

网络出版时间: 2026-04-01

网络出版地址: <https://link.cnki.net/urlid/61.1359.s.20260331.0843.002>

小麦花青素合成调控机制与育种研究进展

马旭辉, 赵婉, 王嘉欢, 程仲杰, 陈晓杰, 张福彦

(河南省科学院同位素研究所有限责任公司/河南省核农学重点实验室, 河南郑州 450015)

摘要: 花青素是赋予小麦紫色/蓝色籽粒的重要生物活性成分, 其强抗氧化活性在提升小麦营养品质和功能价值方面具有重要意义。本文概述了花青素的化学特性及其对人体健康的潜在功效, 系统阐述了花青素的生物合成过程中关键结构基因的功能, 以及由 MYB, bHLH, WD40 等转录因子构成的复杂调控网络, 总结了中国传统育种技术和基因工程技术在花青素小麦育种的应用, 展望了融合全基因组选择、多组学大数据挖掘与人工智能预测模型的智能分子设计育种新策略。本文旨在为实现小麦高产稳产与高营养价值协同改良的功能型新品种培育提供理论基础与技术支持。

关键词: 花青素; 彩色小麦; 小麦育种; 分子设计育种

中图分类号: S512.1; S330

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2026)05-0635-09

Research Progress in Regulatory Mechanisms of Anthocyanin Synthesis and Breeding in Wheat

MA Xuhui, ZHAO Wan, WANG Jiahuan, CHENG Zhongjie, CHEN Xiaojie, ZHANG Fuyan

(Isotope Institute Co., Ltd., Henan Academy of Sciences/ Henan Key Laboratory of Nuclear Agricultural Sciences, Zhengzhou, Henan 450015, China)

Abstract: Anthocyanins are the key bioactive components responsible for the purple/blue grains in wheat and play an important role in enhancing nutritional quality owing to their strong antioxidant activity. This review discusses the chemical characteristics and health-promoting effects of anthocyanins, comprehensively elaborates on the functions of key structural genes in the anthocyanin biosynthetic pathway and the intricate regulatory network formed by transcription factors such as MYB, bHLH, and WD40. It summarizes the application of both conventional breeding techniques and genetic engineering technologies in breeding anthocyanin-enriched wheat varieties in China, and proposes a novel strategy of intelligent molecular design breeding that integrates genomic selection, multi-omics big data mining, and artificial intelligence(AI)-based predictive models. This review aims to provide a solid theoretical foundation and technical support for breeding new functional wheat varieties that synergistically combine high and stable yield with enhanced nutritional value.

Keywords: Anthocyanin; Colored wheat; Wheat breeding; Molecular design breeding

随着全球人口增长压力趋缓和居民生活水平的持续提升, 粮食安全的内涵正由单纯的“数量安全”向更高层次的“质量安全”和“营养安全”转变。

小麦作为全球约 35% 人口的主食来源, 其营养品质改良具有巨大的公共卫生价值和市场潜力。然而, 在长期追求高产的育种过程中, 现代高产小麦

收稿日期: 2025-07-02

修回日期: 2025-10-25

基金项目: 河南省科学院基本科研课题项目(20250604006); 河南省科学院科研启动项目(251804006); 河南省科技研发计划联合基金重点项目(235200810010); 河南省现代农业产业技术体系项目(HARS-22-01-Z1); 河南省科学院高水平成果奖励与培育项目(20252304003)

第一作者 E-mail: maxuhui1995@163.com (马旭辉)

通讯作者 E-mail: zhangfuyan704@163.com (张福彦)

品种中部分功能性营养成分(如微量矿物质、维生素、酚类物质)含量显著下降,导致“隐性饥饿”问题日益突出。

花青素是一类广泛存在于植物中的水溶性天然色素,属于类黄酮化合物,可赋予植物组织红、紫、蓝等多种颜色。大量研究表明,花青素具有显著的抗氧化和抗炎活性,并在心血管保护、抗肿瘤、抗肥胖、视力保护以及改善胰岛素敏感性等方面具有潜在健康效应^[1-4]。因此,提高小麦籽粒中花青素含量,培育富含花青素的彩色小麦,已成为发展高附加值功能性主食、满足健康消费升级趋势的重要研究方向。紫色和蓝色小麦作为花青素小麦的主要类型,其籽粒颜色由果皮或糊粉层中花青素的种类和积累量水平决定(图 1)^[5-6]。国际上,富含花青素的小麦品种(如 AnthoGrain™)及其加工产品已在欧美市场崭露头角^[7]。中国作为小麦生产和消费大国,在彩色小麦资源收集、品种选育和产业化方面也取得了显著进展,正积极推动从传统高产育种向高产优质营养并重的功能型育种转型。基于此,本文系统梳理了小麦花青素合成调控机制及分子设计育种领域的最新研究进展,为加速功能小麦产业持续发展提供参考。

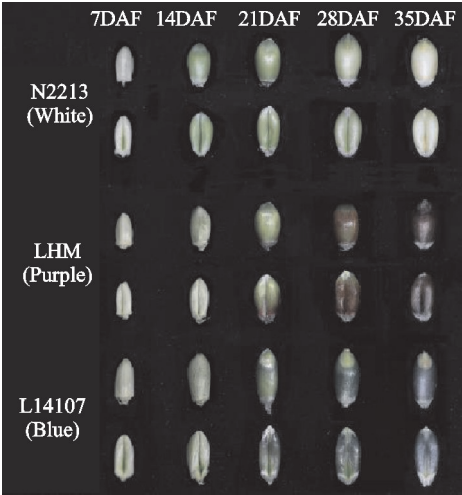


图 1 不同颜色小麦籽粒表型^[6]

Fig. 1 Grain phenotypes of wheat with different colors^[6]

