiorrhiza*. *Journal of Advanced Research*, 2022, 42:205-219

- [39] 刘新宇, 韩洪强, 葛海燕, 蒋明敏, 陈火英. 茄子花青素合成中 *SmTTG1*、*SmGL3* 和 *SmTT8* 的表达及其蛋白质间的相互作用. 园艺学报, 2014, 41(11): 2241-2249
- Liu X Y, Han H Q, Ge H Y, Jiang M M, Chen H Y. Cloning, expression and interaction of anthocyanin-related transcription factors *SmTTG1*, *SmGL3* and *SmTT8* in eggplant. Acta Horticulturae Sinica, 2014, 41(11):2241-2249
- [40] 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
- [41] Li C, Wu J, Hu K D, Wei S W, Sun H Y, Hu L Y, Han Z, Yao G F, Zhang H. *PyWRKY26* and *PybHLH3* cotargeted the *PyMYB114* promoter to regulate anthocyanin biosynthesis and transport in red-skinned pears. Horticulture Research, 2020, 7:37
- [42] Li W, Tan L Q, Zou Y, Tan X Q, Huang J C, Chen W, Tang Q. The effects of ultraviolet A/B treatments on anthocyanin accumulation and gene expression in dark-purple tea cultivar 'Ziyan' (*Camellia sinensis*). Molecules, 2020, 25(2):354
- [43] Cui L Y, Li M X, Zhang X, Guo Z M, Li K F, Shi Y H, Wang Q, Guo H C. Enhanced UV-B radiation in potato stems and leaves promotes the accumulation of anthocyanins in tubers. Current Issues In Molecular Biology, 2023, 45(12):9943-9960
- [44] Zhou L J, Wang Y X, Wang Y G, Song A P, Jiang J F, Chen S M, Ding B Q, Guan Z Y, Chen F D. Transcription factor CmbHLH16 regulates petal anthocyanin homeostasis under different lights in Chrysanthemum. Plant Physiology, 2022, 190(2):1134-1152
- [45] 陈元森. S1COP1 介导的 S1JAF13 泛素化降解调控 *Aft* 番茄果实花青素合成机制研究. 哈尔滨: 东北林业大学, 2023
- Chen Y S. S1COP1 mediated S1JAF13 ubiquitination regulates light-induced anthocyanin accumulation in *Aft* tomato fruit. Harbin: Northeast Forestry University, 2023
- [46] Liu Z J, Wang Y, Fan K, Li Z W, Jia Q, Lin W W, Zhang Y Q. PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR 4 (PIF4) negatively regulates anthocyanin accumulation by inhibiting PAPI transcription in Arabidopsis seedlings. Plant Science, 2021, 303:110788
- [47] Ryu S, Han J H, Cho J G, Jeong J H, Lee S K, Lee H J. High temperature at veraison inhibits anthocyanin biosynthesis in berry skins during ripening in 'Kyoho' grapevines. Plant Physiology and Biochemistry, 2020, 157:219-228
- [48] He Q, Ren Y J, Zhao W B, Li R, Zhang L G. Low Temperature promotes anthocyanin biosynthesis and related gene expression in the seedlings of purple head chinese cabbage (*Brassica rapa* L.). Genes, 2020, 11(1): 81
- [49] Sun Y Z, Zheng Y Y, Wang W Y, Yao H, Ali Z, Xiao M W, Ma Z D, Li J J, Zhou W F, Cui J, Yu K, Liu Y. VvFHY3 links auxin and endoplasmic reticulum stress to regulate grape anthocyanin biosynthesis at high temperatures. The Plant Cell, 2024, koae303
- [50] Xu Z J, Wang J C, Ma Y B, Wang F, Wang J R, Zhang Y, Hu X H. The bZIP transcription factor SIAREB1 regulates anthocyanin biosynthesis in response to low temperature in tomato. The Plant Journal, 2023, 115(1):205-219
- [51] Fang H C, Dong Y H, Yue X X, Hu J F, Jiang S H, Xu H F, Wang Y C, Su M Y, Zhang J, Zhang Z Y, Wang N, Chen X S. The B-box zinc finger protein MdBBX20 integrates anthocyanin accumulation in response to ultraviolet radiation and low temperature. Plant, Cell & Environment, 2019, 42(7):2090-2104

