

茄属植物糖苷生物碱生物合成研究进展

周小成¹ 程李香¹ 袁剑龙¹ 李文丽² 吕汰³ 杨晨³ 张峰¹

(¹甘肃农业大学农学院/省部共建干旱生境作物学国家重点实验室, 兰州 730070; ²甘肃农业大学园艺学院, 兰州 730070; ³天水市农业科学研究所, 甘肃天水 741001)

摘要: 糖苷生物碱 (SGAs, steroidal glycoalkaloids) 是一种胆固醇衍生物, 可有效抵御病虫害对植物的侵染, 主要存在于茄属植物中, 在植株生长旺盛和幼嫩组织合成, 其生物合成可分为三大阶段: 胆固醇的生物合成、从胆固醇到甾体类生物碱和甾体类生物碱的糖基化。茄属植物 SGAs 的生物合成会受遗传、转录因子、及光信号的影响。目前, 关于 SGAs 的分布、种类、合成、遗传等方面的研究是国内外学者关注的重点。本综述结合最新研究进展, 总结归纳出控制茄属植物 SGAs 生物合成的主要基因 (*HMGR*、*SQS*、*SSR2*、*SGT2*、*GAME1*、*GAME2*、*GAME4*、*GAME6*、*GAME7*、*GAME8*、*GAME11*、*GAME12*、*GAME15*、*GAME17* 和 *GAME18*)、茄属植物野生种和栽培种 SGAs 生物合成的主要差异基因 (*GAME5*、*GAME25*、*S5aR2*、*GAME31* 和 *GAME32*)、与激素相关的转录因子 (*GAME9*、*COI1* 和 *TCP14*) 对 SGAs 生物合成的调控、以及在光信号传导过程中相关转录因子 (*HY5*、*PIF3* 和 *MYB113*) 和光合色素酶 (*PDS*、*CHLI* 和 *CHLH*) 对 SGAs 生物合成的影响, 并对未来茄属植物 SGAs 的研究方向做了展望。

关键词: SGAs; GAME; 转录因子; 光信号

Research Progress in the Biosynthesis of Steroidal Glycoalkaloids in *Solanum* Plants

ZHOU Xiaocheng¹, CHENG Lixiang¹, YUAN Jianlong¹, LI Wenli²,
LYU Tai³, YANG Chen³, ZHANG Feng¹

(¹College of Agriculture, Gansu Agricultural University/State Key Laboratory of Aridland Crop Science, Lanzhou 730070; ²College of Horticulture, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070; ³Tianshui Agricultural Research Institute, Tianshui 741001, Gansu)

Abstract: Steroidal glycoalkaloids (SGAs) are cholesterol derivatives that effectively protect plants from pathogens and pests. They are mainly found in *Solanum* plants and are synthesized in actively growing and young tissues. Their biosynthesis occurs in three stages: cholesterol biosynthesis, conversion of cholesterol to steroidal alkaloids, and glycosylation of these alkaloids. The biosynthesis of SGAs in *Solanum* plants is influenced by genetics, transcription factors, and light signaling. Currently, research on the distribution, types, synthesis, and genetics of SGAs is a major focus of scholars worldwide. This review integrates recent research advancements, summarizing the key genes controlling SGAs biosynthesis in *Solanum* plants (*HMGR*, *SQS*, *SSR2*, *SGT2*, *GAME1*, *GAME2*, *GAME4*, *GAME6*, *GAME7*, *GAME8*, *GAME11*, *GAME12*, *GAME15*, *GAME17*, and *GAME18*), the main differential genes between wild and cultivated species (*GAME5*, *GAME25*, *S5aR2*, *GAME31* and *GAME32*), the regulation of SGAs biosynthesis by hormone-related transcription factors (*GAME9*, *COI1* and *TCP14*), and the impact of light-responsive transcription factors (*HY5*, *PIF3* and *MYB113*) and photosynthetic pigment enzymes (*PDS*, *CHLI* and *CHLH*) on SGAs biosynthesis. It also discusses future directions for SGAs research in *Solanum* plants.

收稿日期: 2024-10-25

第一作者研究方向为马铃薯遗传育种, E-mail:2908981501@qq.com

通信作者: 张峰, 研究方向为马铃薯遗传育种, E-mail:zhangf@gsau.edu.cn

基金项目: 国家重点研发计划 (2022YFD1602104); 甘肃省高校科研创新平台 (2024CXPT-01); 甘肃省科技重大专项 (21ZD11NA009); 甘肃省高等学校产业支撑计划 (2023CYZC-44)

Foundation projects: National Key Research and Development Program of China (2022YFD1602104); Gansu Province University Science and Research Innovation Platform (2024CXPT-01); Gansu Province Science and Technology Key Project (21ZD11NA009); Gansu Province Higher Education Industry Support Program (2023CYZC-44)

Keywords: SGAs; GAME; transcription factors; light signaling

茄科 (*Solanaceae*) 主要包括茄属 (*Solanum*)、辣椒属 (*Capsicum*)、枸杞属 (*Lycium*)、烟草属 (*Nicotiana*) 等, 其中茄属植物是一年或多年生草本, 亚灌木, 灌木至乔木, 有时为藤本, 全球约有 2000 多种, 包括番茄 (*Solanum lycopersicum* L.)、马铃薯 (*Solanum tuberosum* L.)、茄子 (*Solanum melongena* L.)、龙葵 (*Solanum nigrum* L.)、千年不烂心 (*Solanum cathayanum* C. Y. Wu et S. C. Huang)、香瓜茄 (*Solanum muricatum* Ait.)、白英 (*Solanum lyratum* Thunb.) 等, 其中番茄、马铃薯、茄子是人类日常生活中主要的蔬菜, 而马铃薯是世界上重要的粮菜兼用型作物。茄属植物含有丰富的维生素、蛋白质、矿质元素以及生物碱等营养物质, 其中多数糖苷生物碱 (SGAs, steroidal glycoalkaloids) 是茄属植物所特有的。SGAs 在茄属植物大部分组织中均有分布, 生物合成主要发生在幼嫩及生长旺盛部位, 不同组织 SGAs 的生物合成存在差异, 组织间的运输仅进行短距离运输。在抵御非生物胁迫和防御应激反应中 SGAs 的含量发生变化, 可调节植物与环境的相互作用, 缓解外界环境对植物的影响。SGAs 是一种有毒的含氮次生代谢产物, 摄入过量会溶解和破坏含固醇的生物膜, 抑制乙酰胆碱酶的活性, 对神经和消化系统产生负面影响^[1]。SGAs 同时表现出多种药理活性, 包括抗肿瘤、抗菌、抗炎、镇痛、抗胆固醇和解热作用^[2]。为控制茄属植物中蔬菜作物 SGAs 的生物合成, 确保食用安全, 本文结合国内外最新研究进展, 就 SGAs 的种类及分布、生物合成的酶和基因、光调控机制对 SGAs 生物合成的调控进行综述, 为茄属植物的品质改良提供理论支持。

1 茄属植物 SGAs 的种类及分布

自 1820 年法国科学家 Desfosses 从茄科茄属植物龙葵浆果中首次分离得到 SGAs, 至今已有 107 种天然 SGAs 被报道^[3]。这些天然的 SGAs 主要存在于茄科茄属和少数百合科植物中^[4]茄属植物中的 SGAs 是研究最深入的。SGAs 是一种甾体皂苷, 由亲水性的寡糖链和疏水性的苷元 (糖苷配基) 组成^[5]。苷元是由多个环戊烷多氢菲 (非极性甾体) 连接而成的含氮杂环, 在苷元的第 3 位上以糖苷键连接一个寡糖链形成 SGAs, 通过在其特定位点的羟基化、转氨作用、糖基化、氨基化、甲基化、酰基化衍生成不同的 SGAs^[2]。苷元中 C-5,6 位双键的存在与否是 SGAs 结构多样性的主要因素。寡糖链的单糖一般为葡萄糖、鼠李糖、半乳糖、木糖和阿拉伯糖, 通常由三糖或四糖构成寡糖链^[6] (表 1)。SGAs 按苷元结构大致分为五类, 分别为茄次碱烷 (solanidanes) 类、螺旋甾碱烷 (spiroslanes) 类、22,26-缩亚胺胆甾烷基 (22,26-epimincholestanes) 类、3-氨基螺甾烷 (3-aminospirostanes) 类和 α -环亚氨基环半缩酮 (α -epiminocyclohemiketal) 类^[3] (图 1)。

表 1 五类糖苷生物碱的组成成分

Table 1 Composition of five types of glycoalkaloids

苷元 Glycogen	糖苷生物碱 Steroidal glycoalkaloids	糖苷配基 Aglycones	糖链 Glycans
茄次碱烷类配基 (Solanidane)	α -茄碱 (α -Solanine)	茄啶 (Solanidine)	鼠李糖、葡萄糖、半乳糖
	α -卡茄碱 (α -Chaconine)	茄啶 (Solanidine)	鼠李糖、鼠李糖、葡萄糖
	垂茄碱 (Demissine)	垂茄啶 (demissidine)	木糖、葡萄糖、葡萄糖、半乳糖
	克默森茄碱 (Commersonine)	垂茄啶 (demissidine)	半乳糖、葡萄糖、葡萄糖、葡萄糖
	勒帕茄碱 I (Leptine I)	乙酰基莱普亭啶 (acetyl-leptinidine)	鼠李糖、鼠李糖、葡萄糖
	勒帕茄碱 II (Leptine II)	乙酰基莱普亭啶 (acetyl-leptinidine)	鼠李糖、葡萄糖、半乳糖
	勒帕茄次碱 I (Leptinine I)	莱普亭啶 (leptinidine)	鼠李糖、鼠李糖、葡萄糖
勒帕茄次碱 II (Leptinine II)	莱普亭啶 (leptinidine)	鼠李糖、葡萄糖、半乳糖	
螺旋甾碱烷类配基 (Spiroslane)	澳洲茄碱 (Solasonine)	澳洲茄胺 (solasodine)	鼠李糖、葡萄糖、半乳糖
	澳洲茄边碱 (Solamargine)	澳洲茄胺 (solasodine)	鼠李糖、鼠李糖、葡萄糖
	α -番茄碱 (α -Tomatine)	番茄啶 (Tomatidine)	木糖、葡萄糖、葡萄糖、半乳糖
	脱氢番茄碱 (Dehydrotomatine)	番茄啶 (Tomatidine)	木糖、葡萄糖、葡萄糖、半乳糖
	α -苦茄碱 (α -Solamarine)	番茄登醇 (Tomatidenol)	鼠李糖、葡萄糖、半乳糖
	β -苦茄碱 (β -Solamarine)	番茄登醇 (Tomatidenol)	鼠李糖、鼠李糖、葡萄糖
22,26-缩亚胺胆甾烷 基 (22,26-epiminochol estane)	胆甾烷向甾类糖苷生物碱转化的重要中间体 (Solanogestidine)		
3-氨基螺旋甾烷 (3-aminospirostone)	圆锥茄碱 (Jurubine) 圆锥茄次碱 (Jurubidine) 异戊圆锥茄次碱 (Isojurubidine)		
α -环亚氨基环半缩 酮类 (α -epiminocyclohemiket al)	辣茄碱 (Solanocapsine) 大茄碱 (Solanoforthine) 无梗茄碱 (Solacasmine)		

