植物学通报 2006, **23** (4): 321~333
Chinese Bulletin of Botany

· 综 述 ·

花色变异的分子基础与进化模式研究进展

黄金霞[1] 王亮生[2] 李晓梅[1] 鲁迎青[1*]

(1 中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室 北京 100093)

(2 中国科学院植物研究所植物园 北京 100093)

摘要 近年来国际上风行的生态学与进化生物学的学科整合已成为生物学发展的一个趋势。寻找适合的生物学系统来进行从表型到基因型的综合研究是推动这一整合向纵深发展的一项必要的和带探索性的工作。被子植物花色的形成机理和有关代谢途径上的结构和调控基因在若干模式植物中已有相当了解, 使花色成为适合生态与进化生物学研究的一个首选性状, 为进一步了解野生种中花色的形成机制奠定了基础。本文着重介绍旋花科(Convolvulaceae)番薯属(*Ipomoea*)花青素代谢途径的分子遗传学、生物化学和生态学工作, 试图从多学科的角度提供有关花色自然变异的知识背景, 并指出未解决的生物学问题和预期今后可能出现的发展。

关键词 代谢途径, 番薯属, 花青素, 进化基因组学

Advances in Molecular Basis and Evolution of Floral Color Variation

Jinxia Huang[1], Liangsheng Wang [2], Xiaomei Li[1], Yingqing Lu[1*]

(1 *State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100093)

(2 *Botanical Garden, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100093)

Abstract A prevalent trend in recent biological developments is the integration between ecology and evolutionary biology. To further investigate the integration, exploratory studies are needed for linking phenome to genome with suitable biological systems. Biochemistry of floral pigmentation and genetics of the anthocyanin pathway, including regulatory and structural genes in several model angiosperms, have made floral color a preferred trait for ecological and evolutionary research, which may lead to further understanding of how floral color varies among wild species. Our review focuses on the genetic, biochemical and ecological aspects of the anthocyanin pathway in *Ipomoea* (Convolvulaceae), to provide some background information on the natural variation of floral color from multi-disciplinary angles. We also discussed unsolved issues and possible future developments.

Key words metabolic pathway, *Ipomoea*, anthocyanins, evolutionary genomics

花色这一性状曾是孟德尔1865年发现经典遗传规律的初始点之一。140年后的今天, 从遗传学蜕变而出的基因组学从内涵到外延都在迅速发展。我们对花色的形成机理及物质基础已有相当程度的认识(Harborne, 1967; Holton and Cornish, 1995; Mol et al., 1998; Springob et

收稿日期: 2005-12-05; **接受日期**: 2006-04-06
基金项目: **国家自然科学基金** (30440029, 30121003)**和中国博士后科学基金**(2004036312)
* **通讯作者** Author for correspondence. E-mail: yqlu@ibcas.ac.cn

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t25-231

al., 2003; 赵昶灵等, 2005), 这些认识在农业和园艺上的应用也达到了空前的地步(Suzuki et al., 2000; Schijlen et al., 2004)。尽管如此, 花色表型到基因型之间的诸多环节至今仍然是扑朔迷离。比如, 我们不知道为什么豌豆的白色相对于紫色为隐性(Hrazdina and Weeden, 1986)。我们也不明白为什么自然界中多数植物的花色为单一的, 但有些物种的花色具多态现象。也许回答这类问题的时间已近在咫尺, 也许还要再等待若干年。本综述的目的是给对这些问题感兴趣的读者提供一个适当的插入点, 只有科学家们的共同探索才会缩短解答这些自然界未知问题的时间。

1 决定花色的化学基础

在自然界所见的璀璨花色的本质是花瓣中含有的特定色素。运用薄层层析(TLC)、高效液相色谱(HPLC)、质谱(MS)、紫外及可见光谱(UV-Vis)、核磁共振谱(^{1}H-NMR, ^{13}C-NMR)等植物化学分析手段已发现类黄酮(flavonoids)是大多数花色形成的决定性色素群。其中花青素(anthocyanins)是最重要的类黄酮花色素, 是呈现红、粉、紫、蓝等颜色的主体色素。被子植物如按科划分, 大约88%的科的花颜色改变是花青素决定的(Weiss, 1995)。作为类黄酮代谢途径的一部分, 花青素代谢途径是至今为止研究得最为清楚的途径之一(Brouillard and Dangles, 1993; Holton and Cornish, 1995)。花青素常与其它色素共存。我国国花首选对象——牡丹的花色素就是由包括花青素、黄酮和黄酮醇三大类类黄酮化合物决定的(Wang et al., 2001a, 2001b, 2004)。除类黄酮外, 绿色花(如传统牡丹品种‘豆绿’、马蹄莲的绿色花的苞片)的主体色素是叶绿素(chlorophylls) (Saito, 1991), 而在一些黄色、橙色花(如菊花、百合、蔷薇的黄色花)中广泛分布有类胡萝卜素(carotenoids)(Schmidt-Dannert, 2000), 在商陆、马齿苋、仙人掌等植物的花瓣中主要含有甜菜拉因(betalains)。

花青素的广泛分布使之成为花色研究的重点。花青素在细胞质内合成, 然后被转移到液泡内, 一般以糖苷或酰基化糖苷的形式存在于液泡中(Marrs, 1995)。大多数花色由花青素苷元(anthocyanidins)及其衍生物组成(图1), 花青素苷元在结构上主要分三类: 天竺葵素(pelargonidin, Pg)、矢车菊素(cyanidin, Cy)和飞燕草素(delphinidin, Dp)。其中后二者衍生出芍药花素(peonidin, Pn)、碧冬茄素(petunidin, Pt)和锦葵素(malvidin, Mv)等花青素苷元(表 1)。

花色主要由所含色素的种类及其相对含量、总花青素的积累量、花青素分子结构的修饰(羟基化、甲氧基化、糖苷化和酰基化)和与其它类黄酮分子间相互作用(分子内堆集和分子间堆集)、液泡内 pH 值、表皮细胞的形状和金属离子等因素中的一个或多个因素的共同作用所决定(Mol et al., 1998), 形成植物丰富的花色表型。例如, 随着花青素苷元B环(图1)的羟基化程度增加(由1个-OH增加到3个-OH), 花色向蓝色化方向变化; 而当B环的甲氧基化程度增加时(从没有-OCH_3到有2个-OCH_3), 花色向红色化方向变化; 在图1中3和5的位置上可被分别或同时加上葡萄糖等糖基, 形成花青素苷。花青素苷元 A 环和 C 环的糖苷化会使花色向鲜艳程度稍稍减少的方向变化。当花瓣中花青素苷和黄酮苷共存时, 各种黄酮苷对花色变异有显著的辅助着色效应(copigmentation effect)(Iida and Hoshino, 1994), 并增加花色的稳定性(Goto and Kondo, 1991)。花色容易受液泡 pH 值的影响。如飞燕草素及其衍生物在强酸性(pH<3)、弱酸性或者中性(pH 值为 3~6)、碱性(pH>6)的离体条件下, 分别形成黄锌盐阳离子型(AH^+型)、半缩醛型(B 型)或者中性醌型碱(A 型)、离子化醌型碱(A^-型), 从而呈现红色、无色或者紫色、蓝色的花色变化现象(Marrs et al., 1995)。在鸭跖草、鼠尾草、粉蝶花和绣球花等蓝色花中, 花青素和黄酮等助色