1 花青素的化学特性与生物活性

花青素是花色苷经水解后形成的有色苷元,其基本化学骨架为典型的 C6-C3-C6 结构(图 2)。根据 B 环上 R₁ 和 R₂ 所连的基团不同,可形成多种结构类型的花青素(表 1)。目前,已鉴定的花青素及其衍生物已超过 635 种^[8]。其中,飞燕草

素、牵牛花素、天竺葵素、锦葵素、矢车菊素和芍药素是植物中最常见的 6 类花青素,是植物呈现紫色、蓝色和红色的重要物质基础^[9-11]。由于花青素结构本身稳定性较低,在自然界中多以花色苷形式稳定存在于植物液泡中。

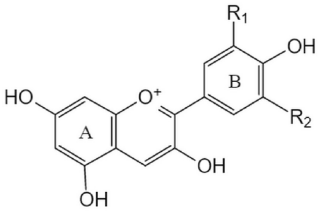


图 2 花青素化学结构

Fig. 2 Chemical structure of anthocyanin

表 1 六种常见花青素

Table 1 Six common anthocyanin

名称 Name	缩写 Abbreviation	化学结构式 Chemical structure
矢车菊素 Cyanidin	Cy	
飞燕草素 Delphinidin	Dp	
锦葵素 Malvidin	Mv	
天竺葵素 Pelargonidin	Pg	
芍药素 Peonidin	Pn	
牵牛花素 Petunidin	Pt	

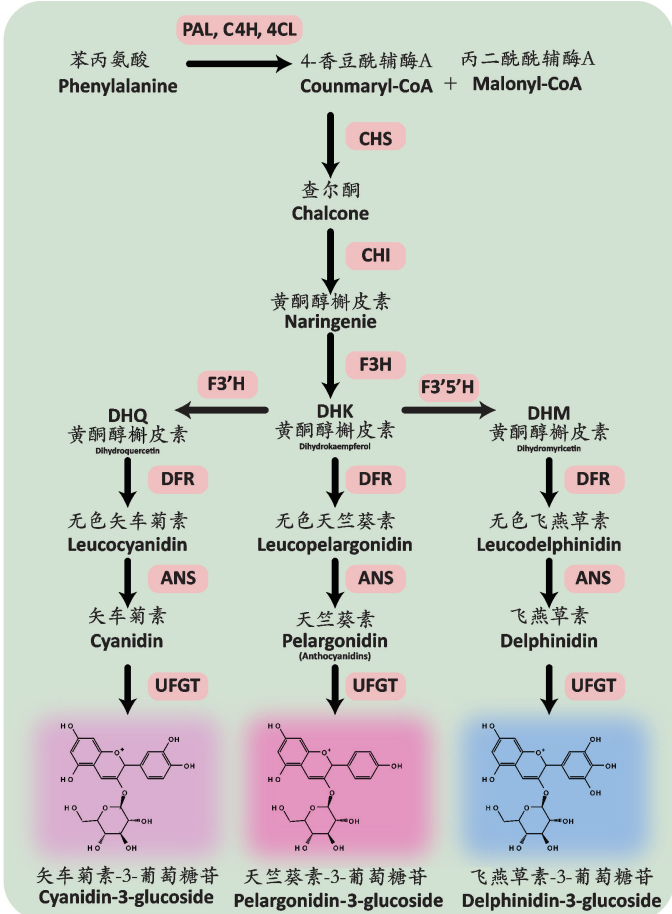
除赋予植物特定色泽外,花青素还具有抗氧化、抗炎等多种生物活性,在提高作物营养价值及增强植物适应性方面具有重要作用。研究表明,花青素能够帮助植物缓解干旱、低温及紫外线辐射等逆境胁迫,增强其抗逆能力,并且有助于吸引昆虫进行授粉和传播种子^[12]。近年来,花青素因其显著的抗氧化、抗突变、抗炎及潜在抗肿瘤功能,作为重要的功能性膳食成分在营养与健康领域受到广泛关注^[13-14]。研究发现,以彩色小麦为原料开发的功能性主食产品,不仅有助于改善普通人群的膳食营养结构,还可在降低慢性疾病发生风险方面发挥积极作用。动物研究显示,阿尔茨海默病模型小鼠和帕金森病转基因小鼠后食用富含花青素的紫色小麦后对认知功能表现出正向调节作用,其中花青素可有效缓解阿尔茨海默病

相关的记忆损伤^[15]。在人体研究领域,黑粒小麦的摄入被证实可通过降低糖化白蛋白及炎症标志物水平,如肿瘤坏死因子 α (TNF α)和白细胞介素-6(IL-6)的表达,可对 2 型糖尿病患者产生积极影响^[16]。此外,在超重或肥胖成年人群中的研究表明,紫色小麦在改善血浆抗氧化状态、降低空腹血糖浓度和减轻炎症反应等方面亦表现出一定的潜在益处^[17]。

2 花青素生物合成的分子机制

2.1 花青素的合成通路

花青素的生物合成已经有了较为系统的研究,是由苯丙素和类黄酮代谢衍生而来的复杂过程^[18-19],涉及一系列酶促反应,其起始物质为苯丙氨酸(图 3)。其合成过程可分为 3 个阶段:



PAL: 苯丙氨酸解氨酶;C4H:肉桂酸 4-羟化酶;4CL:香豆酰辅酶 A 连接酶;CHS:查尔酮合酶;CHI:查尔酮异构酶;F3H:黄烷酮 3-羟化酶;F3'H:黄烷酮 3'-羟化酶;F3'5'H:黄烷酮 3'5'-羟化酶;DFR:二氢黄烷醇 4-还原酶;ANS:花青素合成酶;UFGT:类黄酮 3-O-葡萄糖基转移酶。

PAL: Phenylalanine ammonia lyase; C4H: Cinnamic acid 4-hydroxylase; 4CL: Coumaroyl-CoA ligase; CHS: Chalcone synthase; CHI: Chalcone isomerase; F3H: Flavanone 3-hydroxylase; F3'H: Flavanone 3'-hydroxylase; F3'5'H: Flavanone 3'5'-hydroxylase; DFR: Dihydroflavonol-4-reductase; ANS: Anthocyanin synthase; UFGT: Flavonoid 3-O-glucosyltransferase.

