

## 양파의 안토시아닌 생합성 과정의 조절 유전자

백가연 · 김성길\*

전남대학교 농업생명과학대학 원예학과

### Anthocyanin Regulatory Genes in onion (*Allium cepa* L.)

Gayeon Baek and Sunggil Kim\*

Department of Plant Biotechnology, College of Agriculture & Life Science,  
Chonnam National University, Gwangju 61186, South Korea

\*Corresponding author: dronion@jnu.ac.kr

#### ABSTRACT

Anthocyanin pigments are useful in human, and play many roles in plants. The anthocyanin biosynthetic pathway, originated flavonoid pathway, synthesize anthocyanin pigments. Many of genes that encode enzymes involved in anthocyanin biosynthesis. Regulatory genes regulate structural genes that encode enzymes, have been identified though studies of flowers and fruits in many plants. But there are not in onion. In this paper, we describe genes involved in anthocyanin biosynthesis in onion, and we discuss the future prospects in relation to new technologies.

**Additional key words:** Onion, *Allium cepa*, Anthocyanin, Flavonoid

#### 1. Anthocyanin biosynthesis pathway in onion

양파(일반명: Onion; 학명: *Allium cepa* L.)는 전 세계적으로 많이 소비되는 작물 중 하나이며 2015년 통계에 따르면 전국 재배 면적이 15,412 ha에 달하며(통계청), 2015년 양파 종자 총 매출액은 약 266억원으로 고추, 무에 이어 3위를 차지한다(Korean Seed Association, 2015; Fig. 1).

양파의 주성분은 플라보노이드(flavonoid)이며, 밝혀진 종류는 약 8,000가지가 넘는다(Veitch and Grayer, 2011). 플라보노이드는 식물의 이차 대사 물질로 UV로부터 방어, 꽃과 과실에서 색소 등 여러 가지 기능을 한다(Shirley, 1996; Fini et al.,

2011). 인간에게 항산화 능력, 혈액순환 개선, 알레르기 예방 등 유익한 역할을 한다고도 알려져 있다. 양파의 대표적인 플라보노이드 성분은 퀘세틴(quercetin)이고, 구피색을 결정하는 물질은 안토시아닌(anthocyanin)이다(Griffiths et al., 2002).

양파는 다양한 구피 색을 가지고 있고 크게 적색, 황색, 연녹색, 백색으로 나눌 수 있으며, 색의 강도에 따라 더 다양해진다. 이러한 다양성은 안토시아닌 생합성 과정과 관련된다. 여기에는 여러 가지 구조 유전자들이 관여하고, 이 구조 유전자들은 조절 유전자에 의해서 조직 별로, 시기 별로 발현이 조절된다.

2015 채소종자 매출액 (백만원)

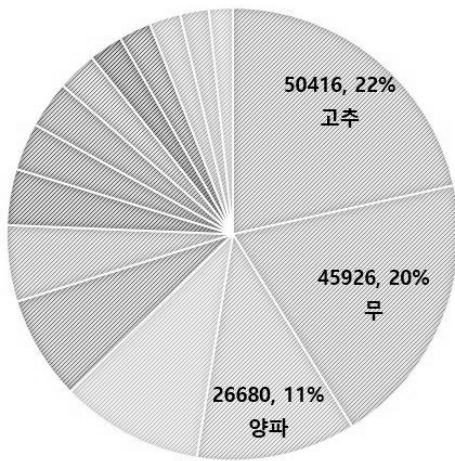


Fig. 1. 2015년 채소종자 매출액(Korean Seed Association, 2015)