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t25-231

素(copigments)容易和 Mg^{2+}、Fe^{3+}、Al^{3+} 等金属离子形成金属络合物, 从而使花瓣呈现非常稳定的蓝色(Kondo et al.,1992; Honda and Saito, 1998; Kondo et al.,2001)。

在番薯属(*Ipomoea*)植物的花冠中, 花青素可以有诸多衍生物。例如在牵牛(*I. nil*)中, 红色和暗红紫色、蓝色和暗红褐色、蓝紫色和深红色花冠中分别含有天竺葵素、芍药花素和矢车菊素的酰基化衍生物6种, 且它们都是经咖啡酸酰基化的花青素苷(Saito et al.,1994; Honda and Saito,1998; Yoshida et al.,2003)。而细叶番薯(*I. asarifolia*)、圆叶牵牛(*I. purpurea*)的花冠中含有天竺葵素、矢车菊素的酰基化衍生物达8种之多(Saito et al., 1995, 1998; Pale et al., 1998, 2003)。

2 花青素代谢途径

一个物种的花青素代谢途径在遗传上决定了该物种的花色。花青素代谢途径主要包括6个结构酶: 查耳酮合酶(chalcone synthase, CHS), 查耳酮异构酶(chalcone isomerase, CHI), 黄烷酮-3-羟化酶(flavanone-3-hydroxylase, F3H), 二氢黄酮醇还原酶(dihydroflavonol reductase, DFR), 花青素苷元合酶(anthocyanidin synthase, ANS)和尿苷二磷酸-葡萄糖-类黄酮-3-葡糖基转移酶(UDP glucose flavonoid 3-glucosyltransferase, UF3GT)。这些酶基因的结构如图 2 所示。相对于调控基因而言, 它们通常被称为结构基因; 前3个基因为上游基因, 后3个基因为下游基因。上游基因的进化速率要低于下游基因(Rausher et al., 1999)。结构基因(*CHS-D*、*ANS*、*UF3GT*)的碱基置换速率和密码子使用方式在番薯属6种之间的比较显示, 代谢途径上第一个结构基因(*CHS-D*)进化缓慢源于强烈负选择的影响, 结构基因间进化速率的不等是负选择压力随代谢途径递减的结果(Lu and Rausher, 2003)。

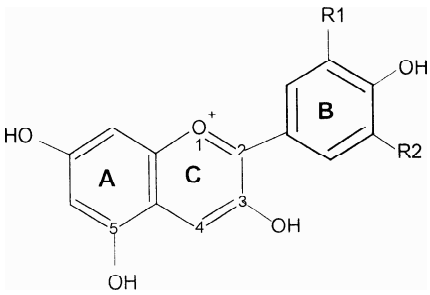


图 1 花青素苷元的基本结构
Fig. 1 Structure of anthocyanidins

表 1 花青素苷元的主要类型
Table 1 The main type of anthocyanidin

花青素苷元(anthocyanidin)	R1	R2
天竺葵素(pelargonidin)(Pg)	H	H
矢车菊素(cyanidin)(Cy)	OH	H
芍药花素(peonidin)(Pn)	OMe	H
飞燕草素(delphinidin)(Dp)	OH	OH
碧冬茄素 (petunidin)(Pt)	OMe	OH
锦葵素 (malvidin)(Mv)	OMe	OMe

花青素代谢途径的第一个关键酶 CHS 催化3分子的丙二酰辅酶A与1分子的香豆酰辅酶A的结合, 生成1分子的查耳酮。*CHS* 属于一个大的基因家族(Koes et al., 1993; Durbin et al., 1995, 2000; Huang et al.. 2004; Yang et al.. 2004), 其中*CHS-D*与花冠颜色有关, *CHS-E*与花冠上脉的着色有关(Durbin et al.,1995; Johzuka-Hisatomi et al., 1999)。CHI使查耳酮异构化, 形成柚皮素(naringenin)。虽然体外实验表明, 在它发生突变的情况下, 异构化仍然可以进行; CHI使查耳酮异构的环化反应更专一(Jez et al., 2000)。F3H 使柚皮素羟基化, 在其C环3的位置上加了一个羟基, 生成二氢黄烷醇 DHK (dihydrokaempferol, 二氢堪非酮) (Turnbull et al., 2004)。DHK 经下游酶的作用最终生成天竺葵素。有些物种的代谢途径上可存在另一个羟化酶F3'H(dihydroflavonol 3'-hydroxylase, 二氢黄酮醇3'-羟化酶), 可使DHK的B环3'位置进一步羟基化, 生成DHQ(dihydroquercetin, 二氢槲皮素)(Brugliera et al.,1999)。DHQ经下游酶的作用产生矢车菊素。在翠雀(*Delphinium*)、龙

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t25-231

胆(*Gentiana*)和瓜叶菊(孟丽和戴思兰, 2005)等植物中还存在 F3’5’H(dihydroflavonol 3’5’-hydroxylase, 二氢黄酮醇3’5’-羟化酶), 它使得DHK的B环上3’和5’位置都发生羟基化生成DHM(dihydromyricetin, 二氢杨梅黄素), 最终导致蓝/紫色飞燕草素的生成(Tanaka et al., 1996)(图 2)。

形成下游途径的第一个酶就是 DFR。它的功能是使二氢黄酮醇(即 DHK、DHQ 和 DHM)还原为无色花青苷元(leucoanthocyanidins) (Forkmann and Ruhnau,1987)。在矮牵牛(*Petunia hybrida*)中, DFR 上一个氨基酸(N134L)的改变可导致其底物特异性的变化(由飞燕草素前体变为天竺葵素前体)(Johnson et al.,2001)。ANS的作用是将无色花青苷元氧化, 产生有颜色的花青苷元(Saito et al.,1999)。花青苷元在糖基转移酶UFGT的作用下加上1个或2个糖基, 生成稳定的花青苷(Federoff et al., 1984)。无独有偶, 花青素代谢途径3个下游酶基因最初都是在玉米中以转座子标签(transposon tagging)的方法分离得到的(Federoff et al., 1984; Martin et al., 1985; Menssen et al., 1990)。