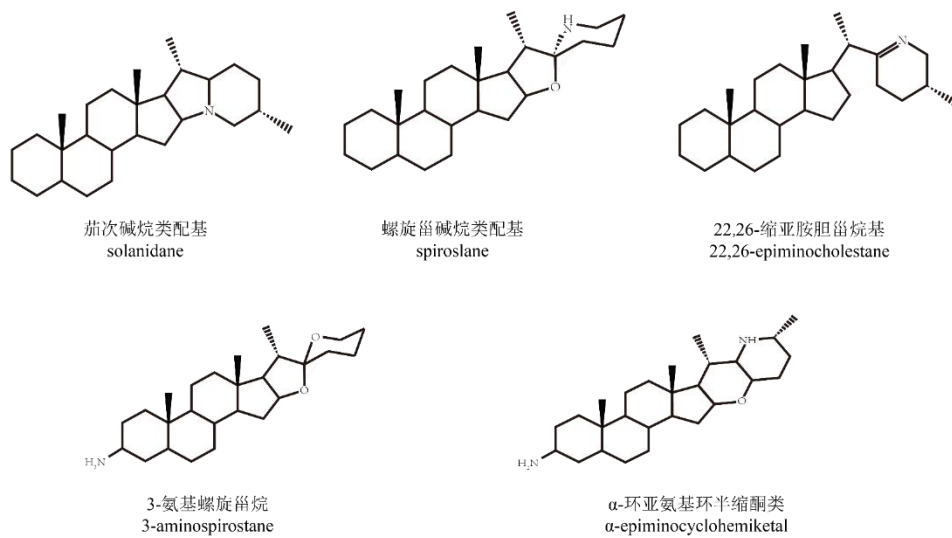


图 1 五类糖苷生物碱苷元的基本结构

Figure 1 Basic structures of aglycones in five types of glycoalkaloids

茄属植物中，不同物种 SGAs 分布不同，马铃薯中已鉴定 80 多种 SGAs，栽培种中 α -茄碱 (α -Solanine)、 α -卡茄碱 (α -Chaconine) 占总 SGAs 的 95% 以上^[7-9]，其余为 β_1 -卡茄碱 (β_1 -Chaconine)、 β_2 -卡茄碱 (β_2 -Chaconine)、 β_1 -茄碱 (β_1 -Solanine)、 β_2 -茄碱 (β_2 -Solanine)、 γ -卡茄碱 (γ -Chaconine) 和 γ -茄碱 (γ -Solanine) 等^[10]，野生种中鉴定出垂茄碱 (Demissine)、勒帕茄碱 I (Leptine I)、勒帕茄碱 II (Leptine II)、勒帕茄次碱 I (Leptinine I) 和勒帕茄次碱 II (Leptinine II) 等^[11]。番茄中脱氢番茄碱 (Dehydrotomatine) 和 α -番茄碱 (α -Tomatine) 是绿色组织中的主要 SGAs，番茄红色成熟果实中主要的成分是番茄皂苷 A (Esculeoside A)，番茄不同发育和组织阶段有 100 多种 SGAs^[12-14]。茄子和龙葵中主要有 α -澳洲茄碱 (α -Solasonine) 和 α -澳洲茄边碱 (α -Solamargine) 等^[15]，白英和千年不烂心中有 α -苦茄碱 (α -Solamarine)、 β -苦茄碱 (β -Solamarine) 和蜀羊泉次碱 (Soladulcidine) 等^[16-17]。

茄属植物大部分组织中都有 SGAs 分布，但不同器官、组织和时期 SGAs 含量存在显著差异，其中叶、花、芽、未成熟果实中含量较高，茎和根中含量相对较低，随着植株生长，器官开始衰老，SGAs 含量逐渐降低^[9]；幼嫩和呼吸作用旺盛组织中 SGAs 含量最高，在分生组织细胞内，SGAs 被限制在原生质体中，随细胞的分化和生长逐渐转移到液泡中^[18]；块茎、根和地下茎在发育过程中 SGAs 积累没有太大变化，而叶片中 SGAs 的积累在生长发育初期停滞，随后呈现线性增长，直到叶片发育成熟后含量趋于稳定^[19]。通过马铃薯和番茄的嫁接试验证明 SGAs 在不同物种之间不会运输，同时 SGAs 也不能长距离运输^[20]。SGAs

生物合成主要在幼嫩组织中，包括根尖分生组织、芽和叶原基，而 SGAs 可以在附近其他组织中检测到，这表明 SGAs 只能短距离运输。进一步研究还确定了茄属植物不同组织 SGAs 的生物合成存在差异，但不同组织 SGAs 合成调控的机制尚不明朗，起关键作用的转录因子亟待被挖掘。揭示茄属植物不同器官 SGAs 生物合成差异的研究，对于进一步完善 SGAs 生物合成提供了理论基础，并为茄属植物育种开辟一条新道路。

2 茄属植物 SGAs 的生物合成

2.1 茄属植物 SGAs 生物合成途径

茄属植物 SGAs 的生物合成途径有三部分，均在原生质体中进行，从乙酰辅酶 A 到胆固醇属于初级代谢，胆固醇到甾体类生物碱和甾体类生物碱糖基化属于次级代谢^[21]。乙酰辅酶 A 经过多种酶的催化合成胆固醇，并由糖苷生物碱代谢 (GAME, Glycoalkaloid metabolism) 酶通过羟基化、氧化和转氨作用进一步生成甾体苷元，然后连接糖苷残基，最后合成 SGAs^[22] (图 2)。

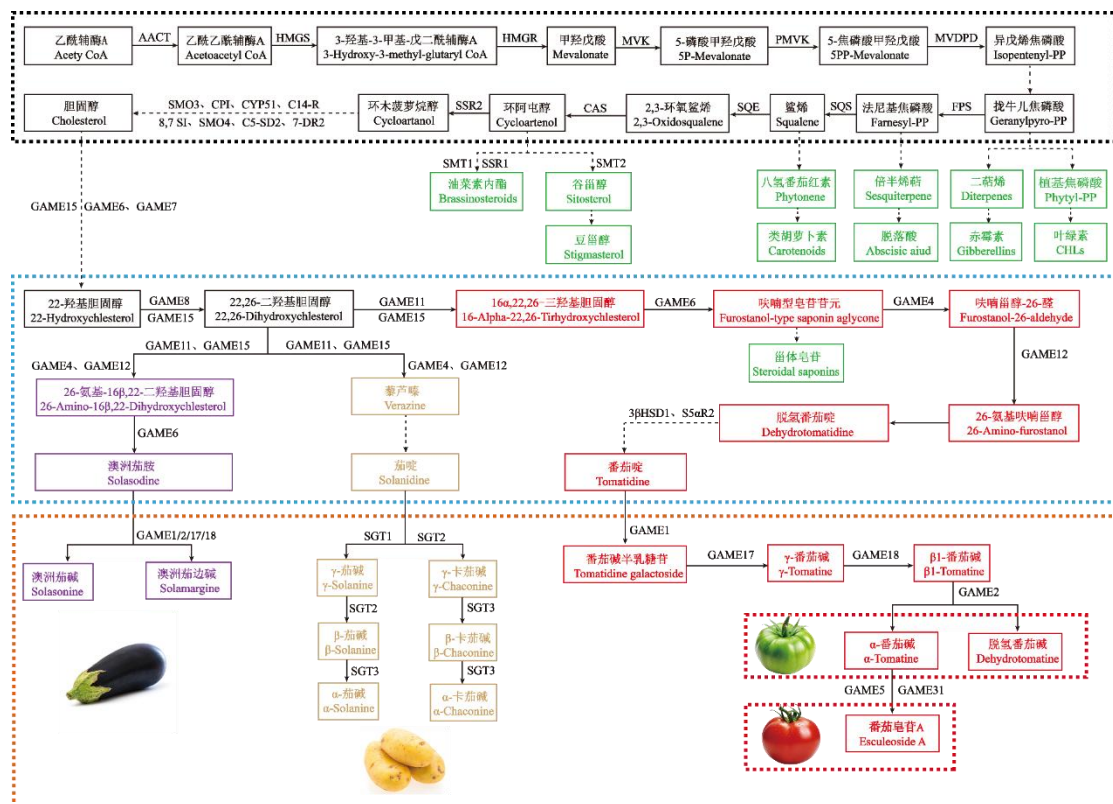


图 2 SGAs 合成路径

Figure 2 SGAs synthesis pathway

注：黑色虚线方框是胆固醇生物合成阶段；蓝色虚线方框是胆固醇到甾体类生物碱生物合成阶段；橙色虚线方框是甾体类生物碱的糖基化阶段；黑色实线方框是茄属植物 SGAs 生物合成共有途径；紫色实线方框是合成澳洲茄碱和澳洲茄边碱特有的 SGAs 生物合成途径；黄色实线方框是合成茄碱和卡茄碱特有的 SGAs 生物合成途径；红色实线方框是番茄碱特有的 SGAs 生物合成途

径；绿色实线框是 SGAs 与其他物质生物合成交叉的途径；实线箭头是一步反应；虚线箭头涉及多步反应。乙酰辅酶 A 硫解酶 (AACT, acetoacetyl CoA thiolase)；3-羟基-3-甲基戊二酰辅酶 A 合成酶 (HMGS, 3-hydroxyl-3-methylglutaryl CoA by hydroxyl-3-methylglutaryl CoA synthase)；3-羟基-3-甲基戊二酰辅酶 A 还原酶 (HMGR, 3-hydroxy-3-methylglutaryl CoA reductase)；甲羟戊酸激酶 (MVK, mevalonate kinase enzyme)；磷酸甲羟戊酸激酶 (PMVK, phosphomevalonate kinase)；焦磷酸甲羟戊酸脱羧酶 (MVDPD, mevalonate diphosphate decarboxylase)；法尼基焦磷酸合酶 (FPS, farnesyl diphosphate synthase)；角鲨烯单加氧酶 (SQE, squalene epoxidase)；角鲨烯合酶 (SQS, squalene synthase)；环阿屯醇合酶 (CAS, cycloartenol synthase)；甾醇侧链还原酶 1 (SSR1, sterol side chain reductase 1)；甾醇侧链还原酶 2 (SSR2, sterol side chain reductase 2)；甾醇甲基转移酶 1 (SMT1, sterol methyltransferase 1)；甾醇甲基转移酶 2 (SMT2, sterol methyltransferase 2)；7-烯胆甾醇-5-去饱和酶 2 (C5-SD, 2delta (7)-sterol-C5 (6)-desaturase 2)；4-甲基甾醇氧化酶 3 (SMO3, sterol methyl oxidase 3)；环丙基甾醇异构酶 (CPI, cyclopropylsterol isomerase)；甾醇 C14 脱甲基酶 (CYP51, sterol C-14 demethylase)；甾醇 C14 还原酶 (C14-R, sterol C-14 reductase)；甾醇异构酶 (8,7 SI, sterol 8,7 isomerase)；4-甲基甾醇氧化酶 4 (SMO4, sterol methyl oxidase 4)；7-脱氢胆固醇还原酶 2 (7-DR2, 7-dehydrocholesterol reductase 2)；3 β -羟基类固醇脱氢酶 2 (3 β HSD2, 3 β -hydroxysteroid dehydrogenase2)；侧链氧化还原酶 (SDR, side-chain oxidoreductase)；茄啶半乳糖基转移酶 (SGT1/GAME1, sterol alkaloid glycosyltransferase 1)；茄啶葡萄糖基转移酶 (SGT2, sterol alkaloid glycosyltransferase 2)；茄啶鼠李糖基转移酶 (SGT3/GAME2, glycosterol rhamnosyltransferase)、细胞色素 P450 蛋白质 88D 亚家族的成员 (PGA4/GAME4, a member of the 88D subfamily of cytochrome P450 proteins)；尿苷二磷酸 (UDP) 糖基转移酶家族成员 (GAME5, a uridine diphosphate (UDP) glycosyltransferase family member)；细胞色素 P450 单加氧酶 72A188 (GAME6, cytochrome P450 monooxygenases 72A188)；GAME7 (番茄中是细胞色素 P450 单加氧酶 CYP72A186、马铃薯中是细胞色素 P450 单加氧酶 CYP72A188, PGA2)；细胞色素 P450 单加氧酶 72A208 (PGA1/GAME8, cytochrome P450 monooxygenases 72A208)；2-酮戊二酸依赖性双加氧酶 (16DOX/GAME11, 2-oxoglutarate dependent dioxygenase)； γ 氨基丁酸转氨酶 2 (GAME12, Gamma Amino Butyric Acid Transaminase 2)；3 β -羟基类固醇脱氢酶 1 (3 β HSD1/GAME25, 3 β -hydroxysteroid dehydrogenase 1)；类固醇 5 α -还原酶 (S5 α R1, steroid 5 α -reductase 1)；2-氧戊二酸依赖性双加氧酶 (23DOX/GAME31, 2-oxoglutarate-dependent dioxygenases)