## 2. Anthocyanin structural genes encoding enzyme in onion

안토시아닌 생합성 과정은 식물의 이차 대사물질 합성 경로 중 잘 연구된 편에 속한다(Fig. 2). 안토시아닌 생합성 과정은 phenylpropanoid 생합성 과정 다음 단계이며, 합성 효소를 암호화하고 있는 구조 유전자의 경우 크게 두 가지로 나뉜다. 안토시아닌이 아닌 다른 플라보노이드 합성 과정과 공통적으로 존재하는 초기 생합성 과정 유전자(Early biosynthetic gene; EBG)와 안토시아닌 및 프로안토시아닌(proanthocyanidin) 생합성 과정에 기능을 하는 후기 생합성 과정 유전자(Late biosynthetic gene; LBG)다(Pelletier et al., 1999; Nesi, 2000)다. Chalcone synthase(CHS)는 phenylpropanoid 생합성 과정 다음으로, 플라보노이드 생합성 과정 중 첫 번째 효소다. 4-Coumaroyl CoA를 Malonyl CoA 3개와 함께 Chalcone으로 전환시킨다. 식물 조직에서 chalcone의 축적은 거의 이루어지지 않는다. 그 이유는 Chalcone isomerase(CHI)에 의해서 빠르게 이성체로 바뀌어 naringenin을 형성하게 된다. 이 효소가 없어도 자연적으로(spontaneously) 낮은 비율로 이성질화된다. 마지막 초기 생합성 과정 유전자인 Flavanone 3-Hydroxylase(F3H)는 형성된 naringenin을 수산

화시켜 Dihydrokaempferol로 전환시킨다. 플라보노이드 생합성 과정은 아주 다양하며, 바로 이 물질에서 여러 가지 과정으로 나뉘게 된다. Dihydrokaempferol은 안토시아닌 생합성 과정에서, Flavonoid 3'-Hydroxylase(F3'H)에 의해 또 다시 수산화되어 Dihydroquercetin이 만들어진다. 이후 두 가지 효소에 의해 서로 다른 물질이 만들어진다. 하나는 Flavonol synthase(FLS)로 퀴세틴을 만들고, 다른 하나는 Dihydroflavonol 4-reductase(DFR)로 leucocyanidin을 만든다. 실제 DFR 효소는 식물에 따라서 서로 다른 물질로 전환시키나, 양파의 경우 leucocyanidin으로 전환시킨다고 알려져 있다. 생성된 leucocyanidin은 Anthocyanidin synthase(ANS)에 의해 cyanidin으로, cyanidin은 UDP glucose: flavonoid-3-O-glucosyltransferase(UFGT)에 의해 당이 결합하여 cyanidin-3 glucoside가 생성된다. 여러 모델 식물에서 이 후 화합물에 대해 변형(modification)이 보고되고, 안토시아닌이 액포로 이동할 때 관여하는 효소에 대한 보고가 이루어졌다. 하지만 양파의 경우 그에 대한 연구 자료는 미비한 실정이다.

## 3. Reading question anthocyanin regulatory genes in onion

안토시아닌 생합성 과정의 구조 유전자가 발현할 때, 이를 조절하는 조절 유전자는 여러 식물에서 보고되었다. 실제로 이 유전자들은 안토시아닌 생합성의 강도와 유형에 영향을 미치게 된다. Table 1은 옥수수, 금어초, 페튜니아에서 밝혀진 조절 유전자에 대해 간략히 설명하고 있다.

양파의 경우, 조절 유전자에 대한 클로닝 등 관련 연구가 진행되지 않아 많은 부분이 미지로 남아 있다.

## 4. Studies of MYB-bHLH-WD40(MBW) protein complex

옥수수의 경우 *R* 유전자 그룹이 안토시아닌 축적의 양, 시기, 분포 형태를 결정한다. 이 그룹은 세부적으로 *R* locus와 *B* locus로 나뉜다. 캘러스에 안토시아닌이 축적되려면 *C1*이나 *P1*이 필요하다(Coe et al., 1988). *Viviparous-1(Vp1)*은 종자