图 3 花青素的生物合成途径

Fig. 3 Biosynthetic pathway of anthocyanin

第一阶段:苯丙氨酸在苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonialyase, PAL)催化下脱氨生成肉桂酸,这一反应是类黄酮合成的起始步骤。PAL 由多基因家族编码,其基因表达受自身发育进程和环境因素的双重调控,光照、温度、激素等因素都能对其活性和表达水平产生影响。小麦中的 *TaPAL* 基因家族已被鉴定,其表达与低温、紫外辐射等逆境胁迫密切相关^[20-21]。肉桂酸经肉桂酸 4-羟化酶(cinnamic 4-hydroxylase, C4H)羟基化形成香豆酸,随后由香豆酰辅酶 A 连接酶(4-coumarate coenzyme A ligase, 4CL)催化,与辅酶 A 结合生成 4-香豆酰辅酶 A(coumaroyl-CoA),作为类黄酮合成的初始底物。

第二阶段:4-香豆酰-CoA 与丙二酰-CoA (malonyl-CoA)在查尔酮合成酶(chalcone synthase, CHS)催化下缩合生成柚皮素查尔酮(naringenin chalcone)。CHS 是类黄酮途径的限速酶和关键调控点,其活性直接影响下游黄酮类化合物的合成与积累。小麦 CHS 基因 *TaCHS* 与花青素的合成和积累有关^[22],高花青素品种中的 *TaCHS* 表达量显著高于低花青素品种^[23]。查尔酮在查尔酮异构酶(chalcone isomerase, CHI)作用下,合成黄酮醇榭皮素(naringenin),经黄烷酮-3-羟化酶(flavanon 3-hydroxylase, F3H)作用合成二氢黄酮醇(dihydrokaempferol, DHK)^[24]。研究表明,小麦中的 *TaF3H* 基因参与籽粒和胚芽鞘花青素的合成,其启动子结构的差异对表达水平具有关键影响^[25-26]。

第三阶段:DHK 作为关键中间产物,在黄烷酮 3'-羟化酶(flavonoid 3'-hydroxylase, F3'H)作用下,B 环特定位置羟基化生成二氢榭皮素(dihydroquercetin, DHQ);在黄烷酮 3'5'-羟化酶(flavonoid 3'5'-hydroxylase, F3'5'H)催化下,生成二氢杨梅素(dihydromyricetin, DHM)。DHK、DHQ 及 DHM 在二氢黄酮醇还原酶(dihydroflavonol 4-reductase, DFR)和花青素合成酶(anthocyanidin synthase, ANS)的协同催化作用下,转化为矢车菊素、天竺葵素和飞燕草素^[27-30],实现无色前体向显色花青素的关键转化。在蓝粒小麦中, *TaDFR* 基因高度保守,其表达水平与色素积累呈正相关^[31-33]。异源表达 *TaDFR-1/TaDFR-A* 可促进拟南芥中花青素的合成^[34]。生成的花青素进一步在类黄酮 3-O-葡萄糖基转移酶(flavonoid 3-O-glucosyltransferase, UFGT)的催化

下,发生糖基化反应,分别产生矢车菊素苷、天竺葵素苷和飞燕草素苷^[35-36]。

在花青苷的转运和储存过程中,谷胱甘肽 S-转移酶(glutathione S-transferase, GST)发挥关键作用,其促使谷胱甘肽与花青素-3-葡萄糖苷(cyanidin 3-glucoside, C3G)共轭结合,并参与谷胱甘肽依赖型转运过程,促进其向液泡转动。液泡作为花青素的最终储存场所,其含有的花青素种类与含量及其所处微环境决定了植物组织呈现的颜色,涵盖红、粉、蓝、紫等多种色调。

2.2 花青素生物合成相关基因/蛋白的表达调控

参与花青素生物合成的基因主要包括结构基因和调控基因。结构基因编码生物合成途径中的关键酶,如 PAL、CHS、CHI、F3H、F3'H、F3'5'H、DFR、ANS、UFGT 等,直接参与植物花青素的合成过程,决定了花青素的合成速率和种类。其调控网络的核心是以 MYB、bHLH 和 WD40 转录因子为主构成的 MBW 复合体。这 3 类转录因子的调控机制十分复杂,既可分别参与调控,也可相互结合形成 MYB-bHLH-WD40 三元复合体,共同对黄酮类化合物的生物合成途径进行调控^[37-39]。

MYB 转录因子家族是植物中最大的转录因子家族之一,具有独特的结构特征。R2R3-MYB 转录因子可通过直接或间接作用,促进其结构基因的表达和花青素的合成。*TaMpc1* 是小麦中与玉米 *ZmC1* 基因高度同源的 R2R3-MYB 基因家族^[40-43]。该家族成员在表达和功能上呈现出显著分化。*TaMpc1-A2* 在胚芽鞘中表达,其表达与花青素着色相关,可能对 *TaPp-1* (*TaRc-1/TaMpc1-1/TaC1*) 的功能起到互补作用^[43]。*TaMpc1-D4* (*TaPL1-4D2*) 在胚芽鞘和果皮中高表达,是 *TaPp-1* 基因的共调节因子,潜在地激活与 *TaPp-3* 或 *TaMyc-A2* 相关的未着色花青素前体的生物合成^[43-44]。*TaMpc1-D1* (*TaC1-D1/TaPpm1*) 基因存在多种等位变异,如 *TaPpm1a*、*TaPpm1b*、*TaPpm1c* 和 *TaPpm1d*。不同的等位变异对花青素合成的调控能力存在差异,其中 *TaPpm1a* 与花青素的积累密切相关^[42]。研究发现, *TaPpm1a* 能够与 bHLH 转录因子 *TaPpb1* 相互作用,形成 MYB-bHLH 复合体,特异性地结合到花青素合成相关结构基因的启动子区域,激活这些基因的表达,从而促进花青素的合成^[45]。当 *TaPpm1* 发生突变,其编码蛋白与 *TaPpb1* 的互作能力减弱