Note: The black dashed box represents the cholesterol biosynthesis stage; the blue dashed box represents the biosynthesis stage from cholesterol to steroidal glycoalkaloids (SGAs); the orange dashed box represents the glycosylation stage of SGAs. The black solid box indicates the common biosynthesis pathway of SGAs in *Solanum* plants. The purple solid box represents the specific SGAs biosynthesis pathway for tomatidine and tomatidenol. The yellow solid box indicates the specific SGAs biosynthesis pathway for solanine and chaconine. The red solid box represents the specific SGAs biosynthesis pathway for esculeoside A. The green solid box shows the cross-pathway of SGAs biosynthesis with other substances. acetoacetyl CoA thiolase(AACT)；3-hydroxyl-3-methylglutaryl CoA synthase(HMGS)；3-hydroxy-3-methylglutaryl CoA reductase(HMGR)；mevalonate kinase enzyme(MVK)；phosphomevalonate kinase(PMVK)；mevalonate diphosphate decarboxylase(MVDPD)；farnesyl diphosphate synthase(FPS)；squalene epoxidase(SQE)；squalene synthase(SQS)；cycloartenol synthase(CAS)；sterol side chain reductase 1(SSR1)；sterol side chain reductase 2(SSR2)；sterol methyltransferase 1(SMT1)；sterol methyltransferase 2(SMT2)；delta(7)-sterol-C5(6)-desaturase 2(C5-SD2)；sterol methyl oxidase 3(SMO3)；cyclopropylsterol isomerase(CPI)；sterol C-14 demethylase(CYP51)；sterol C-14 reductase(C14-R)；sterol 8,7 isomerase(8,7SI)；sterol methyl oxidase 4(SMO4)；7-dehydrocholesterol reductase 2(7-DR2)；3 β -hydroxysteroid dehydrogenase 2(3 β HSD2)；side-chain oxidoreductase(SDR)；sterol alkaloid glycosyltransferase 1 (SGT1/GAME1)；sterol alkaloid glycosyltransferase 2 (SGT2)；glycosterol rhamnosyltransferase(SGT3/GAME2)、a member of the 88D subfamily of cytochrome P450 proteins(PGA4/GAME4)；a uridine diphosphate (UDP) glycosyltransferase family member(GAME5)；cytochrome P450 monooxygenases 72A188(GAME6)；GAME7(CYP72A186 in tomato, CYP72A188 in potato, PGA2)；cytochrome P450 monooxygenases 72A208(PGA1/GAME8)；2-oxoglutarate dependent dioxygenase(16DOX/GAME11)；Gamma Amino Butyric Acid Transaminase 2(GAME12)；3 β -hydroxysteroid dehydrogenase 1(3 β HSD1/GAME25)；steroid 5 α -reductase 1(S5 α R1)；2-oxoglutarate-dependent dioxygenases(23DOX/GAME31)

2.1.1 胆固醇的生物合成 植物中的甾醇主要是豆甾醇、谷甾醇和油菜甾醇，胆固醇的含量很低，而茄科茄属植物马铃薯和番茄中胆固醇的含量较高^[23]。同位素标记研究表明，SGAs 是以胆固醇为前体物质合成的，而乙酰辅酶 A (Acetyl CoA) 是合成胆固醇的前体物质^[24] (图 2)。首先两分子的乙酰辅酶 A 在 AACT 作用下合成乙酰乙酰辅酶 A，乙酰乙酰辅酶 A

在 HMGs 作用下生成 HMG-CoA，HMGR 作用于 HMG-CoA 生成甲羟戊酸（MVA, Mevalonate）。MVA 在 MVK 作用下生成 5-焦磷酸甲羟戊酸（5-phosphomevalonate），经过 PMVK、MVDPD 和 FPS 作用下生成法尼基焦磷酸（FPP, Farnesyl-PP），SQS 作用于两分子的 FPP 缩合释放出焦磷酸，形成鲨烯（squalene）。在 CAS 作用下，2,3-环氧角鲨烯（2,3-oxidosqualene）生成环阿屯醇（cycloartenol）。环阿屯醇的代谢路径有两条，是重要的中间分支点，其甲基化方向生成 C-24 烷基甾醇，如油菜素内酯（brassinolide）和谷甾醇（stigmasterol），去甲基化方向则合成胆固醇（cholesterol）。C-24 烷基甾醇和胆固醇的化学结构差异在于 C-24 位上是否存在烷基，该烷基是通过甲基转移反应和 C-24 还原反应生成的^[23]。在拟南芥中，DWF1 催化甾醇生物合成中 C-24 还原反应，茄属植物中含有两个与拟南芥 *DWF1* 同源的基因存在，分别命名为 *SSR1* 和 *SSR2*^[25]。利用酵母酶活性分析，发现 *SSR1* 主要催化参与 C-24 烷基甾醇生物合成的 C-24 还原反应，而 *SSR2* 主要催化参与胆固醇生物合成的 C-24 还原反应^[23]。环阿屯醇在 SMT1 甲基化作用下生成 24-亚甲基环阿屯醇，最后在 *SSR1* 的作用下合成油菜素内酯，在第二次甲基化反应中，环阿屯醇在 SMT2 等多种酶作用下生成最终生成谷甾醇、豆甾醇。环阿屯醇在 *SSR2*、*SMO3*、*CPI*、*CYP51*、*C14-R*、*8,7 SI*、*SMO4*、*C5-SD2*、*7-DR2*、*3βHSD2*、*SDR* 等 11 个酶的催化下合成胆固醇^[26]。

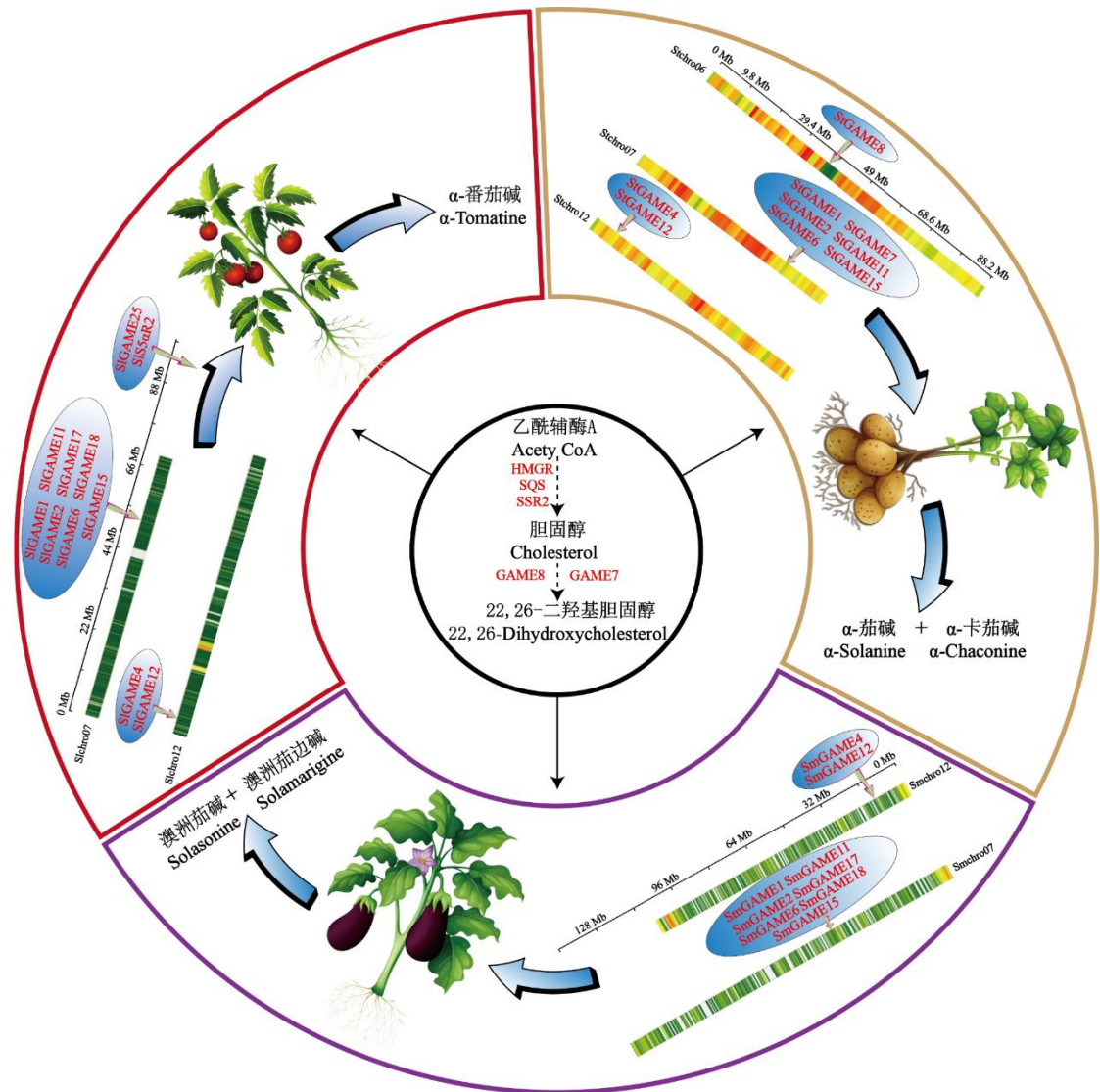
2.1.2 胆固醇到甾体类生物碱 以胆固醇为起始底物，经过 *GAME* 基因参与，通过氧化、羟基化、转氨作用形成甾体类生物碱（图 2）。在 *GAME6*、*GAME7* 和 *GAME8* 的羟基化作用下分别在胆固醇 C22 和 C26 位置加上羟基，生成 22,26-二羟基胆固醇（22,26-dihydroxycholesterol）。以 22,26-二羟基胆固醇为底物通过一系列反应可以合成茄啶（Solanidine）、番茄啶（Tomatidine）、澳洲茄胺（Solasodine）等。*GAME11* 催化 22,26-二羟基胆固醇的 C16 羟基化，番茄和马铃薯中 *GAME11* 的表达模式存在差异。番茄中氧化 16 α 氢原子生成 16 α ,22,26-三羟基胆固醇（16- α -22,26-trihydroxy cholesterol），进一步反应生成 α -番茄碱，而马铃薯中，*GAME11* 氧化胆固醇的 16 α 和 16 β 氢原子生成 16,22,26-三羟基胆固醇（16,22,26-trihydroxy cholesterol），进一步反应生成 α -茄碱和 α -卡茄碱^[27]。*GAME6* 可催化 16 α ,22,26-三羟基胆固醇进一步氧化和番茄中甾体苷元 E 环环化生成呋喃型皂苷苷元（furostanol-type saponin aglycone）。从胆固醇到呋喃型苷元生物合成过程中存在一种支架蛋白（*GAME15*），*GAME15* 与 *GAME6*、*GAME8* 和 *GAME11* 相互作用生成了 SGAs 与甾体皂苷（STS, steroidal saponins）的共同前体物质呋喃型苷元^[28]，*GAME4* 位于 SGAs 和甾体皂苷的分支点，催化呋喃甾醇-26-醛（furostanol-26-aldehyde）的生成^[29]。*GAME12* 将 C26 氨基引入甾体苷元主链，经过 F 环化生成脱氢番茄啶，脱氢番茄啶与番茄啶的主要结构差异在于 C5 与 C6 之间是否存在双键、C3 氧化、C5 α 还原以及异构化，*GAME25*（*3βHSD1*）催化 C3 氧化、C3 还原、异构化，*S5 α R1* 和 *S5 α R2* 催化了 C5 α 还原^[30-31]，在 *SIS5 α R2* 和 *SI3 β HSD1* 下脱氢番茄啶可转变为番茄啶。*GAME4* 和 *GAME12* 催化 22,26-二羟基胆固醇 F 环环化生成藜芦嗪（verazine），随后在 *GAME11* 催化下生成 etioline，etioline 经过脱水和 E 环化形成生成茄啶^[32]。*GAME4*、*GAME12* 和 *GAME11* 共同催化 22,26-二羟基胆固醇得到 26-氨基-16 β ,22-二羟基胆固醇（26-amino-16,22-dihydroxycholesterol），然后经 *GAME6* 氧化和脱水和环化后生成澳洲茄胺。