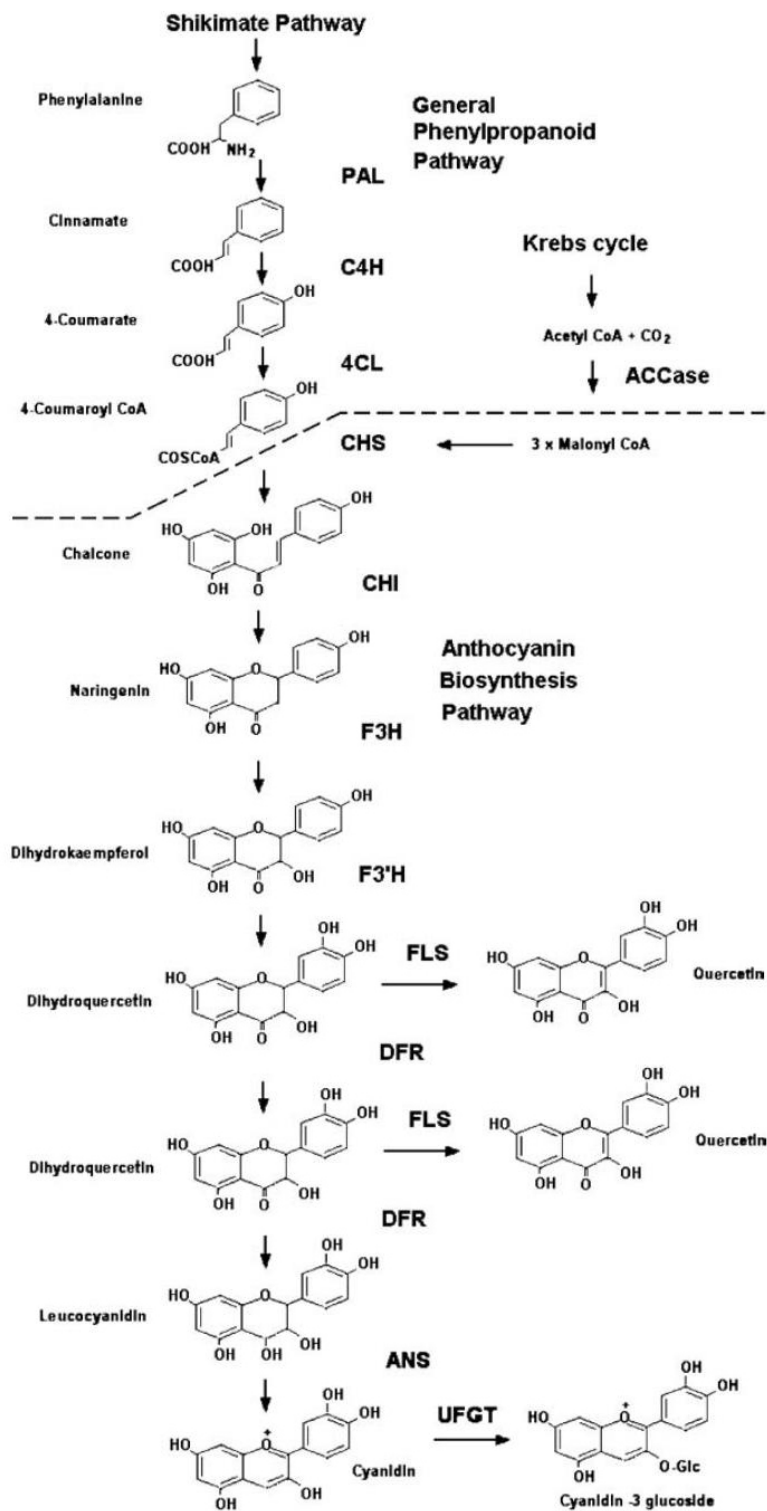


Fig. 2. Schematic anthocyanin biosynthesis pathway in onions(Kim et al., 2005).

**Table 1.** Regulatory Genes of Anthocyanin Biosynthesis(Holton and Cornish, 1995).

Species	Locus	Genes Regulated
Maize	<i>R</i>	CHS, DFR, 3GT
	<i>R(S)</i>	
	<i>R(Sn)</i>	CHS, DFR
	<i>R(Lc)</i>	
	<i>B</i>	DFR, 3GT
	<i>Cl</i>	CHS, DFR, 3GT
	<i>Pl</i>	
Snapdragon	<i>Vpl</i>	<i>Cl</i>
	<i>Delila</i>	
	<i>Eluta</i>	F3H, DFR, ANS, 3GT
Petunia	<i>Rosea</i>	
	<i>An1</i>	<i>chsJ</i> , DFR, ANS, 3GT, 3RT, AMT, F3'5'H, GST
	<i>An2</i>	<i>chsJ</i> , DFR, ANS, 3GT, 3RT, AMT, GST
	<i>An4</i>	
	<i>An11</i>	<i>chsJ</i> , DFR, ANS, 3RT, AMT, GST

발달 시기에 *Cl* 유전자의 발현을 조절하여 안토시아닌 생합성 과정을 조절한다(Hattori et al., 1992).