除了结构基因外, 至少还有 3 类调控基因在调节花青素代谢途径的表达, 包括MYB基因家族(Quattrocchio et al., 1998)、基本的螺旋-

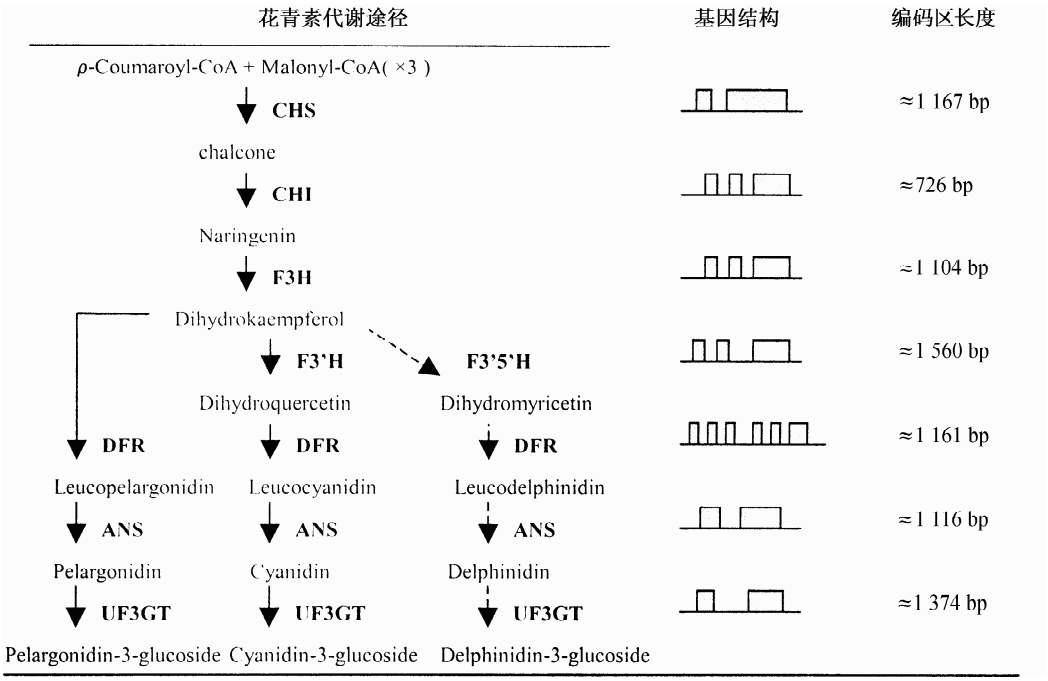


图 2　花青素代谢途径及相关基因的结构

CHS(chalcone synthase, 查耳酮合酶); CHI(chalcone isomerase, 查耳酮异构酶); F3H(flavanone-3-hydroxylase, 黄烷酮-3-羟化酶); DFR(dihydroflavonol reductase, 二氢黄酮醇还原酶); ANS(anthocyanidin synthase, 花青素苷元合酶); UF3GT(UDP glucose flavonoid 3-glucosyltransferase, 尿苷二磷酸-葡萄糖-类黄酮-3-葡糖基转移酶)。其中, 实线箭头表示存在于圆叶牵牛等物种中的代谢途径, 虚线箭头表示存在于龙胆等植物中的飞燕草素合成途径; 灰色矩形盒为外显子, 连接线为内含子, 两者长短并不成比例。

Fig. 2　The structural genes on the anthocyanin pathway

The solid arrows show the pathway existing in species such as *Ipomoea purpurea* while the dotted ones indicate a branch of the pathway found in plants such as *Gentiana*; The grey rectangles are the exons and the connecting lines introns, and they are not drawn to scale.

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t25-231

环 - 螺旋(bHLH)类型转录因子(Ludwig and Wessler, 1990; Spelt et al., 2000)和WD40重复蛋白(de Vetten et al., 1997)。MYB类和bHLH类调控因子的调控目标似乎很广泛,除了类黄酮合成途径(Hartmann et al., 2005),也在调控与之无关的途径(Spelt et al., 2002)。对花青素代谢途径而言, MYB蛋白分为两类: 或单独作用, 或与bHLH蛋白协同作用来激活结构基因; WD40重复蛋白在蛋白质与蛋白质的相互作用中担当重要角色。但这些调控因子如何控制结构基因表达的细节仍不为人知。

与花色研究有关的大量的生物化学和分子遗传学工作是在农作物、园艺品种和经典模式植物上取得突破的,在自然界中有花色自发变异的物种却少有研究涉及。圆叶牵牛是其中的一个得到较多遗传学和生态学研究并且接近野生种的例子。以野生种为对象的研究对探讨代谢途径的进化是至关重要的,因为只有完整保留的基因组及其自然变异才能成为研究自然进化的有效材料。相比之下, 有较多研究积累的其它物种(如玉米、金鱼草和矮牵牛)多已接受育种、杂交的洗礼, 其基因组在来源上已有未知程度的混杂。

虽然有关花色的基础研究工作近来有若干综述, 但在系统总结花青素代谢途径的进化生物学研究方面还未见全貌。近年来对番薯属中自然花色的进化研究已对该领域产生影响而值得关注。

3 研究花色系统进化的模式植物

番薯属是旋花科(Convolvulaceae)最大的属, 包括600~700种, 主要分布在中、南美洲(Austin and Huaman, 1996; Miller et al., 1999)。该属在生境、营养生长、繁殖特征尤其花色等方面具较大种间变化,很适合研究花色表型的进化(Clegg and Durbin, 2000)。Durbin等人以花青素代谢途径中的4个结构基因(*CHS-D*、*CHS-E*、*CHI*和*DFR-B*)做系统分析, 发现具红花和白花的种出现时间晚于具蓝紫花的种(Durbin et al., 2003), 蓝紫色花有可能为该属的原始花色。关于番薯属的生态学研究大多集中在圆叶牵牛上。圆叶牵牛为一年生, 虫媒花, 自交亲和, 花色多样, 常见的有蓝、紫、粉红和白色, 世界性分布, 在中国被认为是入侵植物。它的单花花期短, 一般仅半天; 花蜜腺中主要为蔗糖(Galetto and Bernardello, 2004)。圆叶牵牛的前期生态学研究包括: 花色多态性的保持(Epperson and Clegg, 1987; Fry and Rausher, 1997), 对病原体的抗性和耐性(Iwao and Rausher, 1997), 配殖系统的进化(Schoen and Clegg, 1985; Fehr and Rausher, 2004), 种子大小的进化(Mojonnier, 1998), 以及数量性状的遗传(Simma and Triplett, 1996)。在经典遗传上, 圆叶牵牛的花色变异通常遵循简单的孟德尔遗传规律。有4个位点决定牵牛中花色的变异: P位点决定花是粉色还是蓝色; I位点加倍花青素的着色效果; W位点是个调控位点, 决定着色的分布模式和程度; 而A位点上位于前面3个位点, 其隐性纯合子(aa)为白花个体, 还有一个不稳定的等位基因(a*或a^f), 它使白色花瓣带有色部分, 有色部分的颜色与P/p基因型相关。在A和W位点上的等位基因是不完全共显性; P和I位点上的等位基因则分别有完全显性关系(Ennos and Clegg, 1983)。

3.1 花色分子遗传特征

圆叶牵牛的花青素代谢途径在高等植物中颇具代表性(图2)。从花色上看, 圆叶牵牛的野生型花色为蓝紫。在其花青素代谢途径上游, *CHS-D* 编码经典遗传的A位点(Clegg and Durbin, 2000)。若它的表达受到影响, 一般会引起花色素的缺失而使花呈白色。例如, 在*CHS-D*的内含子中插入一个转座子*Tip100* (1个3.9kb的*Ac*/*Ds*-like因子)后形成的a^f突变体具白色花冠; 2个*Tip100*在*CHS-D*内含子中出现反向插入时, 形成的a12突变体开白花(Habu et al.,1998)。 在*CHS-D*的5’端区插入一个