2.1.3 甾体类生物碱的糖基化 糖基化是糖苷生物碱合成的关键反应。SGAs 生物合成过程中，糖基转移酶（GT, glycosyltransferases）将糖基连接到苷元上（图 2）。番茄中的番茄啶在 *GAME1*、*GAME17*、*GAME18*、*GAME2* 糖基化作用下生成了 α -番茄碱。马铃薯中 *GAME1*（*SGT1*）、*SGT2*、*GAME2*（*SGT3*）催化茄啶合成 α -茄碱和 α -卡茄碱。茄子中的澳洲茄胺在 *GAME1*、*GAME17*、*GAME18*、*GAME2* 糖基化作用下生成了澳洲茄碱和澳洲茄边碱。

2.2 茄属植物 SGAs 生物合成相关基因

茄属植物 SGAs 生物合成受多基因调控，这些基因编码了 SGAs 生物合成途径中的多种

酶（图3）。HMGR被认为是胆固醇生物合成途径中的第一个限速酶，HMGR由多基因家族编码，不同植物编码HMGR的基因数目不同。茄属植物受到伤害和病原体感染后HMGR基因表达量增加，促进了对倍半萜类植物抗毒素和SGAs的生物合成。拟南芥中有两种不同表达模式的基因HMGI和HMG2编码HMGR，其中HMGI在所有组织中表达，而HMG2仅在幼苗、根和花序中表达^[33]。拟南芥HMGI和HMG2突变体表型特征差异明显，HMGI突变体植株矮化、早期易衰老、雄性不育、胆固醇水平显著降低，而HMG2突变体表型正常^[34]，说明HMGR在拟南芥胆固醇生物合成中具有重要作用。转HMGI基因烟草中过表达导致胆固醇含量增加6倍也证明该酶是胆固醇生物合成中的限速酶^[35]。番茄中有四种HMGR基因，而马铃薯中至少有三种HMGR基因^[36]。HMGR表达受多种因子的调节，包括植物体的生长发育阶段和各种环境信号，如光照、机械伤害、病菌感染、外源激素和除草剂等^[37]，而植物在不同生长发育阶段和各种环境信号下SGAs含量也发生变化，进一步证明了HMGR基因对SGAs生物合成的调控。SGAs含量与StHMGR和StSQS的内源表达呈显著正相关，StHMGR、StSQS基因突变体均影响SGAs含量^[38]。SSR2基因的RNAi沉默和基因编辑结果均显示，SSR2表达量降低抑制了胆固醇和环阿屯醇的合成，进而减少SGAs的生物合成^[23]。表明HMGR、SQS、SSR2是茄属植物胆固醇生物合成途径中的关键基因，进而实现对下游SGAs生物合成的调控。通过比较马铃薯和番茄之间的共表达分析和化学分析，鉴定出10个从胆固醇到SGAs生物合成的基因，包括4个编码UDP-糖基转移酶基因GAME1 (SGT1)、GAME2 (SGT3)、GAME17和GAME18, 5个编码细胞色素P450单加氧酶基因GAME4 (PGA4)、GAME6、GAME7 (PGA2)、GAME8 (PGA1)和GAME11 (16DOX)，以及一种转氨酶基因GAME12。这些基因都以基因簇的形式存在于7号和12号染色体上^[39]（图3）。GAME15是番茄、马铃薯和茄子中SGAs生物合成基因簇的一部分，也参与茄属植物SGAs的生物合成^[39-40]。在龙葵中发现一种支架蛋白（GAME15），在敲除GAME15后，突变体植株叶片中未发现STS、果实中SGAs含量减少，胆固醇含量显著增加，而在过表达植株中发现叶片中STS积累、果实中SGAs积累，表明GAME15对SGAs生物合成至关重要，而将已知茄属植物SGAs生物合成基因导入烟草植株中，烟草植株并不会产生SGAs^[28]，说明茄属植物SGAs生物合成不仅仅需要这些已知基因的参与，还需要类似GAME15这样物质的协助。



注：黑色圆圈为茄属植物 SGAs 生物合成共有通路；紫色扇形为茄子相关 SGAs 生物合成相关基因以及在染色体上的分布；红色扇形为茄子相关 SGAs 生物合成相关基因以及在染色体上的分布；黄色扇形为马铃薯相关 SGAs 生物合成相关基因以及在染色体上的分布

Note: The black circles represent the common pathways of SGAs biosynthesis in *Solanum* plants; the purple sectors indicate eggplant-related SGAs biosynthesis genes and their distribution on chromosomes; the red sectors represent eggplant-related SGAs biosynthesis genes and their distribution on chromosomes; the yellow sectors denote potato-related SGAs biosynthesis genes and their distribution on chromosomes

图 3 茄属植物 SGAs 生物合成相关基因

Figure 3 Genes related to SGAs biosynthesis in *Solanum* plants

以上基因为栽培种茄属植物 SGAs 生物合成的主要基因，而从野生种到栽培种的驯化过程中部分基因的丢失致使有些 SGAs 仅存在于野生种当中，而这些 SGAs 可以提高茄属植物的抗病虫害能力。例如勒帕茄碱、勒帕茄次碱、垂茄碱可以抵抗马铃薯叶甲 (*Leptinotarsa decemlineata* Say)，防止其取食叶片^[41]；番茄碱会抵抗蝗虫 (*Spodotera exigua*) 和棉铃虫 (*Helicoverpa armigera*) 取食植株^[42]；澳洲茄碱、澳洲茄边碱、番茄碱能抑制红粉甲虫 (*Tribolium castaneum*) 和天蛾 (*Manduca sexta*) 幼虫的生长发育^[43]。番茄中 *GAME25* 基因

过表达导致成熟番茄果实中大量积累番茄碱，番茄 *GAME25* 基因在栽培茄子中的异源表达产生不饱和 SGAs 和甾体皂苷^[44,15]。番茄栽培种和野生种绿色组织中的 SGAs 主要为脱氢番茄碱（不饱和）与 α -番茄碱（饱和），番茄中沉默 *GAME25* 基因后，番茄中积累了大量的不饱和的 SGAs，可抑制细菌和真菌的生长^[27]。茄科植株基因组中存在两个或者多个 *S5 α R* 基因，研究发现，*S5 α R2* 负责消除 C5 α 氢原子，敲除 *SIS5 α R2* 基因后 α -番茄碱含量显著降低，而敲除 *SIS5 α R1* 基因后 α -番茄碱含量没有明显变化^[31]。*S5 α R2*、*GAME25* 是引起饱和 SGAs 和不饱和 SGAs 变化的关键酶。马铃薯和茄子在驯化过程中 *GAME25*、*S5 α R2* 基因的丢失，导致栽培马铃薯和茄子中缺乏饱和 SGAs。都证明 *GAME25*、*S5 α R2* 在不同类型 SGAs 的转化反应中起关键作用，控制着 SGAs 的结构多样性。*GAME31*(23DOX)、*GAME32* 与 *GAME11* 属于 2 氧化戊二酸依赖性双加氧酶（2-ODD, 2 oxoglutarate-dependent-dioxygenase）家族，催化番茄、马铃薯和茄子中类固醇 C16 α 氢原子的羟基化^[27]。番茄中 *GAME31* 和 *GAME5* 可消除 α -番茄碱的毒性，是番茄驯化过程中的关键酶^[45-46]。栽培茄子中也鉴定出 *GAME31* 的同源物，可减少澳洲茄碱和澳洲茄边碱的产生^[46]。栽培马铃薯和野生马铃薯中 α -茄碱和 α -卡茄碱的生物合成有着相同的途径，野生种马铃薯（*Solanum chacoense*）叶片中 *GAME32* 催化 α -茄碱和 α -卡茄碱羟基化生成勒帕茄碱 I 和勒帕茄碱 II，马铃薯中 *GAME31* 仅与特定的茄次碱烷类配基反应，与螺旋甾碱烷类配基不反应^[5,19,46]。栽培马铃薯 1 号染色体上的 2-ODD 基因缺乏 *GAME32* 基因，导致植株缺少勒帕茄碱 I 和勒帕茄碱 II^[46]。番茄是花和果实类植物遗传研究的模式植物，将番茄 SGAs 生物合成基因与拟南芥基因组数据进行同源基因比对（表 2），为深入研究茄属植物 SGAs 生物合成提供参考。这些基因的丢失削弱了栽培种茄属植物抵抗病虫害能力，目前仅仅发现了一部分驯化基因，还有大量基因亟需挖掘。随着对 SGAs 生物合成过程的解析，借助基因组学、合成生物学，以及 CRISPR 基因编辑技术，可以获得自然条件下需要几千年时间才能够完成的驯化。因此，开发有关 SGAs 驯化的分子标记，可以更好的使用野生种质资源，提高茄属植物对病虫害抗性，为茄属植物的分子育种提供理论依据。

表 2 番茄与拟南芥 SGAs 生物合成同源基因比对

Table 2 Homologous gene comparison of SGAs biosynthesis pathways between tomato and Arabidopsis

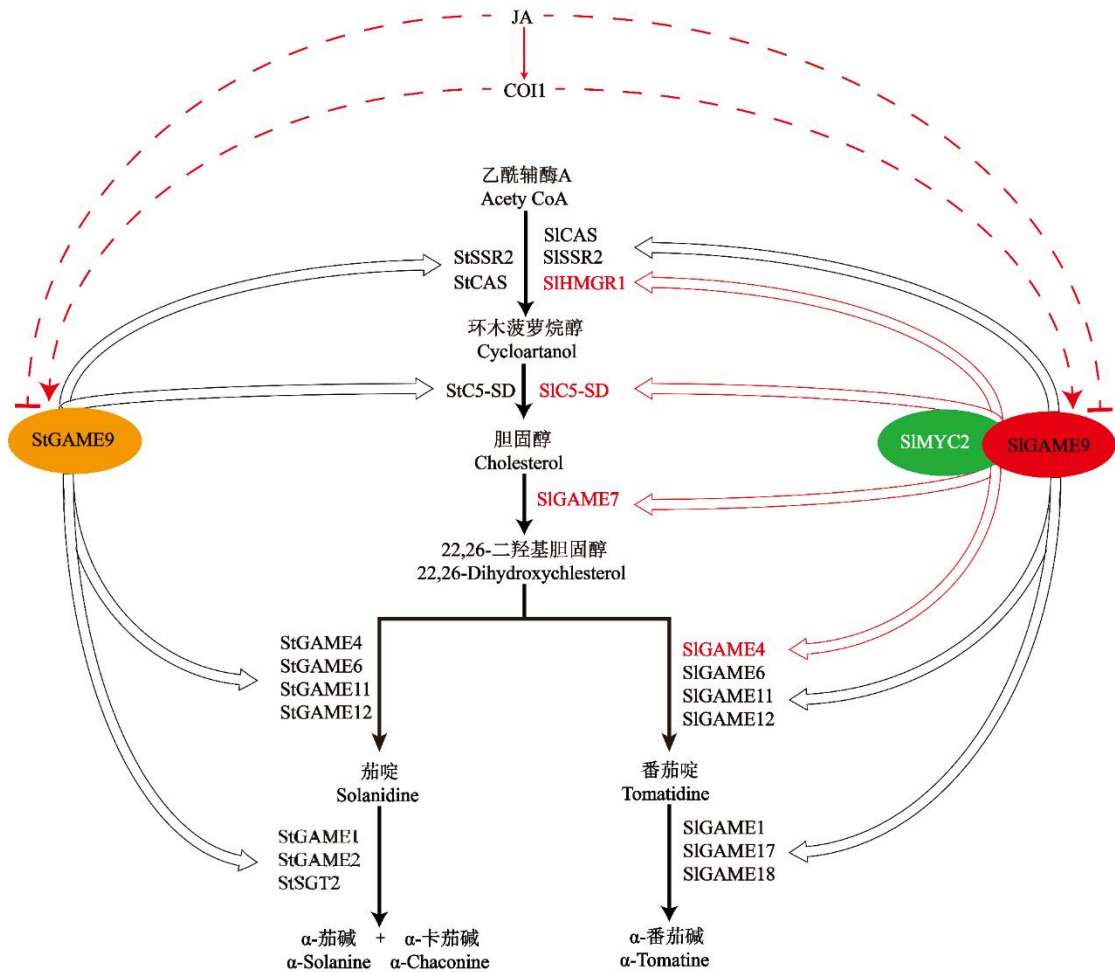
功能	基因名称	番茄（基因 ID）	拟南芥（基因 ID）
Function	Gene name	<i>Solanum lycopersicum</i> L.	<i>Arabidopsis thaliana</i> L.
结构基因	HMGR	Solyc02g082260.2	AT1G76490
	SQE	Solyc04g077440.2	AT4G37760
	CAS	Solyc04g070980.2	AT2G07050
	SSR2	Solyc02g069490.2	AT3G19820