금어초의 경우, 조절 유전자로 세 유전자가 밝혀져 있다. 그 중 *Del* 유전자의 돌연변이는 *DFR*, *F3H*, *3GT* 유전자의 발현을 감소시켰다(Almeida et al., 1989; Martin et al., 1991). 이를 통해 이 유전자가 세 가지 구조 유전자의 발현을 조절한다는 것을 알 수 있다. 이 후 *Del* 유전자 산물이 조직에 따라 *CHS* 유전자 발현의 억제자로 작용한다는 보고가 있었다(Jackson et al., 1992).

페튜니아의 경우 *An1*, *An2*, *An4*, *An11* 네 개의 locus에서 돌연변이가 생기면 여러 구조 유전자의 발현에 유사한 영향을 미친다(Quattrocchio et al., 1993). *An1*, *An2*, *An4* 유전자는 3GT 효소 활성을 조절하고 *An1* 유전자는 그 외에도 F3'5'H 효소 활성을 조절한다(Tabak et al., 1981; Gerats, 1985).

##### 5. Future plan

양파의 경우 유전적 정보가 부족한 편이다. 2년생 작물로 육종기간이 길어, 원하는 특성을 갖는

품종을 육종하기 위해서는 다른 1년생 작물에 비해 두 배의 시간이 걸린다. 또한 자식열세가 강하기 때문에 유전자 지도에 대한 연구가 거의 이루어지지 않았다. 양파의 유전체는 15,867 Mb로, 모델 식물인 애기장대에 비해 100배나 더 큰 크기다(Ricroch et al. 2005). 이러한 이유로 수요가 높고 중요한 작물이더라도 연구하기 어려운 상황이다.

최근 유전체를 연구할 수 있는 기술이 많이 발전했고, 그에 따라 많은 유전 정보가 규명되었다. 애기장대, 벼, 고추 등 모델 식물 뿐 아니라 토마토, 배추와 같은 여러 작물은 전체 유전체 정보가 밝혀졌고 이를 공유할 수 있는 인터넷 사이트가 무료로 제공된다. 토마토의 경우, 이 정보 뿐 아니라 새로운 기술인 RNA-seq과 같은 기술을 통해 조절 유전자 및 해당 유전자에 의해 달라지는 전체 유전자 발현 양상을 연구하여 보고되었다(Qiu et al. 2016).

따라서 양파의 경우 RNA-seq과 같은 기술을 이용하여 조절 유전자, 이 유전자에 의해 달라지는 유전자 양상에 대해 규명하거나, 이 후 유전체 분석 기술이 발달하여 전체 유전체를 분석하는 등

안토시아닌 생합성 경로에 관련된 연구가 진행되어야 할 것이다. 더 나아가 다양한 구피색을 가진 양파 품종을 출시하여 소비자의 기호에 맞게 유통된다면, 양파의 시장 규모가 더 높아질 수 있다.

## 초 록

안토시아닌은 식물에서 여러 기능을 하는 물질이며, 사람에게도 유용한 효과를 나타낸다. 이 물질은 플라보노이드 생합성 과정에서 유래하는 안토시아닌 생합성 과정을 통해 합성되며, 이 과정엔 여러 효소가 관여한다. 이 효소를 암호화하는 구조 유전자의 발현은 조절 유전자에 의해 조절되며, 여러 식물의 꽃과 과실에서 연구를 통해 안토시아닌 축적에 관련된 많은 유전자가 밝혀졌다. 하지만 양파는 구조 유전자 및 조절 유전자에 대한 연구가 미흡하다. 이번 논문에서, 양파의 안토시아닌 생합성 과정에 관련된 유전자에 대해 간략히 소개하며 새로운 기술과 관련되어 미래 전망을 논의한다.