- [52] Guo S H, Zhang M, Feng M X, Liu G P, Torregrosa L, Tao X Q, Ren R H, Fang Y L, Zhang Z W, Meng J F, Xu T F. miR156b-targeted VvSBP8/13 functions downstream of the abscisic acid signal to regulate anthocyanins biosynthesis in grapevine fruit under drought. *Horticulture Research*, 2024, 11(2):uhad293
- [53] Xu Y P, Liu Y X, Yue L, Zhang S Y, Wei J, Zhang Y Q, Huang Y X, Zhao R Q, Zou W T, Feng H, Li H H. MsERF17 promotes ethylene-Induced anthocyanin Biosynthesis under drought conditions in *Malus spectabilis* leaves. *Plant, Cell & Environment*, 2025, DOI:10.1111/pce.15271
- [54] Hu Y F, Zhao H Y, Xue L Y, Nie N, Zhang H, Zhao N, He S Z, Liu Q C, Gao S P, Zhai H. IbMYC2 contributes to salt and drought stress tolerance via modulating anthocyanin accumulation and ROS-scavenging system in Sweet Potato. *International Journal of Molecular Sciences*, 2024, 25(4):2096
- [55] Zhang D Y, Sun L X, Xi D D, Li X F, Gao L, Miao L M, Luo Y, Tian M M, Zhu H F. Methyl jasmonate-induced *bHLH42* mediates tissue-specific accumulation of anthocyanins via regulating flavonoid metabolism-related pathways in *Citrus reticulata*. *Physiologia Plantarum*, 2024, 176(4): e14434
- [56] An J P, Xu R R, Wang X N, Zhang X W, You C X, Han Y P. MdbHLH162 connects the gibberellin and jasmonic acid signals to regulate anthocyanin biosynthesis in apple. *Journal Of Integrative Plant Biology*, 2024, 66(2):265-284
- [57] Wang H H, Wang X Q, Yu C Y, Wang C T, Jin Y L, Zhang H X. MYB transcription factor PdMYB118 directly interacts with bHLH transcription factor PdTT8 to regulate wound-induced anthocyanin biosynthesis in poplar. *BMC Plant Biology*, 2020, 20(1):173
- [58] Liu N N. Effects of IAA and ABA on the immature peach fruit development process. *Horticultural Plant Journal*, 2019, 5(4):145-154
- [59] Li L H, Yang G P, Ren M J, Wang Z N, Peng Y S, Xu R H. Co-regulation of auxin and cytokinin in anthocyanin accumulation during natural development of purple wheat grains. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2021, 40(5):1881-1893
- [60] Wang C K, Han P L, Zhao Y W, Ji X L, Yu J Q, You C X, Hu D G, Hao Y J. Auxin regulates anthocyanin biosynthesis through the auxin repressor protein MdIAA26. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2020, 533(4):717-722
- [61] Jia H F, Xie Z Q, Wang C, Shanguan L F, Qian N, Cui M J, Liu Z J, Zheng T, Wang M Q, Fang J G. Abscisic acid, sucrose, and auxin coordinately regulate berry ripening process of the Fujiminori grape. *Functional & Integrative Genomics*, 2017, 17(4):441-457
- [62] Martínez-Rivas F J, Blanco-Portales R, Serratos M P, Ric-Varas P, Guerrero-Sánchez V, Medina-Puche L, Moyano L, Mercado J A, Alseikh S, Caballero J L, Fernie A R, Muñoz-Blanco J, Molina-Hidalgo F J. FaMYB123 interacts with FabHLH3 to regulate the late steps of anthocyanin and flavonol biosynthesis during ripening. *Plant Journal*, 2023, 114(3):683-698
- [63] Zhang Y Q, Liu Z J, Liu J P, Lin S, Wang J F, Lin W X, Xu W F. GA-DELLA pathway is involved in regulation of nitrogen deficiency-induced anthocyanin accumulation. *Plant Cell Reports*, 2017, 36(4):557-569

- [64] Wang X, Tang Q, Chi F M, Liu H D, Zhang H J, Song Y. Sucrose non-fermenting1-related protein kinase VcSnRK2.3 promotes anthocyanin biosynthesis in association with VcMYB1 in blueberry. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14:1018874
- [65] Song R F, Hu X Y, Liu W C, Yuan H M. ABA functions in low phosphate-induced anthocyanin accumulation through the transcription factor ABI5 in Arabidopsis. *Plant Cell Reports*, 2024, 43(2):55
- [66] An J P, Zhang X W, Liu Y J, Wang X F, You C X, Hao Y J. ABI5 regulates ABA-induced anthocyanin biosynthesis by modulating the MYB1-bHLH3 complex in apple. *Journal Of Experimental Botany*, 2021, 72(4):1460-1472