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t25-231

Tip100, 花冠为白色但具色斑(Clegg and Durbin, 2000)。在近缘种牵牛中, *CHS-D*序列中若有转座子*Tpn3*(一个*En*/*Spm*-related 因子)插入, 则该r-1突变体出现白花(Iida et al.,2004)。

花青素代谢途径上游的第 2 个结构基因 *CHI* 在牵牛的基因组中可能只有 1 个拷贝(Clegg and Durbin, 2000)。当 *Tpn2* 插入到CHI基因序列中时, 花瓣的颜色为掺有色点的淡黄色(Hoshino and Iida, 1997)。上游的第 3 个结构基因*F3H*在圆叶牵牛基因组中至少有2个拷贝, 并且都具有表达活性①。花青素代谢途径在F3H后分为2支(图2), 分别形成矢车菊素(蓝色/紫色)和天竺葵素(红色)。在蓝紫花圆叶牵牛个体中, 代谢途径沿着F3H到F3'H到DFR的方向进行, 最终形成矢车菊素。但当一段480 bp的片段插入到F3'H基因中使得该基因不表达时, DFR可以直接结合底物DHK, 最终导致天竺葵素的生成, 使花呈粉红(Zufall and Rausher, 2003)。在牵牛中, *Tip201* 插入到 F3'H 基因的第 3 个外显子中也能造成粉红花的出现(Hoshino et al., 2003)。这些证据支持P位点就是 F3'H 基因的看法。DFR 基因在牵牛中有 3 个位点, 但只有 *DFR-B* 在花冠上大量表达(Inagaki et al., 1994)。在牵牛的 a-3^{flecked} 突变体中, *Tpn*1(一个6.4kb的转座子)插入到*DFR-B*中, 使得花色由蓝紫色变为白色(Inagaki et al., 1994, 1996)。在圆叶牵牛中, DFR 在紫、粉花个体中似乎既能利用F3H的产物DHK也能利用F3'H的产物DHQ(Zufall and Rausher, 2004)。对下游的另外2个基因ANS 和UFGT的了解目前仅限于部分序列(Lu and Rausher, 2003)。

3.2 传粉者介导的选择

花作为生殖器官, 必然是为了完成植物生命的延续。花的形状和颜色的改变可能导致传粉者的改变, 而引起种间产生遗传隔离(Coyne,1992)。近期比较有意思的研究来自沟酸浆属(*Mimulus*)的 2 个物种 *M. lewisii* 和 *M. cardinalis*, 前者开粉红花, 被蜂鸟传粉, 而后者开黄花并被蜂传粉。在两种间进行单个花色位点上的等位基因互换, 就可以产生传粉者互换的效应(Bradshaw and Schemske 2003); 因而至少在理论上, 2个物种的分化可以由少数基因突变决定(Schemske and Bradshaw,1999)。

圆叶牵牛虽然可以自交, 并有约40%的自交率, 但作为虫媒花, 吸引昆虫来传粉仍然是花色最重要的功能。从20世纪80年代开始, Clegg 等人就开始关注圆叶牵牛的花色变异及其配殖系统(mating system), 并发现在多种花色中, 白花易于受到传粉者介导的选择(pollinator-mediated selection)。*CHS-D* 的突变可以形成白花个体(aa), 而调控因子的突变也可以形成白花个体(ww); 在ww个体中, 所有结构基因不表达或者表达极度减弱, 而在aa个体中*CHS-D*下游的结构基因都表达(Tiffin et al., 1998)。在圆叶牵牛的自然群体中, *a* 和 *w* 的基因频率有很大差异: *w* 的频率约为 0.4~0.5(Epperson and Clegg, 1987), 而 *a* 的频率仅为约 0.005 (Coberly and Rausher, 2003)。可能造成这种差异的原因有两个: 一是白花内的色差对传粉者介导的配殖系统有影响; 二是有害突变的多重效应造成除花色以外的其它不利影响(Schoen et al., 1984; Coberly and Rausher, 2003; Fehr and Rausher, 2004)。

在W位点上, 当白花圆叶牵牛ww个体在群体中较少(小于 25%)时, 昆虫传粉者似乎“歧视”白花, 其拜访者少于有色花 WW 和 Ww 植株。按照修饰基因理论(modifier gene theory), 由于牵牛能够自交亲和, 传粉者的“歧视”就造成白花母本植株中自交传粉几率的增加, 理论上这将会引起白花基因频率的增加(Brown and Clegg, 1984; Schoen and Clegg, 1985; Iwao and Rausher, 1997)。实际上, 白花基因的

① **McCaig, B.** (1998). The molecular evolution and expression of anthocyanin multigene families in *Ipomoea purpurea* (common morning glory). PhD dissertation (Riverside, California: University of California, Riverside)

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t25-231

频率并没有在群体中显著增加。当白色花的圆叶牵牛ww个体在群体中达到50%时, 昆虫对它们的拜访者次数变得与带 WW 和 Ww 基因型的有色花植株无差异, 自交率也不增加(Rausher and Fry, 1993; Rausher et al., 1993)。在A位点上, 白花个体aa受到的选择与ww 个体似乎有所不同(Schoen et al., 1984)。我们的初步观察显示不管白花在群体中的比率高低, 北京地区传粉者对白花个体的拜访率似乎均低于有色花(AA、Aa)个体。

4 影响花色变异的分子进化机制

对花色变异的研究为了解分子进化机制提供了窗口。大量的分子生物学证据表明, 代谢途径结构基因的重复/趋异事件, 基因组中存在的大量可移动因子, 以及调控基因的作用, 都可能造成花色变异。有一种观点是, 在较短的地质时间内, 花色进化可能主要是以基因表达漂变的形式(gene expression shifts, <25 million years); 而在大尺度时间内, 基因重复和功能趋异是造成花色变异的主因(gene duplication and functional divergence, >50 million years) (Clegg and Durbin, 2003)。考虑到花色是植物与其传粉者相互作用的媒介, 花色变异的历史可能是由多种性质的进化事件组成。

4.1 基因重复/趋异

在花青素代谢途径的6个结构基因中, 已知 *CHS*、*F3H* 和 *DFR* 是多基因家族。类似于 *CHS* 的基因最早出现在苔类植物中(Huang et al., 2004; Harashima et al., 2004)。很多物种的*CHS*有较高的核苷酸相似性, 构建的*CHS*系统树表明它们可能有共同的起源(Yang et al., 2002; Huang et al., 2004)。*CHS* 在种内常以多拷贝存在。如在圆叶牵牛基因组中至少有6个*CHS*位点(Johzuka-Hisatomi et al., 1999; Durbin et al., 2000), 它们在系统树上分为2支: *CHS-D*、*-E* 为一支, *CHS-A*、*-B*、*-C* 和一个假基因 *CHS-PS* 为另一支(Durbin et al., 2000)。其中只有 *CHS-D*、*CHS-E* 与花色形成有关, 它们的进化速率低于其它家族成员(Rausher et al., 1999; Yang et al., 2004), 其它位点的功能目前还不清楚 。