SMO3	Solyc01g091320.2	AT4G12110	
SMO4	Solyc06g005750.2	AT2G29390	
CPI	Solyc12g098640.1	AT5G50375	
CYP51	Solyc01g008110.2	AT1G11680	
C14-R	Solyc09g009040.2	AT3G52940	
8,7-SI	Solyc06g082980.2	AT1G20050	
C5-SD2	Solyc02g086180.2	AT3G02580	
7-DR2	Solyc06g074090.2	AT1G50430	
GAME1	Solyc07g043490.1	AT2G15490	
GAME2	Solyc07g043410.1	AT2G15480	
GAME4	Solyc12g006460.1	AT1G05160	
GAME5	Solyc10g085300.1	AT5G37070	
GAME6	Solyc07g043460.2	AT2G46950	
GAME7	Solyc07g062520.2	AT3G14640	
GAME8	SGN-U578058	AT3G14610	
GAME11	Solyc07g043420.2	AT4G22880	
GAME12	Solyc12g006470.1	AT3G22200	
GAME15	Solyc07g043390.2	AT4G32410	
GAME17	Solyc07g043480.1	AT4G36770	
GAME18	Solyc07g043500.1	AT4G01070	
GAME25	Solyc01g073640.2	AT2G47130	
GAME31	Solyc02g062460.2	AT4G03070	
S5αR2	Solyc10g086500.1	AT2G38050	
GAME9	Solyc01g090340.2	AT5G65130	
COI1	Solyc05g052620.2	AT2G39940	
MYC2	Solyc08g076930.1	AT4G17880	
调节基因	TCP15	Solyc01g008230.2	AT5G23280
	PIF3	Solyc01g102300.2	AT5G67110
	HY5	Solyc08g061130.2	AT5G11260
	PDS	Solyc03g123760.2	AT4G14210

3 与激素相关转录因子调控 SGAs 生物合成

GAME9 (JRE4, jasmoic acid-responsive ERF) 是一种茉莉酸响应因子 (AP2/ERF, apetala2/ethylene response factor) 的转录因子, 控制着茄属植物 SGAs 的生物合成和代谢^[47]。GAME9 位于 1 号染色体上, 是唯一具有富含丝氨酸 C 末端结构域的蛋白质, 因此, 番茄中除 JRE 之外的蛋白质缺乏富含丝氨酸的结构域, 导致其无法直接参与 SGAs 生物合成^[48]。GAME9 的表达模式与番茄和马铃薯 SGAs 生物合成途径 GAME1 和 GAME4 基因相似^[39]。

GAME9 在 SGAs 合成部位高表达, *GAME9* 过表达促进 SGAs 生物合成, *GAME9* 沉默导致茄属植物 SGAs 积累减少。番茄中 *SIGAME9* 沉默和过表达时 *HMGR*、*SSR*、*C5-CD*、*CAS* 的表达量显著改变, *SMT1* 的表达量上调, 但不会影响 *SQS*, 番茄啉的合成 (*GAME4*、*GAME6*、*GAME11* 和 *GAME12*) 及其糖基化基因 (*GAME1*、*GAME2*、*GAME17* 和 *GAME18*) 的表达发生变化^[49]。而马铃薯中 *StGAME9* 的过表达使 MVK 到胆固醇途径 (*SSR2*、*CAS*、*C5-SD*), 以及茄碱苷元的合成 (*GAME4*、*GAME6*、*GAME11* 和 *GAME12*) 和糖基化 (*GAME1*、*GAME2*、*SGT2*) 基因均显著上调^[47]。MYC2 是茉莉酸信号传导的核心成分, 是调节植物中 *JRE* 基因表达的关键上游蛋白^[50], *GAME9* 可以直接发挥其活性, 或者与 *SIMYC2* 转录因子形成复合体, 以复合体的方式结合到番茄胆固醇 (*C5-SD*)、MVA (*HMGR1*)、SGAs (*GAME4*、*GAME7*) 相关合成基因的启动子上, 从而对 SGAs 的生物合成进行调控^[47]。COI1 位于 JA 信号通路的下游, *GAME9* 的上游, 该转录因子通过 COI1 介导的茉莉酸 (JA) 感知, 影响下游 *GAME9* 转录^[51], 从而参与结合整个 SGAs 生物合成途径的大多数靶基因, 包括 MVA 途径、环木菠萝烯醇合成、胆固醇合成和 SGAs 生物合成。综上 *GAME9* 可直接调控多种 SGAs 生物合成基因 (*GAME1*、*GAME4*、*GAME6*、*GAME11*、*GAME12*、*GAME17*、*GAME18*、*SGT2*) 来促进 SGAs 的合成, 还可与 MYC2 结合形成复合体, 以复合体的方式结合到 SGAs 生物合成相关基因的启动子上, 从而对 SGAs 的生物合成进行调控。COI1 通过影响 *GAME9* 的表达从而间接调控 SGAs 生物合成途径中的大部分基因。*GAME9*、MYC2 与 COI1 对 SGAs 生物合成的调控目前只在番茄和马铃薯中发现, 但其他茄属植物 SGAs 生物合成中也有应该有类似的调控机制 (图 4)。



注：黑色中空曲线是 GAME9 单独调控，红色中空曲线是 GAME9 与 SIMYC2 共同调控，红色实线已被证实，红色虚线需要试验验证，与 GAME9 与 SIMYC2 转录因子结合的基因以红色突出显示

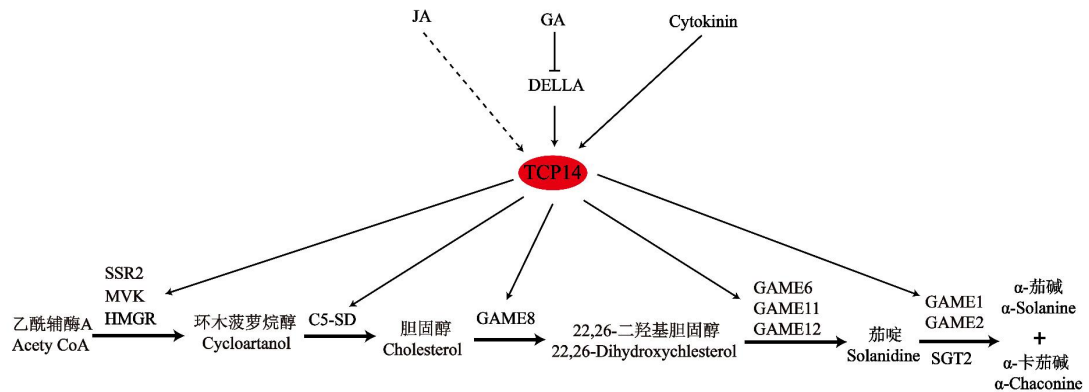
Note: The black hollow curve represents regulation by GAME9 alone, the red hollow curve represents regulation by GAME9 in conjunction with SIMYC2, the solid red line has been confirmed, the red dashed line requires experimental validation, and genes interacting with GAME9 and the SIMYC2 transcription factor are highlighted in red.

图 4 GAME9 调控 SGAs 合成

Figure 4 GAME9 regulates SGAs biosynthetic

TCP (Teosinte branched1/Cycloidea/Proliferating cell factor) 转录因子是一类植物特有的转录因子家族，其中 TCP14 转录因子有调节 SGAs 生物合成的潜在作用。有研究表明，SGAs 生物合成基因中 *HMGR2*、*MVK*、*PGA1*、*16-DOX*、*GAME12*、*SSR2*、*C5-SD*、*SGT2* 和 *SGT3* 基因的启动子序列包含至少一个 TCP 结合位点，*SSR2*、*GAME8*、*GAME6*、*16-DOX*、*GAME12*、*SGT1*、*SGT2* 和 *SGT3* 基因均含有茉莉酸甲酯响应位点，表明 TCP14 通过与 SGAs 合成基因 *HMGR*、*MVK*、*SSR2*、*C5-SD*、*GAME8*、*GAME6*、*GAME11*、*GAME12*、*GAME1*、*GAME2* 和 *SGT2* 的结合来调节 SGAs 的生物合成。TCP14 基因与 DNA 序列的特异性结合参与细胞增殖、防御反应、种子萌发、细胞分裂素反应、ABA 反应以及 GA 反应^[52]。TCP14 诱导

GA20ox-1 的表达，并参与 GA 的合成，DELLA 蛋白抑制 GA 的活性。细胞分裂素可以增加 *TCP14* 表达，从而促进细胞分裂素反应^[53]。*TCP14* 会抑制对 JA 的反应，从而调节免疫反应^[54]。表明 ABA、GA、细胞分裂素可通过与 *TCP14* 的相互作用间接调控 SGAs 的生物合成（图 5）。这些激素与 *TCP14* 的相互作用，共同调节 SGAs 的生物合成过程，在其他茄属植物中可能存在相似的调节方式。未来可进一步探索其他茄属植物中激素与 *TCP14* 间的交互作用机制，特别是 JA、GA 与 *TCP14* 之间的关系。此外，还可以通过基因编辑等手段，定向调控这些关键转录因子和激素途径，以改变 SGAs 含量，从而为茄属植物育种提供新思路与技术工具，也将有助于进一步阐明 SGAs 在茄属植物防御和生长中的功能。



注：实线已被证实，虚线需要试验验证。

Note: The solid line has been confirmed, the dashed line requires experimental validation.