或丧失,可能导致 MYB-bHLH 复合体无法正常形成,进而抑制花青素的合成,使得小麦籽粒颜色变浅或呈现白色^[42,46]。

在植物花青素合成调控中,bHLH 转录因子发挥着不可或缺的作用。*TaPpb1* (*TaMyc-A1/TaPp-3*) 是一个关键 bHLH 转录因子,定位于 2AL 染色体上。*TaPpb1* 的表达模式与花青素的积累模式高度一致,在花青素积累的组织和时期,*TaPpb1* 的表达水平显著升高^[47]。*TaPpb1* 启动子区存在不同的等位变异,如 *TaPpb1a* 和 *TaPpb1b*。*TaPpb1a* 的启动子中存在多个 261 bp 的重复单元,这种结构使得 *TaPpb1a* 的启动子活性增强,从而提高 *TaPpb1* 基因的表达。而 *TaPpb1b* 由于启动子区缺少重复单元,启动子活性较弱,*TaPpb1* 基因表达量低,无法有效与 *TaPpm1a* 形成复合体,导致花青素合成受阻^[47-48]。

WD40 转录因子并不直接与 DNA 结合,而是通过与其他转录因子(MYB 和 bHLH)相互作用,参与基因表达的调控。在拟南芥中,TTG1 是 WD40 转录因子家族成员,与 MYB 转录因子和 bHLH 转录因子相互作用,形成 MYB-bHLH-WD40 复合体,调控花青素合成相关基因的表达,影响拟南芥表皮毛的发育和花青素的积累^[49]。在许多物种中,WD40 蛋白参与花青素的调控也都有报道,如玉米中的 *ZmPAC1* (*Pale Aleurone Color1*)^[50],紫苏中的 *PFWD*^[51]、和苜蓿中的 *Mt-WD40-1*^[52] 等。在小麦中关于 WD40 蛋白参与花青素合成调控的研究相对较少,但推测其可能通过类似的机制,与 R2R3-MYB 和 bHLH 转录因子协同作用,参与小麦花青素合成的调控过程。

3 花青素小麦育种研究进展

随着分子生物学技术的飞速发展,花青素小麦育种已从依赖表型选择的传统方法,迈入对目标性状进行精准操作的分子设计育种新阶段。本节系统综述小麦杂交与诱变育种、分子标记辅助选择、基因工程、单倍体育种等关键技术的研究与应用,展望合成生物学等前沿技术的未来潜力。

3.1 传统与现代育种技术

3.1.1 小麦杂交与诱变育种

杂交育种是提升小麦花青素含量最常用的传统育种方法之一。通过将优质小麦与富含花青素的种质(地方品种或近缘物种等)进行杂交,聚合

优良农艺性状与高花青素含量。中国育种家利用此方法已成功培育出数十个通过审定的彩色小麦品种,如周黑麦 1 号、紫优 5/6 号、济紫麦 2 号、宁紫麦 1 号等^[23,53]。根据国家及部分省级农作物品种审定公告,截至 2024 年年底中国育成并通过审定的富含花青素的彩色小麦(紫粒、蓝粒和黑粒)品种数量已超过 60 个^[54]。如宁紫麦 1 号是以宁麦 8 号为母本、紫粒种质宁 0726 为父本进行杂交,经过多代分离群体的表型筛选和稳定性鉴定,最终育成籽粒花青素含量稳定在 $50.39 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ 的品系^[55];蒙紫麦 1 号是以漯 055 为母本、宁春 46 号为父本进行杂交,其 F_1 代再以宁春 46 号进行回交,经多年定向选择培育而成,其籽粒花青素含量达 $105.30 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ ^[56]。

诱变育种(包括物理诱变和化学诱变)是创制高花青素新种质的重要途径^[57]。四川省凉山州农科院将诱变与杂交结合,成功培育出紫黑色小麦新品系 14γ-z-22,其籽粒富含天竺葵素苷、矢车菊素苷、飞燕草素苷、芍药素苷、矮牵牛素苷和锦葵素苷等 6 种主要花青素苷,总花青素含量高达 $111.26 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$,且各单体含量均显著高于普通小麦^[58]。

3.1.2 分子标记辅助选择与基因组学技术

随着高通量测序与基因分型技术成熟,极大地推动了小麦籽粒颜色性状的遗传解析。标记辅助选择(MAS)已成为筛选与控制籽粒色素沉着理想等位基因的有力工具。利用与目标性状紧密连锁的单核苷酸多态性(SNP)和插入/缺失(In-Del)等分子标记,育种者能够在早期世代进行精准选择,显著缩短育种周期。研究表明,通过 MAS 获得的近等基因系中,显性等位基因 *Pp-A1*、*Pp-D1* 和 *Pp3* 的共同作用,能显著上调花青素合成关键基因 *CHI* 和 *F3H* 的表达,促进花青素积累^[59]。

全基因组关联分析(GWAS)利用自然群体的高密度基因分型数据,能够高效鉴定与复杂数量性状相关的遗传位点。近期一项 GWAS 研究发现,在 3A、4D 和 6A 染色体上存在了多个与花青素含量显著关联的 SNP 位点^[60],为后续候选基因挖掘与分子设计提供了新的靶标,加速了优异等位基因向商业品种的渗入。进一步而言,在多基因控制的数量性状改良中,可将 GWAS 与基因组选择(genomic selection, GS)结合,通过全基因组信息对育种值进行预测,以提升对复杂性状