在牵牛和圆叶牵牛基因组内均包含3个串联排列的 *DFR* 基因。这些 *DFR* 具有6个外显子和相应的内含子插入位置(Inagaki et al.,1999), 可能有相同起源, 经基因转换(gene conversion)形成。在番薯属中, *DFR-B*在花瓣上表达显著, 在雌雄器官上少有表达(Inagaki et al., 1999; Durbin et al., 2003)。 *DFR-A* 和 *DFR-C* 虽在幼嫩的花芽和茎中有表达, 但功能尚不清楚; 系统树分析结果也表明, *DFR-B*已与其它*DFR*在结构和功能上有明显分化(Inagaki et al., 1999)。

4.2 调控基因的作用

有些物种的适应性进化是来自于调控基因的作用, 如调控发育过程的基因有进化速率加快现象(Purugganan and Wessler, 1994; Barrier et al., 2001)。番薯属中许多物种在花色上的差异也可能与调控基因的变化有关。在来自番薯属3个亚属的9个种中, 8个种的花青素途径结构基因(*CHS-D*、*CHS-E*、*CHI* 与 *DFR-B*)在表达模式上有差异(Durbin et al., 2003)。这些物种或在花檐(floral limb)、或在花筒(floral tube)、或在茎上有色素。例如, 在圆叶牵牛中, *CHS-D*在花檐上强烈表达, 却在花筒中表达很弱, 而 *CHS-E* 的表达与之相反。在白花番薯 *I. alba* 中, 上述4个基因在花檐和花筒中的表达都很弱, 只是在茎上大量表达; 在开红花的蒟蒻 *I. quamoclit* 中, 这4个基因在花檐和花筒中都有强烈表达。在不同物种中的不同表达模式可能是基因调控漂变(shifts of gene regulation)的结果, 包括顺式调控上的变化、反式作用因子的活性变化或在调控基因上游因子的变化等。最近的研究表明, 圆叶牵牛中调控基因 *mybI-1*的进化仍是以负选择机制为主(Chang et al., 2005)。

为了研究花在适应性进化过程中基因表达

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t25-231

模式上的变化, Tiffin 等人比较了玉米、金鱼草、矮牵牛和圆叶牵牛的花青素调控模式, 认为调控方式在进化上可能是不稳定的: 在玉米中R家族和C家族(前者编码bHLH结构域, 后者编码MYB结合蛋白)能够调节途径中的所有结构基因, 而在矮牵牛和金鱼草中却只调控3~4个下游基因(*F3H*、*DFR*、*ANS* 和 *UF3GT*), 在圆叶牵牛中, W位点也是调控所有结构基因(Tiffin et al., 1998)。现在知道W位点在编码一个MYB类基因(Chang et al., 2005)。

4.3 结构基因及转座子的作用

早在20世纪50年代, McClintock就发现转座子造成玉米种子颜色的变化。到目前为止, 在番薯属中检测到的花色变异除了一个发生在调控基因W位点上外, 其余的都是结构基因的突变, 结构基因的突变主要是转座子的插入造成的。造成牵牛花色变异的转座子主要包括两类: *Ac/Ds* 超家族和 *En/Spm* 超家族(Clegg and Durbin, 2000; Iida et al., 2004)。例如, 在不同*CHS-D*等位基因的5'端上游和内含子区域插入了很多的转座子, 其中不少有相对较近的起源(Durbin et al., 2001)。

有些转座子在圆叶牵牛和牵牛中都存在, 但在两个基因组中的插入位置不同。例如*MELS*(MITE类型的一种可移动因子)在牵牛中插入*DFR*基因, 在圆叶牵牛中插入*CHS-D*基因, 可能它们在这两个种分化之前就已分别插入到了各自的位点中。有些转座子是物种特有的, 例如, *Tip100*只在圆叶牵牛中发现, *Tpn1\2\3*只在牵牛中出现, 这些转座子可能是在物种分化以后在各自的基因组中出现或移动的。

4.4 专一的表型适应限制未来分子进化方向

表型的适应性变化可能限制基因型的未来变化方向。性状的产生常是多基因相互作用的产物, 这个网络体系中一个基因的失活可能导致表型性状的消失; 该基因的突变可以进一步引起体系内下游基因的功能失去被利用和被制约的机会。这样的情形在封闭的途径上可能允许下游基因积累非定向突变, 最终使性状的消失不可逆转。性状的消失是不可逆的看法曾被称为Doll法则(Gould et al., 1970)。在莺萝(*I. quamoclit*)中, F3'H 的失活使矢车菊素不能生成。可能与这个性状的消失相关, 花青素代谢途径下游 *DFR* 的核苷酸序列中出现较多的插入, 体外实验表明它也已失去了代谢DHQ的功能(Zufall and Rausher, 2004)。这使得莺萝现有的红色花回复到番薯属蓝色花的原始表型的可能性不大, 因为在自然界中失去功能的*F3'*与和*DFR*同时再恢复它们原有功能的可能性极小。

5 结束语

目前在番薯属花色变异方面的研究已使探讨表型与基因型之间的进化关系有了相当的基础。代谢途径是衔接不同位点的基因型到表型的纽带, 花色在不同层面上的进化过程之间的关系须从整个花青素代谢途径的角度来研究才为完整。这样的工作虽尚无报道, 但非常值得去进行。

在总结花色生物学上的知识积累时, 我们真切地感到, 一方面是生物技术的飞速进步已允许人们任意改变花色(徐清燏和戴思兰, 2004; Tanaka et al., 2004); 另一方面是更多的系统生物学问题有待解决和有必要进行深入研究。首先, 花色的表型研究应是定量和种间可比的, 这在花色的生物化学研究上已做到了。但遗憾的是, 这些比较工作并没有考虑到基因型。其次, 花色的遗传结构应是以其代谢途径来确定, 而不是单一位点的研究, 这需要系统的遗传学手段。另外, 将花色调控放在已知的代谢途径遗传背景下研究可能是一条值得走的捷径, 因为结构基因与调控基因间的相互关系可由此简化。有关花色调控的问题很多。比如, 为什么花青素代谢途径在有的物种内只在花上表达, 而在有的物种中于茎叶内也表达? 花色调控的问题与环境因子之间的关系如何? 传粉者对花色

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t25-231

的进化有多大的影响？显然,解答这些问题不仅对推动生物学学科间的整合有积极意义,更可能为了解被子植物的进化机制带来深远影响。

参考文献

孟丽, 戴思兰 (2005). **瓜叶菊** F3’5’H **基因的克隆、序列分析及其原核表达**. **分子植物育种 3,** 780-786.

徐清燏, 戴思兰 (2004). **蓝色花卉分子育种**. **分子植物育种 2,** 93-99.

赵昶灵, 郭维明, 陈俊愉 (2005). **植物花色形成及其调控机理**. **植物学通报 22,** 70-81.

Austin, D.F., and Huaman, Z. (1996). A synopsis of *Ipomoea* (Convolvulaceae) in the Americas. Taxon **45,** 3-38.

Barrier, M., Robinchaux, R.H., and Purugganan, M.D. (2001). Accelerated regulatory gene evolution in an adaptive radiation. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **98,** 10208-10213.

Bradshaw, H.D. Jr., and Schemske, D.W. (2003). Allele substitution at a flower color locus produces a pollinator shift in monkeyflowers. Nature **426,** 176-178.