图 5 *TCP14* 调控 SGAs 生物合成

Figure 5 *TCP14* regulate SGAs biosynthetic

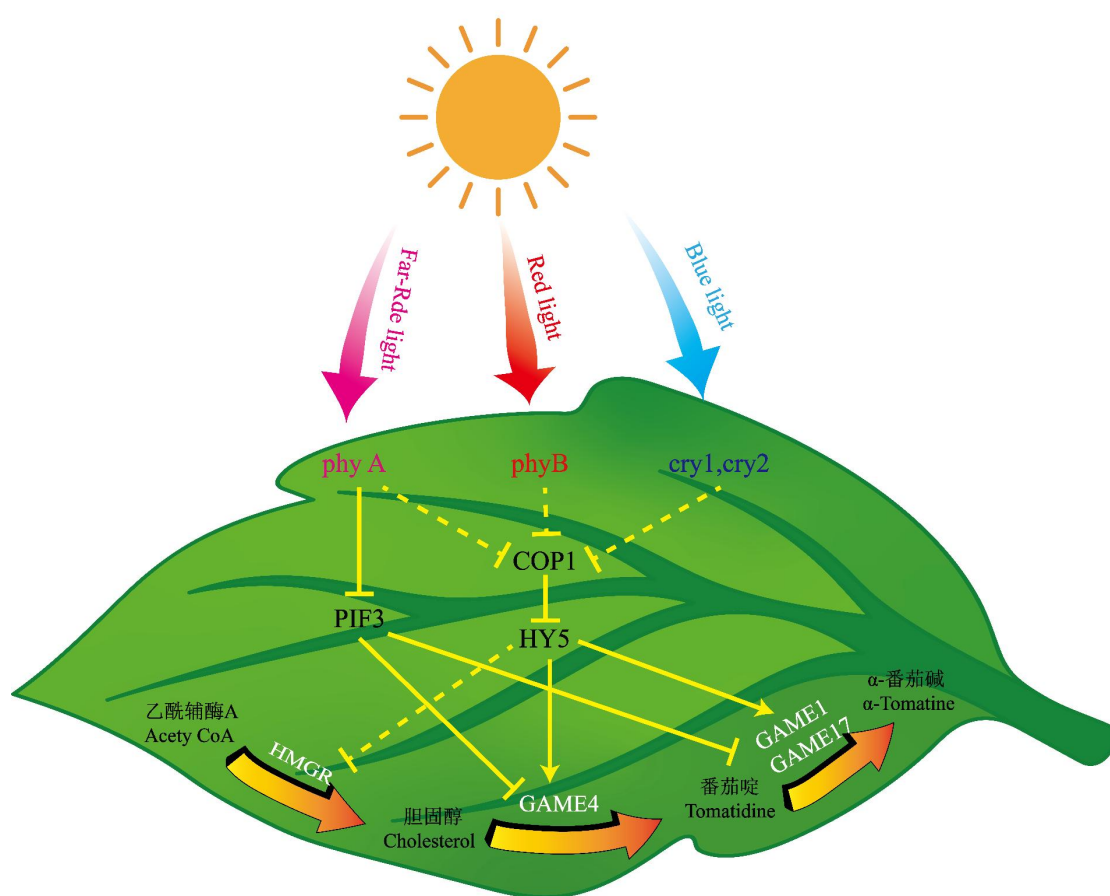
4 光信号对茄属植物 SGAs 生物合成的影响

SGAs 生物合成受环境因素和自身基因的影响和调控，其自身基因表达量的高低决定了植物体内 SGAs 的本底含量；而光照、温度、发霉、腐烂、机械损伤等环境因素均会引起 SGAs 含量在本底水平上的变化，其中光信号对 SGAs 含量的调控最为明显。

4.1 光信号传导调控番茄 SGAs 生物合成

转录因子 *HY5* (elongated hypocotyl 5)、*PIF3* (phytochrome-interacting factor 3) 通过光信号传导控制番茄 SGAs 生物合成。*HY5* 是植物光形态建成的正调控因子，促进光形态发生，是多种激素信号传导的汇聚点。*HY5* 是 *phyA-105* 的结构性光形态发生蛋白 (*COP1/SPA*) 复合物的关键靶标^[55]，*PHYB* 结合 *SPA* 会抑制 *COP1* 的活性^[56]。在光照后会抑制 *MVA* 途径中 *HMGR* 的活性^[57]，当 *SIHY5* 沉默时，*GAME* 基因转录水平下降，表明 *HY5* 是 SGAs 生物合成的正调节因子，而光敏色素互作因子 *PIF3* 是暗形态发生所需的 *bHLH* 转录因子，*PIF3*

与靶基因结合并促进暗形态发生, *SIPIF3* 沉默增加了 SGAs 的含量^[58]。HY5 通过结合 SGAs 生物合成基因 *GAME1*、*GAME4* 和 *GAME17* 的启动子并激活转录来调节它们, 然而, PIF3 抑制这些基因^[59](图 6)。光诱导的 PIF3 磷酸化是其在光下降解的先决条件^[60]。PIF3 与 *GAME* 的 G-box 和其他基因启动子相互作用, 并抑制它们的表达。红光照射后, PHYB 被激活, 从细胞质进入细胞核与 PIF3 结合导致其降解, 从而解除 PIF3 对 *GAME1*、*GAME4*、*GAME17* 基因的抑制^[61]。这些结果不仅为了解茄属植物中 SGAs 的转录调控提供了见解, 而且为确保食用安全提供了理论依据。



注: 黄色实线已被证实, 黄色虚线需要试验验证。

Note: The solid yellow line has been confirmed, the dotted yellow line needs to be verified by test.

图 6 光信号调控番茄 SGAs 生物合成

Figure 6 Light signals regulate SGAs biosynthetic in tomatoes

4.2 光信号传导调控马铃薯 SGAs 生物合成

马铃薯块茎暴露在光下薯皮会变绿, 产生叶绿素, 同时也有 SGAs 积累。马铃薯块茎含有大量储存淀粉的淀粉体, 暴露在光线下, 外围细胞层中的淀粉体发育成叶绿体, 叶绿体能够通过光系统及其相关蛋白进行光合作用^[62]。在远红光和黑暗条件下 SGAs 没有显著增加, 白光、蓝光和红光可诱导叶绿素、类胡萝卜素、 α -茄碱和 α -卡茄碱的积累, 叶绿素生物合成

关键基因 (*HEMA1*、*GSA*、*CHLH* 和 *GUN4*) 和 SGAs 生物合成基因 (*HMGI*、*SQS*、*CAS1*、*SSR2*、*SGT1* 和 *SGT2*) 在白光、蓝光和红光下被激活, 黑暗和远红光条件下无变化^[63-64], 表明隐花色素 (CRY, cryptochrome) 和光敏色素 (PHY, phytochrome) 对 SGAs 的合成有调节作用。通过马铃薯转录组数据的共表达网络分析确定转录因子 MYB113 是 SGAs 生物合成的潜在正调节因子^[65]。白光照射后马铃薯块茎变绿, *StMYB113* 通过与 *CAS*、*GAME11*、*HMGR*、*SGT3* 和 *SSR2* 基因的启动子结合并激活其转录来调节 SGAs 的生物合成 (图 7)。远红光可减弱白光诱导的叶绿素和配糖生物碱积累以及相关基因表达, 在沉默 α -茄碱合成酶关键基因 *SGT1* 后, 光照对其合成没有造成影响, 由此可以推断光照调节 SGAs 合成是在茄碱加工之前的途径^[66]。在之前报道的 *PDS3* 突变体 (叶绿素生物合成缺陷) 中, 异戊烯基焦磷酸异构酶 (*IPI*, isopentenyl diphosphate isomerase) 和牻牛儿基牻牛儿基焦磷酸合成酶 (*GGPS*, geranylgeranyl diphosphate synthase) 的表达减少会损害 MVA 代谢途径, 从而减少胆固醇的产生, 而胆固醇是 SGAs 生物合成的前体, 间接影响 SGAs 的生物合成^[67]。研究表明叶绿素含量与植物中配糖生物碱的水平无关^[68], 但有研究发现叶绿素、类胡萝卜素和 SGAs 的生物合成途径有一个共同中间体异戊烯基焦磷酸 (IPP, isopentenyl pyrophosphate)^[3], SGAs 生物合成所需的 IPP 是通过 MVA 途径在细胞质中合成的, 而类胡萝卜素和叶绿素生物合成所需的 IPP 分别是通过甲基赤藓醇 4-磷酸途径 (MEP, methylerythritol 4-phosphate pathway) 和叶绿素生物合成途径在叶绿体中合成的, 这可能是马铃薯块茎在光照后变绿 SGAs 含量升高的一个原因。研究发现不同光质会影响马铃薯块茎 SGAs 积累, 其中红光条件下 SGAs 积累最多, 其次是蓝光、橙光、绿光和黄光, 而紫光条件下 SGAs 不积累, 由此推测红光是 SGAs 积累的信号分子, 其信号分子激活了红光受体 (PHYB)^[69]。在休眠块茎中 SGAs 的积累对光源变化敏感, 在白光条件下块茎中 SGAs 积累最高, 而黄光可使发芽块茎中 SGAs 积累减少。除光质对 SGAs 的影响外, 光照时间和光照强度也会影响块茎中 SGAs 的积累, 长时间光照会使 α -卡茄碱转变为 α -茄碱; 光合有效辐射 $\leq 500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 块茎 SGAs 积累随光合有效辐射的增大而增加, 光合有效辐射 $\geq 750 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 随着光合有效辐射的增大, SGAs 积累降低, 当光合有效辐射为 $1500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, SGAs 积累降低最为明显^[70]。尽管很明显光强度和光持续时间影响配糖生物碱的生物合成, 但观察到的反应差异背后的确切机制尚不清楚。

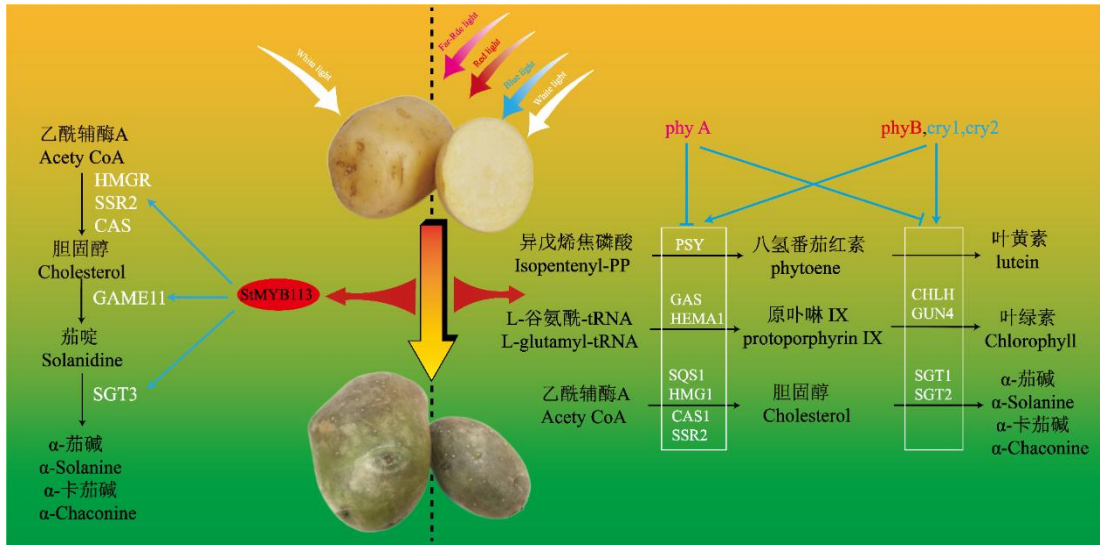


图 7 光信号调控马铃薯 SGAs 生物合成

Figure 7 Light signals regulate SGAs biosynthetic in potatoes

4. 3 光信号传导调控调节茄子 SGAs 生物合成

叶绿素和类胡萝卜素生物合成依赖于光信号传导，叶绿素和类胡萝卜素的积累影响 SGAs 生物合成。光信号在叶绿素和类胡萝卜合成中发挥重要作用，光信号诱导 PIF1、HY5 和 PIF1 等转录因子调控叶绿素生物合成途径中光依赖的原叶绿素酸酯氧化还原酶 (*POR*, *protoporphyrin IX oxidoreductase*) 基因和类胡萝卜合成途径中八氢番茄红素合成酶 (*PSY*, *phytoene synthase*) 基因的表达，调控叶绿素和类胡萝卜素的生物合成^[72--74]。镁离子螯合酶 (magnesium chelatase) 是 ATP 依赖的异源聚合酶，是叶绿素合成过程中的关键酶，该酶由三个亚基组成：镁离子螯合酶 I 亚基 (CHLI, magnesium chelatase subunit I)、镁离子螯合酶 D 亚基 (CHLD, magnesium chelatase subunit D) 和镁离子螯合酶 H 亚基 (CHLH, magnesium chelatase subunit H)。八氢番茄红素去饱和酶 (PDS, phytoene desaturase) 是类胡萝卜素合成途径中的限速酶，催化形成类胡萝卜素的前体。利用病毒诱导的基因沉默 (VIGS, virus-induced gene silencing) 技术阻断类胡萝卜素生物合成 (PDS) 和叶绿素生物合成 (CHLI 和 CHLH) 酶，成功抑制了茄子叶片中类胡萝卜素和叶绿素的生物合成，通过沉默 *PDS* (澳洲茄碱减少 53%; 澳洲茄边碱减少 33%) 和 *CHLI* (澳洲茄碱减少 59%; 澳洲茄边碱减少 46%) 基因，茄子叶片中澳洲茄碱和澳洲茄边碱含量显著降低，而沉默 *CHLH* 基因澳洲茄碱和澳洲茄边碱含量略有下降 (5%-15%)。 *GAME1*、*GAME2*、*GAME6*、*GAME7*、*GAME11* 和 *GAME12* 基因的转录水平与对照组相比，*PDS* 沉默的植物中 *GAME* 基因的转录水平降低了约 50%-86%，在 *CHLH* 沉默的植物中降低了约 32%-81%，在 *CHLI* 沉默的植物中降低了约 47%-77%。这些结果表明叶绿素和胡萝卜素的积累会影响 SGAs 的积累^[71]。