的选择效率。

3.2 生物技术与合成生物学的应用

3.2.1 基因工程与代谢工程

对花青素合成通路(如 *TaDFR*、*TaANS*、*TaUFGT* 等关键基因)的深入解析,为通过基因工程技术进行代谢工程育种奠定了分子基础。代谢工程的核心策略之一是过表达关键转录因子,以激活整个花青素合成通路。利用农杆菌介导法将玉米的 *ZmC1*(MYB 转录因子)和 *ZmR*(bHLH 转录因子)基因导入小麦,成功创制出在种子在内的多个组织均积累花青素的紫色籽粒新种质,并上调多种内源结构基因的表达^[61-62]。此外,将长穗偃麦草(*Thinopyrum ponticum*)的 *ThMYC4E* 基因导入小麦,也显著提高了转基因株系在籽粒、叶片和颖花中的花青素(主要是矢车菊素和飞燕草素)含量,且对植物正常生长发育无显著不利影响^[63]。

3.2.2 单倍体育种技术的创新

加倍单倍体育种(doubled haploid, DH)技术能快速获得遗传纯合的加倍单倍体植株,将育种周期从常规的 8~10 代缩短至 2~3 代,大大加速纯系选育进程。近年来,基于基因编辑创制单倍体诱导系(haploid inducer parent, HIP)的技术为小麦育种带来革命性变化。2020 年,陈绍江团队通过 CRISPR/Cas9 基因编辑技术成功敲除小麦单倍体诱导关键基因 *TaPLAs*,建立了小麦单倍体诱导(HI)技术体系^[64]。随后研究人员将组成型表达 *ZmC1* 的材料 AL-30 与诱导系进行杂交,通过分子标记辅助选择与表型筛选,创制出紫胚芽鞘诱导系 PCI。该诱导系的关键创新在于利用 *ZmC1* 基因导致胚芽鞘呈现紫色的特性,实现了杂交后代单倍体的肉眼鉴别^[65]。叶兴国团队利用胚特异表达的双向启动子调控花青素基因 *ZmC1* 和 *ZmR* 在小麦胚中表达,然后将 *ZmC1* 和 *ZmR* 基因与 *TaMTL* (*PLA1/NLD*) 基因突变位点聚合,创制了具有紫胚特征的单倍体诱导系新材料 HIPE,并利用 HIPE 与郑麦 7698 等小麦材料杂交,杂交籽粒中表现紫胚的为二倍体,表现非紫胚的为单倍体^[66-67]。该方向为高通量纯系创制与功能性状导入的协同育种提供了新的技术路径。

3.3 合成生物学:未来发展方向与挑战

合成生物学为作物营养强化(包括花青素)提供了更系统化、工程化的解决思路,其核心在于通过重构代谢通路、优化调控网络与表达元件,实现

对目标代谢物通量与组成的定向调控^[68]。在花青素生物强化方面,未来潜力主要体现在:(1)精细调控通路通量以提高花青素总量;(2)调控特定花青素苷比例以优化功能与稳定性;(3)构建组织特异性或诱导型表达系统,以降低对产量与适应性性状的潜在代价。有研究发现,利用胚乳和胚特异表达的启动子驱动花青素合成的调控基因,创制出紫胚玉米^[69-70],为小麦籽粒组织特异性代谢工程提供了参考。同时合成代谢工程已在其他营养强化中展现成效,如通过引入外源基因显著提高水稻维生素原 A(“黄金大米”)和小麦类胡萝卜素含量^[71-73],验证了该策略的可行性,为小麦花青素的合成生物学改良提供了重要参考。近年来,人工智能(AI)技术与合成生物学的深度融合展现出巨大潜力,有望通过智能设计、模拟预测和优化调控,加速培育出富含花青素且农艺性状优良的“设计型”小麦新品种。

然而,合成生物学在小麦花青素育种中的应用仍面临转化效率、表达稳定性、性状代价评估与多环境一致性等挑战。未来的研究更需要关注:构建高效、稳定的小麦遗传转化体系,并利用细胞器(如液泡)靶向定位技术,提升花青素的储存能力与稳定性;设计组织特异性或诱导型启动子,实现花青素在籽粒胚乳等特定器官中的时空特异性积累,避免对其农艺性状的潜在负面影响;有望通过导入外源关键基因,创制自然界中小麦所不具备的新花色苷类型;深度融合人工智能与多组学数据,实现对代谢通路、调控元件的理性设计,加速优良种质资源的创制,从而推动彩色小麦育种由“经验选育”走向“可预测、可设计”的智能育种阶段。

4 结论与展望

花青素赋予小麦紫、蓝等特征籽粒色泽,并因其抗氧化等生物活性而具有潜在健康价值,推动了彩色小麦育种与产业开发。总体而言,传统杂交与诱变育种已培育出一批审定品种并形成一定规模的产品开发基础,但兼具高花青素含量、优化花青素组成以及高产稳产、广适性的突破性种质仍相对不足,制约了大规模产业化应用。未来,随着小麦泛基因组资源完善及多组学与人工智能方法的融合,有望加速优异等位变异与关键调控元件(如启动子/增强子)的挖掘,并推动 GS 与分子设计育种在花青素改良中的应用。与此同时,应

加强基因编辑、合成生物学与传统育种的协同;在优良遗传背景中定向导入或重构花青素调控模块,再通过多环境田间筛选与适应性评价实现品种化落地,从而在保证产量与稳产性的前提下实现营养强化。

参考文献:

- [1] LIN B W, GONG C C, SONG H F, *et al.* Effects of anthocyanins on the prevention and treatment of cancer [J]. *British Journal of Pharmacology*, 2017, 174(11): 1230.
- [2] ALVAREZ-SUAREZ J M, GIAMPIERI F, TULIPANI S, *et al.* One-month strawberry-rich anthocyanin supplementation ameliorates cardiovascular risk, oxidative stress markers and platelet activation in humans [J]. *The Journal of Nutritional Biochemistry*, 2014, 25(3): 289.
- [3] LI D, ZHANG Y H, LIU Y, *et al.* Purified anthocyanin supplementation reduces dyslipidemia, enhances antioxidant capacity, and prevents insulin resistance in diabetic patients 1-3 [J]. *The Journal of Nutrition*, 2015, 145(4): 746.
- [4] GRANDA L, ROSERO A, BENEŠOVÁ K, *et al.* Content of selected vitamins and antioxidants in colored and nonpigmented varieties of quinoa, barley, and wheat grains [J]. *Journal of Food Science*, 2018, 83(10): 2442.
- [5] GARG M, CHAWLA M, CHUNDURI V, *et al.* Transfer of grain colors to elite wheat cultivars and their characterization [J]. *Journal of Cereal Science*, 2016, 71: 138.
- [6] SHI T T, HU X, WANG X Y, *et al.* Comprehensive multi-omics analysis of nutrient dynamics in colored wheat provides novel insights into the development of functional foods [J]. *Seed Biology*, 2025, 4(1): e003.
- [7] GAMEL T H, SAEED S M G, ALI R, *et al.* Purple wheat: Food development, anthocyanin stability, and potential health benefits [J]. *Foods*, 2023, 12(7): 1.
- [8] HE J, GIUSTI M M. Anthocyanins: Natural colorants with health-promoting properties [M]. *Annual Review of Food Science and Technology*, 2010, 1: 177.
- [9] DUAN W K, SHAO W L, LIN W D, *et al.* Integrated metabolomics and transcriptomics reveal the differences in fruit quality of the red and white *Fragaria pentaphylla* morphs [J]. *Food Bioscience*, 2021, 40: 100896.
- [10] JAAKOLA L. New insights into the regulation of anthocyanin biosynthesis in fruits [J]. *Trends in Plant Science*, 2013, 18(9): 479.
- [11] KÄHKÖNEN M P, HEINONEN M. Antioxidant activity of anthocyanins and their aglycons [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2003, 51(3): 628.
- [12] BRIDLE P, TIMBERLAKE C F. Anthocyanins as natural food colours: Selected aspects [J]. *Food Chemistry*, 1997, 58(1-2): 105.
- [13] WANG F, JI G S, XU Z B, *et al.* Metabolomics and transcriptomics provide insights into anthocyanin biosynthesis in the developing grains of purple wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2021, 69(38): 11173.
- [14] WELCH C R, WU Q L, SIMON J E. Recent advances in anthocyanin analysis and characterization [J]. *Current Analytical Chemistry*, 2008, 4(2): 79.
- [15] TIKHONOVA M A, SHOEVA O Y, TENDITNIK M V, *et al.* Evaluating the effects of grain of isogenic wheat lines differing in the content of anthocyanins in mouse models of neurodegenerative disorders [J]. *Nutrients*, 2020, 12(12): 3877.
- [16] LIU Y P, QIU J, YUE Y F, *et al.* Dietary black-grained wheat intake improves glycemic control and inflammatory profile in patients with type 2 diabetes: A randomized controlled trial [J]. *Therapeutics and Clinical Risk Management*, 2018, 14: 248.
- [17] GAMEL T H, ABDEL-AAL E M, TUCKER A J, *et al.* Consumption of whole purple and regular wheat modestly improves metabolic markers in adults with elevated high-sensitivity C-reactive protein: A randomised, single-blind parallel-arm study [J]. *The British Journal of Nutrition*, 2020, 124(11): 1179.
- [18] FASSETT R G, COOMBES J S. Astaxanthin in cardiovascular health and disease [J]. *Molecules*, 2012, 17(2): 2032.
- [19] CASTAÑEDA-OVANDO A, DE LOURDES PACHECO-HERNÁNDEZ M, PÁEZ-HERNÁNDEZ M E, *et al.* Chemical studies of anthocyanins: A review [J]. *Food Chemistry*, 2009, 113(4): 863.
- [20] RASOOL F, UZAIR M, NAEEM M K, *et al.* Phenylalanine ammonia-lyase (PAL) genes family in wheat (*Triticum aestivum* L.): Genome-wide characterization and expression profiling [J]. *Agronomy*, 2021, 11(12): 2511.
- [21] ZHAN C, LI Y T, LI H, *et al.* Phylogenomic analysis of phenylalanine ammonia-lyase (PAL) multigene family and their differential expression analysis in wheat (*Triticum aestivum* L.) suggested their roles during different stress responses [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 982457.
- [22] GLAGOLEVA A Y, IVANISENKO N V, KHLESTKINA E K. Organization and evolution of the *Chalcone* synthase gene family in bread wheat and relative species [J]. *BMC Genetics*, 2019, 20(1): 30.
- [23] 苏培森, 隋超, 颜君, 等. 不同小麦品种花青素含量多样性及其合成基因表达分析 [J]. *山东农业科学*, 2022, 54(12): 12.
- [24] SU P S, SUI C, YAN J, *et al.* Analysis of anthocyanin content and synthesis related gene expression in different wheat cultivars [J]. *Shandong Agricultural Sciences*, 2022, 54(12): 12.
- [25] 胡锦锦, 李素贞, 马旭辉, 等. 玉米花青素生物合成代谢调控 [J]. *生物技术通报*, 2024, 40(6): 35.
- [26] HU J J, LI S Z, MA X H, *et al.* Regulation of maize anthocyanin biosynthesis metabolism [J]. *Biotechnology Bulletin*, 2024, 40(6): 35.
- [27] STRYGINA K, KHLESTKINA E. Flavonoid biosynthesis genes in *Triticum aestivum* L.: Methylation patterns in *cis*-