## 참고문헌

- Almeida, J., Carpenter, R., Robbins, T.P., Martin, C., and Coen, E.S. 1989. Genetic interactions underlying flower color patterns in *Antirrhinum majus*. *Genes Dev.* 3: 1758-1767.
- Ceo, E.H., Hoisington, D.A., and Neuffer, M.G. 1988. The genetics of corn. In *Corn and Corn Improvement*, G.F. Sprague and J. Dudley, eds (Madison, WI: American Society of Agronomy), pp.81-258.
- Fini A, Brunetti C, Ferdinando M D, Ferrini F, Tattini M. 2011. Stress-induced flavonoid biosynthesis and the antioxidant machinery of plants. *Plant Signaling & Behavior.* 6:5 709-711.
- Gerats A.G.M. 1985. *Mutable Systems: Their Influence on Flavonoid Synthesis in Petunia hybrida*. PhD Dissertation (Amsterdam: Vrije Universiteit).
- Griffiths G, Trueman L, Crowther T, Thomas B, Smith B. 2002. Onions-A global benefit to health. *Phytother Res.* 16: 603-615.
- Hattori T, Vasil V, Rosenkrans L, Hannah L.C, McCarty D.R, and Vasil I.K. 1992. The *Viviparous-1* gene and abscisic acid activate the *Cl* regulatory gene for anthocyanin biosynthesis during seed maturation in maize. *Genes Dev.* 6: 609-618.
- Holton AT, Edwina CC. 1995. Genetics and Biochemistry of Anthocyanin Biosynthesis. *Plant Cell.* 7: 1071-1083.
- Jackson D, Roberts K, Martin C. 1992. Temporal and spatial control of expression of anthocyanin biosynthetic genes in developing flowers of *Antirrhinum majus*. *Plant J.* 2: 425-434.
- Nesi N. 2000. The TT8 Gene Encodes a Basic Helix-Loop-Helix Domain Protein Required for Expression of DFR and BAN Genes in Arabidopsis Siliques. *Plant Cell.* 12(10): 1863-78.
- Shirley, B.W. 1996. Flavonoid biosynthesis: 'new' functions for an 'old' pathway. *Trends Plant Sci.* 1: 377-382.
- Kim S, Yoo K, Pike LM. 2005. The basic color factor, the *C* locus, encodes a regulatory gene controlling transcription of chalcone synthase genes in onions (*Allium cepa*). *Euphytica.* 142: 273-282.
- Martin C., Prescott A., Mackay S., Bartlett J., and Vrijlandt E. 1991. Control of anthocyanin biosynthesis in flowers of *Antirrhinum majus*. *Plant J.* 1: 37-49.
- Pelletier MK, Burbulis IE, Winkel-Shirley B. 1999. Disruption of specific flavonoid genes enhances the accumulation of flavonoid enzymes and end-products in Arabidopsis seedlings. *Plant Mol Biol.* 40(1): 45-54.
- Qiu Z, Wang X, Gao J, Guo Y, Huang Z, Du Y. 2016 The Tomato *Hoffman's Anthocyaninless* Gene Encodes a bHLH Transcription Factor

- Involved in Anthocyanin Biosynthesis That Is Developmentally Regulated and Induced by Low Temperatures. PLoS ONE. 11(3): 1-22.
15. Quattrocchio F, Wing J.F, Leppen H.T.C, Mol J.N.M, Koes R. 1993. Regulatory genes controlling anthocyanin pigmentation are functionally conserved among plant species and have distinct sets of target genes. Plant Cell 5: 1497-1512.
  16. Ricroch A, Yockteng R, Brown SC, Nadot S. 2005. Evolution of genome size across some cultivated *Allium* species. Genome. 48: 511-520.
  17. Tabak A.J.H, Schram A.W, Ennink G.J.H. 1981. Modification of the B-ring during flavonoid synthesis in *Petunia hybrida*: Effect of the hydroxylation gene *Hfl* on dihydroflavonol intermediates. Planta. 153: 462-465.
  18. Veitch NC, Grayer RJ. 2011. Flavonoids and their glycosides, including anthocyanins. Nat Prod Rep. 28: 1626-1695.