Brouillard, R., and Dangles, O. (1993). Flavonoids and flower colour. In The Flavonoids: Advances in Research since 1986, J.B. Harborne, ed. (London: Chapman & Hall Ltd.), pp. 565-588.

Brown, B.A., and Clegg, M.T. (1984). Influence of flower color polymorphism on genetic transmission in a natural population of the common morning glory, *Ipomoea purpurea*. Evolution **38,** 796-803.

Brugliera, F., Barri-Rewell, G., Holton, T. A., and Mason, J.G. (1999). Isolation and characterization of a flavonoid 3’-hydroxylase cDNA clone corresponding to the Ht1 locus of *Petunia hybrida*. Plant J. **19,** 441-451.

Chang, S.M., Lu, Y., and Rausher, M.D. (2005). Neutral evolution of the non-binding region of the anthocyanin regulatory gene *Ipmyb1* in *Ipomoea*. Genetics **170,** 1967-1978.

Clegg, M.T., and Durbin, M.L. (2000). Flower color variation: A model for the experimental study of evolution. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **97,** 7016-7023.

Clegg, M.T., and Durbin, M.L. (2003). Tracing floral adaptations from ecology to molecules. Nature Reviews **4,** 206-215.

Coberly, L.C., and Rausher, M.D. (2003). Analysis of a chalcone synthase mutant in *Ipomoea purpurea* reveals a novel function for flavonoids: Amelioration of heat stress. Mol. Ecol. **12,** 1113-1124.

Coyne, J.A. (1992). Genetics and speciation. Nature **355,** 511-515.

de Vetten, Quattrocchio, F., Mol, J., and Koes, R. (1997). The an11 locus controlling flower pigmentation in petunia encodes a novel WD-repeat protein conserved in yeast, plants and animals. Genes Dev. **11,** 1422-1434.

Durbin, M.L., Learn, G.H., Huttley, G.A., and Clegg, M.T. (1995). Evolution of the chalcone synthase gene family in the genus *Ipomoea*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **92,** 3338-3342.

Durbin, M.L., McCaig, B., and Clegg, M.T. (2000). Molecular evolution of the chalcone synthase multigene family in the morning glory genome. Plant Mol. Biol. **42,** 79-92.

Durbin, M.L., Denton, A.L., and Clegg, M.T. (2001). Dynamics of mobile element activity in chalcone synthase loci in the common morning glory (*Ipomoea purpurea*). Proc. Natl. Acad. Sci. USA **98,** 5084-5089.

Durbin, M.L., Lundy, K.E., Morrell, P.L., Torres-martinez, C.L., and Clegg, M.T. (2003). Genes that determine flower color: The role of regulatory changes in the evolution of phenotypic adaptations. Mol. Phylogenet. Evol. **29,** 507-518.

Ennos, R.A., and Clegg, M.T. (1983). Flower color variation in the morning glory, *Ipomoea purpurea*. J. Heredity **74,** 247-250.

Epperson, B.K., and Clegg, M.T. (1987). Frequency-dependent variation for outcrossing rate among flower-color morphs of *Ipomoea purpurea*. Evolution **41,** 1302-1311.

Federoff, N.V., Furtek, D.B., and Nelson, O.E. (1984). Cloning of the Bronze locus in maize by a simple and generalizable procedure using the transposable controlling element activator (Ac). Proc.

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t25-231

Natl. Acad. Sci. USA **81,** 3825-3829.

Fehr, C., and Rausher, M.D. (2004). Effects of variation at the flower-colour *A* locus on mating system parameters in *Ipomoea purpurea*. Mol. Ecol. **13,** 1839-1847.

Forkmann, G., and Ruhnau, B. (1987). Distinct substrate specificity of dihydroflavonol 4-reductase from flowers of *Petunia hybrida*. Z. Naturforsch **42,** 1146-1148.

Fry, J.D., and Rausher, M.D. (1997). Selection on a floral color polymorphism in the tall morning glory (*Ipomoea purpurea*): Transmission success of the alleles through pollen. Evolution **51,** 66-78.

Galetto, L., and Bernardello, G. (2004). Floral nectarines, nectar production dynamics and chemical composition in six *Ipomoea* species (Convolvulaceae) in relation to pollinators. Ann. Bot. **94,** 269-280.

Goto, T., and Kondo, T. (1991). Structure and molecular stacking of anthocyanins —— flower color variation. Angew. Chem. Int. Ed. Engl. **30,** 17-33.

Gould, S.J. (1970). Dollo on Dollo's law: Irreversibility and the status of evolutionary laws. J. Hist. Biol. **3,** 189-212.

Habu, Y., Hisatomi, Y., and Iida, S. (1998). Molecular characterization of the mutable flaked allele for flower variegation in the common morning glory. Plant J. **16,** 371-376.

Harashima, S., Takano, H., Ono, K., and Takio, S. (2004). Chalcone synthase-like gene in the liverwort, *Marchantia paleacea* var. *diptera*. Plant Cell Rep. **23,** 167-173.

Harborne, J.B. (1967). Comparative Biochemistry of the Flavonoids. (London: Academic Press).

Hartmann, U., Sagasser, M., Mehrtens, F., Stracke, R., and Weisshaar, B. (2005). Differential combinatorial interactions of *cis*-acting elements recognized by R2R3-MYB, BZIP, and BHLH factors control light-responsive and tissue-specific activation of phenyl propanoid biosynthesis genes. Plant Mol. Biol. **57,** 155-171.

Holton, T.A., and Cornish E.C. (1995). Genetics and biochemistry of anthocyanin biosynthesis. Plant Cell **7,** 1071-1083.

Honda, T., and Saito, N. (1998). Science of flower color. Mod. Chem. **8,** 25-32 (in Japanese).

Hoshino, A., and Iida, S. (1997). Molecular analysis of the mutable speckled allele of the Japanese morning glory. Genes. Genet. Syst. **72,** 422.

Hoshino, A., Morita, Y., Choi, J.D., Saito, N., Toki, K., Tannaka, Y., and Iida, S. (2003). Spontaneous mutations of the flavonoid 3'-hydroxylase gene conferring reddish flowers in the three morning glory species. Plant Cell Physiol. **44,** 990-1001.

Hrazdina, G., and Weeden, N.F. (1986). Enzymatic control of anthocyanin expression in the flowers of pea (*Pisum sativum*) mutants. Biochem. Genet. **24,** 309-317.

Huang, J. X., Qu, .L J., Yang, J., Yin, H., and Gu, H.Y. (2004). A preliminary study on the origin of chalcone synthase (*CHS*) gene: Molecular cloning of CHS-like gene from liverwort (*Lunularia cruciata*) and evolution of *CHS* genes in angiosperms. Acta Bot. Sin. **46,** 10-19.

Iida, S., and Hoshino, A. (1994). Chemistry and molecular biology of flower pigmentation. In Molecular Mechanism of Plant Shape, A. Watanabe, I. Shimamoto, Y. Fukuda, and S. Uchifuji eds, (Tokyo: Shujunsha), pp. 83-95 (In Japanese).