综上光信号传导和光合色素合成酶对番茄、马铃薯和茄子 SGAs 生物合成调控的研究,发现茄属植物 SGAs 生物合成受光敏色素 (PHYB) 和隐花色素 (CRY) 调节,在红光和蓝光照射下茄属植物中叶绿素 (*HEMA1*、*GSA*、*CHLI*、*GUN4* 和 *CHLH*)、类胡萝卜素 (*PSD*、*PSY*) 和 SGAs (*HMGR*、*SQS*、*CAS*、*SSR2*、*GAME1*、*GAME2*、*GAME6*、*GAME6*、*GAME7*、*GAME11*、*GAME12* 和 *GAME17*) 生物合成基因表达量增加,光合色素合成基因 *CHLI*、*CHLH* 和 *PSD* 与 SGAs 生物合成基因 *GAME1*、*GAME2*、*GAME6*、*GAME7*、*GAME11* 和 *GAME12* 共表达。转录因子调节植物中多种生理活动,包括光信号、次生代谢物的生物合成。光感受器下游有两个主要的光信号分支, COP1-HY5 和 PIEs 途径,汇聚了光和激素信号,在被红光激活后,PHYB 从细胞质转移到细胞核中,结合转录因子 PIF3 导致其降解,从而解除 PIF3 对 *GAME1*、*GAME4*、*GAME17* 基因的抑制; PHYB 会抑制 COP1 (Constitutively Photomorphogenic 1) 的活性,从而激活转录因子 HY5 的活性,促进 SGAs 生物合成。光诱导转录因子 MYB113, *StMYB113* 与 *CAS*、*GAME11*、*HMGR*、*SGT3* 和 *SSR2* 基因的启动子结合并激活其转录来调节 SGAs 的生物合成。目前主要研究光信号传导对 SGAs 生物合成基因的调控,也有研究发现 SGAs 生物合成受到多种植物激素的调节,但植物激素与光信号相互作用对 SGAs 生物合成的调控机制的研究还不深入。植物激素调节 SGAs 生物合成和光信号控制 SGAs 生物合成之间是否存在协同机制,外源植物激素和内源植物激素对于 SGAs 生物合成的调控机制是否一致等问题值得深入研究。此外,其他环境因素对茄属植物 SGAs 生物合成的调控机制知之甚少,通过全方位多层次的研究,探索环境因素调控 SGAs 生物合成,对保障茄属植物经济器官在贮藏和销售期间 SGAs 含量的可控提供理论依据。

参考文献:

- [1] Roddick J G. Steroidal glycoalkaloids: nature and consequences of bioactivity. *Advances in Experimental Medicine and Biology*, 1996, 404: 277-295
- [2] Friedman M. Potato Glycoalkaloids and Metabolites: Roles in the plant and in the diet. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2006, 54 (23): 8655-8681
- [3] Zhao D K, Zhao Y, Chen S Y, Kennelly E J. *Solanum* steroidal glycoalkaloids: structural diversity, biological activities, and biosynthesis. *Natural Product Reports*, 2021, 38 (8): 1423-1444
- [4] Friedman M, Lee K R, Kim H J, Lee I S, Kozukue N. Anticarcinogenic effects of glycoalkaloids from potatoes against human cervical, liver, lymphoma, and stomach cancer cells. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2005, 53 (15): 6162-6169
- [5] Milner S E, Brunton N P, Jones P W, O'Brien N M, Collins S G, Maguire A R. Bioactivities of glycoalkaloids and their aglycones from *Solanum* species. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2011, 59 (8): 3454-3484
- [6] Delbrouck J A, Desgagné M, Comeau C, Bouarab K, Malouin F, Boudreault P L. The Therapeutic value of *Solanum* steroidal (Glyco)alkaloids: A 10-Year Comprehensive Review. *Molecules*, 2023, 28 (13): 4957
- [7] Nahar N, Westerberg E, Arif U, Huchelmann A, Olarte Guasca A, Beste L, Dalman K, Dutta PC, Jonsson L, Sitbon F. Transcript profiling of two potato cultivars during glycoalkaloid-inducing treatments shows differential expression of genes in sterol and glycoalkaloid metabolism. *Scientific Reports*, 2017, 7: 43268
- [8] Shakya R, Navarre D A. LC-MS analysis of solanidane glycoalkaloid diversity among tubers of four wild potato species and three cultivars (*Solanum tuberosum*). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2008, 56: 6949-6958
- [9] Cárdenas P D, Sonawane P D, Heinig U, Bocobza S E, Burdman S, Aharoni A. The bitter side of the nightshades: Genomics drives discovery in *Solanaceae* steroidal alkaloid metabolism. *Phytochemistry*, 2015, 113: 24-32
- [10] Song F, Li C, Zhang N, He X, Yang H, Yan Z, Tian H, Huang K. *Alkalihalobacillus clausii* PA21 transcriptome profiling and functional analysis revealed the metabolic pathway involved in glycoalkaloids degradation. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2023, 242: 124682
- [11] Simon R, Xie C H, Clausen A, Jansky S H, Halterman D A, Conner T, Knapp S, Brundage J, Symon D, Spooner D. Wild and cultivated potato (*Solanum Sect. Petota*) escaped and persistent outside of its natural range. *Invasive Plant Science and Management*, 2010, 3(3): 286-293
- [12] Moco S, Capanoglu E, Tikunov Y, Bino R J, Boyacioglu D, Hall R D, Vervoort J, De Vos R C. Tissue specialization at the metabolite level is perceived during the development of tomato fruit. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58 (15): 4131-4146
- [13] Yamanaka T, Vincken J P, Zuilhof H, Legger A, Takada N, Gruppen H. C22 Isomerization in α -tomatine-to-esculeoside a conversion during tomato ripening is driven by c27 hydroxylation of triterpenoidal skeleton. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2009, 57 (9): 3786-3791
- [14] Fujiwara Y, Takaki A, Uehara Y, Ikeda T, Okawa M, Yamauchi K, Ono M, Yoshimitsu H, Nohara T. Tomato steroidal alkaloid glycosides, esculeosides A and B, from ripe fruits. *Tetrahedron*, 2004, 60 (22): 4915-4920
- [15] Sonawane P D, Heinig U, Panda S, Gilboa N S, Yona M, Kumar S P, Alkan N, Unger T, Bocobza S, Pliner M, Malitsky S, Tkachev M, Meir S, Rogachev I, Aharoni A. Short-chain dehydrogenase/reductase governs steroidal specialized metabolites structural diversity and toxicity in the genus *Solanum*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115 (23): 5419-5428
- [16] Zhao Y, Gao W K, Wang X D, Zhang L H, Yu H Y, Wu H H. Phytochemical and pharmacological studies on *Solanum lyratum*: a review. *Natural Products and Bioprospecting*, 2022, 12 (1): 39
- [17] Cheng F, Li X, Wang J Z. A new alkaloid from *Solanum cathayanum*. *Chinese Chemical Letters*, 2008, 19 (1): 68-70.
- [18] Jadhav S J, Salunkhe D K. Formation and control of chlorophyll and glycoalkaloids in tubers of *Solanum tuberosum* L. and evaluation of glycoalkaloid toxicity. *Advances in Food Research*, 1975, 21: 307-354
- [19] Mweetwa A M, Hunter D, Poe R, Harich K C, Ginzberg I, Veilleux R E, Tokuhisa J G. Steroidal glycoalkaloids in *Solanum chacoense*. *Phytochemistry*, 2012, 75 (3): 32-40

- [20] Mill, J G. Distribution of steroidal glycoalkaloids in reciprocal grafts of *Solanum tuberosum* L. and *Lycopersion esculentum* Mill. *Experientia*, 1982, 38: 460-462
- [21] Cordell G A, Quinn-Beattie M L, Farnsworth N R. The potential of alkaloids in drug discovery. *Phytotherapy Research*, 2001, 15 (3): 183-205
- [22] Ohyama K, Okawa A, Moriuchi Y, Fujimoto Y. Biosynthesis of steroidal alkaloids in solanaceae plants: Involvement of an aldehyde intermediate during C-26 amination. *Phytochemistry*, 2013, 89: 26-31
- [23] Akiyama R, Umemoto N, Mizutani M. Recent advances in steroidal glycoalkaloid biosynthesis in the genus *Solanum*. *Plant Biotechnol (Tokyo)*, 2023, 40 (3): 185-191
- [24] Sawai S, Ohyama K, Yasumoto S, Seki H, Sakuma T, Yamamoto T, Takebayashi Y, Kojima M, Sakakibara H, Aoki T, Muranaka T, Saito K, Umemoto N. Sterol side chain reductase 2 is a key enzyme in the biosynthesis of cholesterol, the common precursor of toxic steroidal glycoalkaloids in potato. *Plant Cell*, 2014, 26 (9): 3763-3774
- [25] Noguchi T, Fujioka S, Takatsuto S, Tanaka A, Yoshida S, Tax F E, Feldmann K A. The Arabidopsis dwarf1 mutant is defective in the conversion of 24-methylenecholesterol to campesterol in brassinosteroid biosynthesis. *Plant Physiology*, 1999, 119 (3): 897-907
- [26] Sonawane P D, Pollier J, Panda S, Szymanski J, Massalha H, Yona M, Unger T, Malitsky S, Arendt P, Pauwels L, Almekias-Siegl E, Rogachev I, Meir S, Cárdenas P D, Masri A, Petrikov M, Schaller H, Schaffer A A, Kamble A, Giri A P, Goossens A, Aharoni A. Plant cholesterol biosynthetic pathway overlaps with phytosterol metabolism. *Nature Plants*, 2016, 3: 16205
- [27] Nakayasu M, Umemoto N, Ohyama K, Fujimoto Y, Lee H J, Watanabe B, Muranaka T, Saito K, Sugimoto Y, Mizutani M. A dioxygenase catalyzes steroid 16 α -hydroxylation in steroidal glycoalkaloid biosynthesis. *Plant Physiology*, 2017, 175 (1): 120-133
- [28] Boccia M, Kessler D, Seibt W, Grabe V, Rodríguez López C E, Grzech D, Heinicke S, O'Connor S E, Sonawane P D. A scaffold protein manages the biosynthesis of steroidal defense metabolites in plants. *Science*, 2024, 386 (6728): 1366-1372.
- [29] Ohyama K, Okawa A, Fujimoto Y. Biosynthesis of steroidal alkaloids in Solanaceae plants: Incorporation of 3 β -hydroxycholest-5-en-26-al into tomatine with tomato seedlings. *Bioorganic & Medicinal Chemistry*, 2014, 24 (15): 3556-3558
- [30] Lee H J, Nakayasu M, Akiyama R, Kobayashi M, Miyachi H, Sugimoto Y, Umemoto N, Saito K, Muranaka T, Mizutani M. Identification of a 3 β -hydroxysteroid dehydrogenase/3-ketosteroid reductase involved in α -tomatine biosynthesis in tomato. *Plant and Cell Physiology*, 2019, 60 (6): 1304-1315
- [31] Akiyama R, Lee H J, Nakayasu M, Osakabe K, Osakabe Y, Umemoto N, Saito K, Muranaka T, Sugimoto Y, Mizutani M. Characterization of steroid 5 α -reductase involved in α -tomatine biosynthesis in tomatoes. *Plant Biotechnology*, 2019, 36 (4): 253-263
- [32] McCue K F, Allen P V, Shepherd L V, Blake A, Maccree M M, Rockhold D R, Novy R G, Stewart D, Davies H V, Belknap W R. Potato glycoesterol rhamnosyltransferase, the terminal step in triose side-chain biosynthesis. *Phytochemistry*. 2007, 68 (3): 327-334
- [33] Enjuto M, Balcells L, Campos N, Caelles C, Arró M, Boronat A. *Arabidopsis thaliana* contains two differentially expressed 3-hydroxy-3-methylglutaryl-CoA reductase genes, which encode microsomal forms of the enzyme. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1994, 91 (3): 927-931
- [34] Suzuki M, Kamide Y, Nagata N, Seki H, Ohyama K, Kato H, Masuda K, Sato S, Kato T, Tabata S, Yoshida S, Muranaka T. Loss of function of 3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme A reductase I (HMG1) in Arabidopsis leads to dwarfing, early senescence and male sterility, and reduced sterol levels. *Plant Journal*, 2004, 37 (5): 750-761
- [35] Schaller H, Grausem B, Benveniste P, Chye M L, Tan C T, Song Y H, Chua N H. Expression of the Hevea brasiliensis (H.B.K.) Mull. Arg. 3-Hydroxy-3-methylglutaryl-coenzyme a reductase I in tobacco results in sterol overproduction. *Plant Physiology*, 1995, 109 (3): 761-770
- [36] Choi D, Ward B L, Bostock R M. Differential induction and suppression of potato 3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme A reductase genes in response to Phytophthora infestans and to its elicitor arachidonic acid. *Plant Cell*, 1992, 4 (10): 1333-1344
- [37] Bach T J. Some new aspects of isoprenoid biosynthesis in plants--a review. *Lipids*, 1995, 30 (3): 191-202
- [38] Ginzberg I, Thippeswamy M, Fogelman E, Demirel U, Mweetwa A M, Tokuhisa J, Veilleux R E. Induction of potato steroidal glycoalkaloid biosynthetic pathway by overexpression of cDNA encoding primary metabolism HMG-CoA reductase and squalene