- regulatory regions of the duplicated *CHI* and *F3H* genes [J]. *Biomolecules*, 2022, 12(5):689.
- [26] HIMI E, MAEKAWA M, NODA K. Differential expression of three flavanone 3-hydroxylase genes in grains and coleoptiles of wheat [J]. *International Journal of Plant Genomics*, 2011(1):369460.
- [27] CHUMANOVA E V, EFREMOVA T T, SOBOLEV K V, *et al.* Anthocyanins and phenolic compounds in colored wheat grain [J]. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*, 2025, 29(3):394.
- [28] YONEKURA-SAKAKIBARA K, HIGASHI Y, NAKABAYASHI R. The origin and evolution of plant flavonoid metabolism [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10:943.
- [29] SUN W, ZHOU N N, FENG C, *et al.* Functional analysis of a dihydroflavonol 4-reductase gene in *Ophiorrhiza japonica* (*OjDFR1*) reveals its role in the regulation of anthocyanin [J]. *PeerJ*, 2021, 9:e12323.
- [30] LIN C C, XING P Y, JIN H, *et al.* Loss of anthocyanidin synthase gene is associated with white flowers of *Salvia miltiorrhiza* Bge. f. *alba*, a natural variant of *S. miltiorrhiza* [J]. *Planta*, 2022, 256(1):15.
- [31] HIMI E, NODA K. Isolation and location of three homoeologous dihydroflavonol-4-reductase (DFR) genes of wheat and their tissue-dependent expression [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(396):366.
- [32] 潘怡辰, 王坤, 王汝茜, 等. 3种小麦作物二氢黄酮醇4还原酶(DFR)基因的生物信息学分析[J]. 中国农学通报, 2014, 30(6):76.
- PAN Y C, WANG K, WANG R Q, *et al.* Bioinformatics analysis of dihydroflavonol 4-reductase and the gene in three triticeae crops [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2014, 30(6):76.
- [33] 杨国华, 赵学强, 李滨, 等. 蓝粒小麦花青素生物合成途径中的二氢黄酮醇4还原酶基因的分子克隆[J]. 植物学报, 2003, 45(11):1331.
- YANG G H, ZHAO X Q, LI B, *et al.* Molecular cloning and characterization of a DFR from developing seeds of blue-grained wheat in anthocyanin biosynthetic pathway [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2003, 45(11):1331.
- [34] LIU M S, WANG F, DONG Y X, *et al.* Expression analysis of dihydroflavonol 4-reductase genes involved in anthocyanin biosynthesis in purple grains of wheat [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2005, 47(9):1107.
- [35] JAAKOLA L. New insights into the regulation of anthocyanin biosynthesis in fruits [J]. *Trends in Plant Science*, 2013, 18(9):477.
- [36] WANG X, WANG J P, CUI H T, *et al.* The UDP-glycosyltransferase MtUGT84A1 regulates anthocyanin accumulation and plant growth via JA signaling in *Medicago truncatula* [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2022, 201:104972.
- [37] LI C X, YU W J, XU J R, *et al.* Anthocyanin biosynthesis induced by MYB transcription factors in plants [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(19):1.
- [38] GONZALEZ A, ZHAO M Z, LEAVITT J M, *et al.* Regulation of the anthocyanin biosynthetic pathway by the TTG1/bHLH/MYB transcriptional complex in *Arabidopsis* seedlings [J]. *The Plant Journal*, 2008, 53(5):814.
- [39] PETRONI K, COMINELLI E, CONSONNI G, *et al.* The developmental expression of the maize regulatory gene Hopi determines germination-dependent anthocyanin accumulation [J]. *Genetics*, 2000, 155(1):323.
- [40] RABINOWICZ P D, BRAUN E L, WOLFE A D, *et al.* Maize *R2R3 Myb* genes: Sequence analysis reveals amplification in the higher plants [J]. *Genetics*, 1999, 153(1):428.
- [41] HIMI E, TAKETA S. Isolation of candidate genes for the barley *Ant1* and wheat *Rc* genes controlling anthocyanin pigmentation in different vegetative tissues [J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2015, 290(4):1289.
- [42] JIANG W H, LIU T X, NAN W Z, *et al.* Two transcription factors *TaPpm1* and *TaPpb1* co-regulate anthocyanin biosynthesis in purple pericarps of wheat [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(10):2560.
- [43] STRYGINA K V, KHLESTKINA E K. Structural and functional divergence of the *Mpc1* genes in wheat and barley [J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2019, 19(1):45.
- [44] SHIN D H, CHOI M G, KANG C S, *et al.* A wheat R2R3-MYB protein PURPLE PLANT1 (*TaPL1*) functions as a positive regulator of anthocyanin biosynthesis [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2016, 469(3):686.
- [45] TERESHCHENKO O Y, GORDEEVA E I, ARBUZOVA V S, *et al.* The D genome carries a gene determining purple grain colour in wheat [J]. *Cereal Research Communications*, 2012, 40(3):335.
- [46] SHOEVA O Y, GORDEEVA E I, KHLESTKINA E K, *et al.* The regulation of anthocyanin synthesis in the wheat pericarp [J]. *Molecules*, 2014, 19(12):20266.
- [47] SHOEVA O Y. Complex regulation of the *TaMycl* gene expression in wheat grain synthesizing anthocyanin pigments [J]. *Molecular Biology Reports*, 2018, 45(3):328.
- [48] ZONG Y, XI X Y, LI S M, *et al.* Allelic variation and transcriptional isoforms of wheat *TaMycl* gene regulating anthocyanin synthesis in pericarp [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8:1645.
- [49] AIROLDI C A, HEARN T J, BROCKINGTON S F, *et al.* TTG1 proteins regulate circadian activity as well as epidermal cell fate and pigmentation [J]. *Nature Plants*, 2019, 5(11):1145.
- [50] CAREY C C, STRAHLE J T, SELINGERD A, *et al.* Mutations in the pale aleurone color1 regulatory gene of the *Zea mays* anthocyanin pathway have distinct phenotypes relative to the functionally similar *TRANSPARENT TESTA GLABRA1* gene in *Arabidopsis thaliana* [J]. *The Plant Cell*, 2004, 16(2):451.
- [51] SOMPORNPAI K, MAKITA Y, YAMAZAKI M, *et al.*