Iida, S., Morita, Y., Choi, J.D., Park, K.I., and Hoshino, A. (2004). Genetics and epigenetics in flower pigmentation associated with transposable elements in morning glories. Adv. Biophys. **39,** 141-159.

Inagaki, Y., Hisatomi, Y., Suzuki, T., Kasahara, K., and Iida, S. (1994). Isolation of a suppressor-mutator/enhancer-like transposable element, *Tpn1*, from Japanese morning glory bearing variegated flowers. Plant Cell **6,** 375-383.

Inagaki, Y., Hisatomi, Y., and Iida, S. (1996). Somatic mutations caused by excision of the transposable element, *Tpn1*, from the *DFR* gene for pigmentation in sub-epidermal layer of periclinally chimeric flowers of Japanese morning glory and their germinal transmission to their progeny. Theor. Appl. Genet. **92,** 499-504.

Inagaki, Y., Johzuka-Hisatomi, Y., Mori, T.,

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t25-231

Takahashi, S., Hayakawa, Y., Peyacholnagul, S., Ozeki, Y., and Iida, S. (1999). Genomic organization of the genes encoding dihydroflavonol 4-reductase for flower pigmentation in the Japanese and common morning glories. Gene **226,** 181-188.

Iwao, K., and Rausher, M.D. (1997). Evolution of plant resistance to multiple herbivores: Quantifying diffuse coevolution. Am. Nat. **149,** 316-355.

Jez, J.M., Bowman, M.E., Dixon, R.A., and Noel, J. P. (2000). Structure and mechanism of the evolutionarily unique plant enzyme chalcone isomerase. Nat. Struct. Biol. **7,** 786-791.

Johnson, E.T., Ryu, S., Yi, H., Shin, B., Cheong, H., and Choi, G. (2001) Alteration of a single amino acid changes the substrate specificity of dihydroflavonol 4-reductase. Plant J. **25,** 325-333.

Johzuka-Hisatomi, Y., Hoshino, A., Mori, T., Habu, Y., and Iida, S. (1999). Characterization of the chalcone synthase genes expressed in flowers of the common and Japanese morning glories. Genes. Genet. Syst. **74,** 141-147.

Koes, R., Quattrochio, F., and Mol, J. (1993). The flavonoid biosynthetic pathway in plants: Function and evolution. BioEssays **16,** 123-132.

Kondo, T., Yoshida, K., and Nakagawa, A. (1992). Structural basis of blue-color development in flower petals from *Commelina communis*. Nature **358,** 515.

Kondo, T., Oyama, K.K., and Yoshida, K. (2001). Chiral molecular recognition on formation of a metalloanthocyanin: A supermolecular metal complex pigment from blue flowers of *Salvia patens*. Angew Chem. Int. Ed. Eng. **40,** 894.

Lu, Y., and Rausher, M.D. (2003). Evolutionary rate variation in anthocyanin pathway genes. Mol. Biol. Evol. **20,** 1844-1853.

Ludwig, S., and Wessler, S.R. (1990). Maize R gene family: Tissue-specific helix-loop-helix proteins. Cell **62,** 849-852.

Marrs, K.A., Alfenlto, M.R., Lloyd, A.M., and Rhodes, C.A. (1995). A glutathione S-transferase involved in vacuolar transfer encoded b the maize gene *Bronze-2*. Nature **375,** 397-400.

Martin, C., Carpenter, R., Sommer, H., Saedler, H., and Coen, E.S. (1985). Molecular analysis of instability in flower pigmentation of *Antirrhinum majus*, following isolation of the *pallida* locus by transposon tagging. EMBO J. **4,** 1625-1630.

Menssen, A., Höhmann, S., Martin, W., Schnable, P. S., Peterson, P. A., Saedler, H., and Gierl, A. (1990). The En/Spm transposable element of *Zea mays* contains splice sites at the termini generating a novel intron from a dSpm element in the *A2* gene. EMBO J. **9,** 3051-3057.

Miller R.E., Rausher M.D., and Manos P.S. (1999). Phylogenetic systematics of *Ipomoea* (Convolvulaceae) based on ITS and *Waxy* sequences. Syst. Bot. **24,** 209-227.

Mojonnier, L.E. (1998). Natural selection on two seed size traits in the common morning glory, *Ipomoea purpurea* (Convolvulaceae): Patterns and evolutionary consequences. Am. Nat. **152,** 188-203.

Mol, J., Grotewold, E., and Koes, R. (1998). How genes paint flowers and seeds. Trends in Plant Science **3,** 212-217.

Pale, E., Nacro, M., Vanhaelen, M., Vanhaelen-Fastre, R., and Ottinger, R. (1998). Acylated anthocyanins from the flowers of *Ipomoea asarifolia*. Phytochemistry **48,** 1433-1437.

Pale, E., Kouda-Bonafos, M., Nacro, M., Vanhaelen, M., and Vanhaelen-Fastre, R. (2003). Two triacylated and tetraglucosylated anthocyanins from *Ipomoea asarifolia* flowers. Phytochemistry **64,** 1395-1399.

Purugganan, M.D., and Wessler, S.R. (1994). Molecular evolution of the plant R regulatory gene family. Genetics **138,** 849-854.

Quattrocchio, F., Wing, J.F., van der Woude, K., Mol, J.N., and Koes, R. (1998). Analysis of bHLH and MYB domain proteins: Species specific regulatory differences are caused by divergent evolution of target anthocyanin genes. Plant J. **13,** 475-488.

Rausher, M.D., Augustine, D., and Vanderkooi, A. (1993). Absence of pollen discounting in a genotype of *Ipomoea purpurea* exhibiting increased selfing. Evolution **47,** 1688-1695.

Rausher, M.D., and Fry, J.D. (1993). Effects of a

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t25-231

locus affecting floral pigmentation in *Ipomoea purpurea* on female fitness components. Genetics **134,** 1237-1247.

Rausher, M.D., Miller, R.E., and Tiffin, P. (1999). Patterns of evolutionary rate variation among genes of the anthocyanin biosynthetic pathway. Mol. Biol. Evol. **16,** 266-274.

Saito, K., Kobayashi, M., Gong, Z. Z., Tanaka, Y., and Yamazaki, M. (1999). Direct evidence for anthocyanidin synthase as a 2-oxoglutarate-dependent oxygenase: Molecular cloning and functional expression of cDNA from a red forma of *Perilla frutescens*. Plant J. **17,** 181-189.

Saito, N. (1991). The pigments in green, black and brown flowers. Biohort. **5,** 49-56 (In Japanese).

Saito, N., Lu, T.S., Akaizawa, M., Yokoi, M., Shigihara, A., and Honda, T. (1994). Acylated pelargonidin glucosides in the maroon flowers of *Pharbitis nil*. Phytochemistry **35,** 407-411.

Saito, N., Tatsuzawa, F., Yoda, K., Yokoi, M., Kasahara, K., Iida, S., Shigihara, A., and Honda, T. (1995). Acylated cyanidin glycosides in the violet-blue flowers of *Ipomoea purpurea*. Phytochemistry **40,** 1283-1289.