- synthase. *Planta*, 2012, 235 (6): 1341-1353
- [39] Itkin M, Heinig U, Tzfadia O, Bhide A J, Shinde B, Cardenas P D, Bocobza S E, Unger T, Malitsky S, Finkers R, Tikunov Y, Bovy A, Chikate Y, Singh P, Rogachev I, Beekwilder J, Giri A P, Aharoni A. Biosynthesis of anti-nutritional alkaloids in solanaceous crops is mediated by clustered genes. *Science*, 2013, 341(6142): 175-179
- [40] Barchi L, Pietrella M, Venturini L, Minio A, Toppino L, Acquadro A, Andolfo G, Aprea G, Avanzato C, Bassolino L, Comino C, Molin A D, Ferrarini A, Maor L C, Portis E, Reyes-Chin-Wo S, Rinaldi R, Sala T, Scaglione D, Sonawane P, Tononi P, Almekias-Siegl E, Zago E, Ercolano M R, Aharoni A, Delledonne M, Giuliano G, Lanteri S, Rotino G L. A chromosome-anchored eggplant genome sequence reveals key events in *Solanaceae* evolution. *Scientific Reports*, 2019, 9 (1): 11769
- [41] Sinden S L, Sanford L L, Osman S F. Glycoalkaloids and resistance to the Colorado potato beetle in *Solanum chacoense* Bitter. *American Journal of Potato Research*, 1980, 57 (7): 331-343
- [42] Sun L, Hou W, Zhang J, Dang Y, Yang Q, Zhao X, Ma Y, Tang Q. Plant metabolites drive different responses in caterpillars of two closely related *Helicoverpa* species. *Frontiers in Physiology*, 2021, 12: 662978
- [43] Weissenberg M, Levy A, Svoboda J A, Ishaaya I. The effect of some *Solanum* steroidal alkaloids and glycoalkaloids on larvae of the red flour beetle, *Tribolium castaneum*, and the tobacco hornworm, *Manduca sexta*. *Phytochemistry*. 1998, 47 (2): 203-209
- [44] Sonawane P D, Jozwiak A, Panda S, Aharoni A. 'Hijacking' core metabolism: a new panache for the evolution of steroidal glycoalkaloids structural diversity. *Current Opinion in Plant Biology*, 2020, 55: 118-128
- [45] Nakayasu M, Akiyama R, Kobayashi M, Lee H J, Kawasaki T, Watanabe B, Urakawa S, Kato J, Sugimoto Y, Iijima Y, Saito K, Muranaka T, Umemoto N, Mizutani M. Identification of α -tomatine 23-hydroxylase involved in the detoxification of a bitter glycoalkaloid. *Plant and Cell Physiology*, 2020, 61 (1): 21-28
- [46] Cárdenas P D, Sonawane P D, Heinig U, Jozwiak A, Panda S, Abebie B, Kazachkova Y, Pliner M, Unger T, Wolf D, Ofner I, Vilaprinyo E, Meir S, Davydov O, Gal-On A, Burdman S, Giri A, Zamir D, Scherf T, Szymanski J, Rogachev I, Aharoni A. Pathways to defense metabolites and evading fruit bitterness in genus *Solanum* evolved through 2-oxoglutarate-dependent dioxygenases. *Nature Communications*, 2019, 10 (1): 5169
- [47] Cárdenas P D, Sonawane P D, Pollier J, Vanden Bossche R, Dewangan V, Weithorn E, Tal L, Meir S, Rogachev I, Malitsky S, Giri A P, Goossens A, Burdman S, Aharoni A. GAME9 regulates the biosynthesis of steroidal alkaloids and upstream isoprenoids in the plant mevalonate pathway. *Nature Communications*, 2016, 7: 10654
- [48] Yu G, Li C, Zhang L, Zhu G, Munir S, Shi C, Zhang H, Ai G, Gao S, Zhang Y, Yang C, Zhang J, Li H, Ye Z. An allelic variant of GAME9 determines its binding capacity with the GAME17 promoter in the regulation of steroidal glycoalkaloid biosynthesis in tomato. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71 (9): 2527-2536
- [49] Wang Z, Guhling O, Yao R, Li F, Yeats T H, Rose J K, Jetter R. Two oxidosqualene cyclases responsible for biosynthesis of tomato fruit cuticular triterpenoids. *Plant Physiology*, 2011, 155 (1): 540-552
- [50] Shoji T, Yuan L. ERF Gene Clusters: Working together to regulate metabolism. *Trends Plant Science*, 2021, 26 (1): 23-32
- [51] Abdelkareem A, Thagun C, Nakayasu M, Mizutani M, Hashimoto T, Shoji T. Jasmonate-induced biosynthesis of steroidal glycoalkaloids depends on COI1 proteins in tomato. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2017, 489 (2): 206-210
- [52] Shen D D, Hua Y P, Huang J Y, Yu S T, Wu T B, Zhang Y, Chen H L, Yue C P. Multiomic analysis reveals core regulatory mechanisms underlying steroidal glycoalkaloid metabolism in potato tubers. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2022, 70 (1): 415-426
- [53] Lucero L E, Uberti-Manassero N G, Arce A L, Colombatti F, Alemanno S G, Gonzalez D H. TCP15 modulates cytokinin and auxin responses during gynoecium development in *Arabidopsis*. *Plant Journal*, 2015, 84 (2): 267-282
- [54] Lopez J A, Sun Y, Blair P B, Mukhtar M S. TCP three-way handshake: linking developmental processes with plant immunity. *Trends in Plant Science*, 2015, 20 (4): 238-245
- [55] Osterlund M T, Hardtke C S, Wei N, Deng X W. Targeted destabilization of HY5 during light-regulated development of *Arabidopsis*. *Nature*, 2000, 405: 462-466

- [56] Sheerin D J, Menon C, zur Oven-Krockhaus S, Enderle B, Zhu L, Johnen P, Schleifenbaum F, Stierhof Y D, Huq E, Hiltbrunner A. Light-activated phytochrome A and B interact with members of the SPA family to promote photomorphogenesis in Arabidopsis by reorganizing the COP1/SPA complex. *Plant Cell*, 2015, 27 (1): 189-201
- [57] Rodríguez-Concepción M, Forés O, Martínez-García J F, González V, Phillips M A, Ferrer A, Boronat A. Distinct light-mediated pathways regulate the biosynthesis and exchange of isoprenoid precursors during Arabidopsis seedling development. *Plant Cell*, 2004, 16 (1): 144-156
- [58] Leivar P, Monte E, Al-Sady B, Carle C, Storer A, Alonso J M, Ecker J R, Quail P H. The Arabidopsis phytochrome-interacting factor PIF7, together with PIF3 and PIF4, regulates responses to prolonged red light by modulating phyB levels. *Plant Cell*, 2008, 20 (2): 337-352
- [59] Wang C C, Meng L H, Gao Y, Grierson D, Fu D Q. Manipulation of light signal transduction factors as a means of modifying steroidal glycoalkaloids accumulation in tomato leaves. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 437
- [60] Al-Sady B, Ni W, Kircher S, Schäfer E, Quail P H. Photoactivated phytochrome induces rapid PIF3 phosphorylation prior to proteasome-mediated degradation. *Molecular Cell*, 2006, 23 (3): 439-446
- [61] Martínez-García J F, Huq E, Quail P H. Direct targeting of light signals to a promoter element-bound transcription factor. *Science*, 2000, 288 (5467): 859-863
- [62] Muraja-Fras J, Krsnik-Rasol M, Wrischer M. Plastid transformation in greening potato-tuber tissue. *Journal of Plant Physiology*, 1994, 144: 58-63
- [63] Percival G. Light-induced glycoalkaloid accumulation of potato tubers (*Solanum tuberosum* L.). *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 1999, 79 (10): 1305-1310
- [64] Okamoto H, Ducreux L J M, Allwood J W, Hedley P E, Wright A, Gururajan V, Terry M J, Taylor M A. Light regulation of chlorophyll and glycoalkaloid biosynthesis during tuber greening of potato *S. tuberosum*. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 753
- [65] Liu S X, Cheng Y X, Zhao X J, Wang E S, Liu T T, Zhang H L, Liu T F, Botao S. The transcription factor StMYB113 regulates light-induced greening by modulating steroidal glycoalkaloid biosynthesis in potatoes (*Solanum tuberosum* L.). *Horticulture Advances*, 2024, 2 (1): 7
- [66] Shepherd L V, Hackett C A, Alexander C J, McNicol J W, Sungurtas J A, McRae D, McCue K F, Belknap W R, Davies H V. Impact of light-exposure on the metabolite balance of transgenic potato tubers with modified glycoalkaloid biosynthesis. *Food chemistry*, 2016, 200: 263-273
- [67] Fairchild C D, Quail P H. The phytochromes: photosensory perception and signal transduction. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 1998, 51: 85-92
- [68] Edwards E J, Saint R E, Cobb A H. Is there a link between greening and light-enhanced glycoalkaloid accumulation in potato (*Solanum tuberosum* L) tubers?. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 1998, 76 (3): 327-333
- [69] Zhang X, Jiang H, Liu W, Wang Y, Zeng F K. Effect of Red Light on the Expression of the Phytochrome gene family and the accumulation of glycoside alkaloids in potatoes. *Foods*, 2023, 12 (23): 4194
- [70] Tanius S, Eyles A, Tegg R, Wilson C. Potato tuber greening: a review of predisposing factors, management and future challenges. *American Journal of Potato Research*, 2018, 95: 248-257
- [71] Wang C C, Sulli M, Fu D Q. The role of phytochromes in regulating biosynthesis of sterol glycoalkaloid in eggplant leaves. *Plos One*, 2017, 12 (12): 0189481
- [72] Yuan M, Zhao Y Q, Zhang Z W, Chen Y E, Ding C B, Yuan S. Light regulates transcription of chlorophyll biosynthetic genes during chloroplast biogenesis. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2017, 36 (1), 35-54
- [73] Stanley L, Yuan YW. Transcriptional regulation of carotenoid biosynthesis in plants: so many regulators, so little consensus. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 1017
- [74] Quián-Ulloa R, Stange C. Carotenoid biosynthesis and plastid development in plants: the role of light. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22 (3): 1184