- A WD-repeat-containing putative regulatory protein in anthocyanin biosynthesis in *Perilla frutescens* [J]. *Plant Molecular Biology*, 2002, 50(3):486.
- [52] PANG Y Z, WENGER J P, SAATHOFF K, *et al.* A WD40 repeat protein from *Medicago truncatula* is necessary for tissue-specific anthocyanin and proanthocyanidin biosynthesis but not for trichome development [J]. *Plant Physiology*, 2009, 151(3):1115.
- [53] 杨丽娟, 付亮, 任星旭, 等. 15份黑、紫色小麦种质资源的遗传差异及籽粒花青素含量[J]. 河南农业科学, 2022, 51(12):28.
- YANG L J, FU L, REN X X, *et al.* Genetic differences and anthocyanin contents of 15 black or purple wheat germplasm resources [J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2022, 51(12):28.
- [54] 张敏敏, 闫秋艳, 董飞, 等. 近25年我国审定的彩色小麦农艺性状及品质特征分析[J]. 植物遗传资源学报, 2023, 24(2):458.
- ZHANG M M, YAN Q Y, DONG F, *et al.* Analysis of agronomic and quality characters of color-grained wheat in China in the past 25 years [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2023, 24(2):458.
- [55] 杨学明, 姚金保, 周森平. 紫粒小麦新品种宁紫麦1号的选育及特征特性[J]. 大麦与谷类科学, 2025, 42(2):74.
- YANG X M, YAO J B, ZHOU M P. Breeding and characteristics of new wheat variety ningzimai No. 1 with purple grain [J]. *Barley and Cereal Sciences*, 2025, 42(2):74.
- [56] 叶君, 吴晓华, 王小兵, 等. 富花青素营养功能性小麦新品种蒙紫麦1号的选育[J]. 中国种业, 2024(3):122.
- YE J, WU X H, WANG X B, *et al.* Breeding of a nutritional function wheat variety mengzimai No. 1 with anthocyanin-rich [J]. *China Seed Industry*, 2024(3):122.
- [57] HONG M J, KO C S, KIM J B, *et al.* Enhancement of the seed color, antioxidant properties, and agronomic traits of colored wheat *via* gamma radiation mutagenesis [J]. *Foods*, 2025, 14(3):1.
- [58] 吉克呷呷, 谢三作, 吉琼芳, 等. 富含6种花青素紫黑色小麦新品系14γ-z-22的选育[J]. 种子科技, 2023, 41(17):36.
- XIE S Z, JI Q F, *et al.* Breeding of a new purple-black wheat line 14γ-z-22 rich in six anthocyanins [J]. *Seed Science & Technology*, 2023, 41(17):36.
- [59] GORDEEVA E I, SHOEVA O Y, KHELESTKINA E K. Marker-assisted development of bread wheat near-isogenic lines carrying various combinations of purple pericarp (Pp) alleles [J]. *Euphytica*, 2015, 203(2):469.
- [60] SHARMA S, KUMAR A, SINGH D, *et al.* Integrated transcriptional and metabolomics signature pattern of pigmented wheat to insight the seed pigmentation and other associated features [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2022, 189:59.
- [61] DIXON R A, LIU C G, JUN J H. Metabolic engineering of anthocyanins and condensed tannins in plants [J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2013, 24(2):329.
- [62] RIAZ B, CHEN H Q, WANG J, *et al.* Overexpression of maize *ZmC1* and *ZmR* transcription factors in wheat regulates anthocyanin biosynthesis in a tissue-specific manner [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(22):1.
- [63] ZHAO S, XI X Y, ZONG Y, *et al.* Overexpression of *ThMYC4E* enhances anthocyanin biosynthesis in common wheat [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 21(1):1.
- [64] LIU C X, ZHONG Y, QI X L, *et al.* Extension of the *in vivo* haploid induction system from diploid maize to hexaploid wheat [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 18(2):316.
- [65] QI X L, GUO S W, ZHONG Y, *et al.* Establishment of an efficient haploid identification system by engineering anthocyanin accumulation in the wheat embryo [J]. *Plant Communications*, 2023, 4(3):100568.
- [66] CHANG Y N, TANG H L, WANG S R, *et al.* Efficient induction and rapid identification of haploid grains in tetraploid wheat by editing genes *TtMTL* and pyramiding anthocyanin markers [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2024, 15:1346364.
- [67] TANG H L, WANG K, ZHANG S X, *et al.* A fast technique for visual screening of wheat haploids generated from *TaMTL*-edited mutants carrying anthocyanin markers [J]. *Plant Communications*, 2023, 4(3):100569.
- [68] BARTLEY B A, KIM K, MEDLEY J K, *et al.* Synthetic biology: Engineering living systems from biophysical principles [J]. *Biophysical Journal*, 2017, 112(6):1050.
- [69] LIU X Q, LI S Z, YANG W Z, *et al.* Synthesis of seed-specific bidirectional promoters for metabolic engineering of anthocyanin-rich maize [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2018, 59(10):1942.
- [70] LIU X Q, YANG W Z, MU B N, *et al.* Engineering of 'purple embryo maize' with a multigene expression system derived from a bidirectional promoter and self-cleaving 2A peptides [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16(6):1107.
- [71] YE X D, AL-BABILI S, KLÖTI A, *et al.* Engineering the provitamin a (β-carotene) biosynthetic pathway into (carotenoid-free) rice endosperm [J]. *Science*, 2000, 287(5451):303.
- [72] PAINE J A, SHIPTON C A, CHAGGAR S, *et al.* Improving the nutritional value of Golden Rice through increased provitamin A content [J]. *Nature Biotechnology*, 2005, 23(4):482.
- [73] WANG C, ZENG J, LI Y, *et al.* Enrichment of provitamin A content in wheat (*Triticum aestivum* L.) by introduction of the bacterial carotenoid biosynthetic genes *CrtB* and *CrtI* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(9):2545.