Saito, N., Tatsuzawa, F., Kasahara, K., Iida, S., and Honda, T. (1998). Acylated cyanidin 3-sophorosides in the brownish-red flowers of *Ipomoea purpurea*. Phytochemistry **49,** 875-880.

Schemske, D.W., and Bradshaw, H.D. Jr. (1999). Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). Proc. Natl. Acad. Sci. USA **96,** 11910-11915.

Schijlen, E.G.W.M., de Vos, C.H.R., van Tunen, A. J., and Bovy, A.G. (2004). Modification of flavonoid biosynthesis in crop plants. Phytochemistry **65,** 2631-2648.

Schmidt-Dannert, C. (2000). Molecular breeding of carotenoid biosynthetic pathways. Nature **18,** 750-753.

Schoen, D.J., Giannasi, D.E., Ennos, R.A., and Clegg, M.T. (1984). Stem color and pleiotropy of genes determining flower color in the common morning glory. J. Heredity **75,** 113-116.

Schoen, D.J., and Clegg, M.T. (1985). The influence of flower color on outcrossing rate and male reproductive success in *Ipomoea purpure*a. Evolution **39,** 1242-1249.

Simma, E.L., and Triplett, J.K. (1996). Paternal effects in inheritance of a pathogen resistance trait in *Ipomoea purpurea*. Evolution **50,** 2178-2186.

Spelt, C., Quattrocchio, F., Mol, J.N.M., Koes, R. (2000). Anthocyanin1 of Petunia encodes a basic helix-loop-helix protein that directly activates transcription of structural anthocyanin genes. Plant Cell **12,** 1619-1631.

Spelt, C., Quattrocchio, F., Mol, J., and Koes, R. (2002). ANTHOCYANIN1 of Petunia controls pigment synthesis, vacuolar pH, and seed coat development by genetically distinct mechanisms. Plant Cell **14,** 2121-2135.

Springob, K., Nakajima, J.-I., Yamazaki, M., and Saito, K. (2003). Recent advances in the biosynthesis and accumulation of anthocyanins. Nat. Prod. Rep. **20,** 288-303.

Suzuki, K., Xue, H., Tanaka, Y., Fukui, Y., Fukuchi-Mizutani, M., Murakami, Y., Katsumoto, Y., Tsuda, S., and Kusumi, T. (2000). Flower color modifications of *Torenia hybrida* by cosuppression of anthocyanin biosynthesis genes. Mol. Breed. **6,** 239-246.

Tanaka, Y., Yonekura, K., and Fukuchi-Mizutani, M. (1996). Molecular and biochemical characterization of three anthocyanin synthetic enzymes from *Gentiana triflora*. Plant Cell Physiol. **37,** 711-716.

Tanaka, Y., Katsumoto, Y., Brugliera, F., and Mason, J. (2004). Genetic engineering in floriculture. Plant Cell Tissue Organ Cult. **80,** 1-24.

Tiffin, P., Miller, R.E., and Rausher, M.D. (1998). Control of expression patterns of anthocyanin structural genes by two loci in the common morning glory. Genes. Genet. Syst. **73,** 105-110.

Turnbull, J.J., Nakajima, J., and Welford, R.W.D. (2004). Mechanistic studies on three 2-oxoglutarate-dependent oxygenases of flavonoid biosynthesis —— anthocyanin synthase, flavonol synthase, and flavanone 3 beta-hydroxylase. J. Biol. Chem. **279,**

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t25-231

1206-1216 .

Wang, L.-S., Hashimoto, F., and Shiraishi, A. (2001a). Phenetics in tree peony species from China by flower pigment cluster analysis. J. Plant Res. **114,** 213-221.

Wang, L.-S., Shiraishi, A., and Hashimoto, F. (2001b). Analysis of petal anthocyanins to investigate flower coloration of Zhongyuan (Chinese) and Daikon Island (Japanese) tree peony cultivars. J. Plant Res. **114,** 33-43.

Wang, L.-S., Hashimoto, F., and Shiraishi, A. (2004). Chemical taxonomy in Xibei tree peony from China by floral pigmentation. J. Plant Res. **117,** 47-55.

Weiss, M.R. (1995). Floral color change: A widespread functional convergence. Am. J. Bot. **82,** 167-185.

Yang, J., Huang, J.X., Gu, H.Y., Zhong, Y., and Yang, Z.H. (2002). Duplication and adaptive evolution of the chalcone synthase genes of *Dendranthema* (Asteraceae). Mol. Biol. Evol. **19,** 1752-1759.

Yang, J., Gu, H.Y., and Yang, Z. (2004). Likelihood analysis of the chalcone synthase genes suggests the role of positive selection in morning glories (*Ipomoea*). J. Mol. Evol. **58,** 54-63.

Yoshida, K., Osanai, M., and Kondo, T. (2003). Mechanism of dusky reddish-brown "kaki" color development of Japanese morning glory, *Ipomoea nil* cv. Danjuro. Phytochemistry **63,** 721-726.

Zufall, R.A., and Rausher, M.D. (2003). The genetic basis of a flower color polymorphism in the common morning glory (*Ipomoea purpurea*). J. Heredity **94,** 442-448.

Zufall, R.A., and Rausher, M.D. (2004). Genetic changes associated with floral adaptation restrict future evolutionary potential. Nature **428,** 847-850.

(**责任编辑**: **于昕**)

第 11 届国际植物组织培养和生物技术大会

经国务院批准, **第** 11 **届国际植物组织培养和生物技术大会**(11th International Congress of Plant Tissue Culture & Biotechnology)**将于** 2006 **年** 8 **月** 13 **日至** 18 **日在北京国际会议中心举行。此次盛会由中国科学院、北京大学主办**, **国家自然科学基金委、科技部中国生物技术发展中心协办。**

本届会议研讨的内容包括：植物分子生物学、功能基因组学、代谢工程、植物转化、植物发育、作物抗性的分子调控、信号传导、作物品种改良、禾谷类作物生物技术、经济作物生物技术、药用和园艺植物生物技术、组织培养在生物多样性保存中的作用、植物生物反应器、分子药学、分子育种、转基因植物的经济价值、生物技术领域里的知识产权、生物安全与大众对转基因植物的接受程度、与生物技术相关的生物信息以及技术转让等。

本届大会将是国际生物学界重要的学术活动之一。届时将邀请 4~5 **位诺贝尔奖获得者以及国内外** 150 **位左右在组织培养、生物学和生物技术领域从事前沿研究工作的学者和专家作报告。这些科学家和专家将以** 4 **场全体会议和** 30 **多场不同内容的小型讨论会的形势作学术报告。大会预计有来自不同国家和地区科研人员的** 400~500 **个展板演示。预计将有** 2 000 **人参加此次会议。**

会议期间还将举办与生物技术相关的产品及技术展览会, **展览会的总面积约为** 2 000 **平方米**, **届时**, **将有数十家享誉世界的各国公司到会展示他们的新产品和新技术。**

会议详细信息请浏览 http://www.genetics.ac.cn/iaptcb.htm

联系人：赵庆华　　电话：010-64838095　　**传真：**010-64878314

Email：qhzhao@genetics.ac.cn

中国科学院遗传与发育生物学研究所 IAPTC&B **办公室**

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t25-231