

Обзор / Review

<https://doi.org/10.18619/2072-9146-2019-6-84-90>
УДК 635.21:581.19

Поливанова О.Б.^{1,2},
Гинс Е.М.^{1,3}

¹ФГБНУ "Всероссийский научно-исследовательский институт картофельного хозяйства имени А.Г. Лорха"
140051, Россия, Московская область, Люберецкий район, п. Красково, ул. Лорха, д. 23, литера «В»
E-mail: polivanovaoks@gmail.com

²ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева
127550, Россия, г. Москва,
ул. Тимирязевская, д. 49

³ФГАУ ВО «Российский университет дружбы народов»
117198, Россия, г. Москва, ул. Миклухо-Маклая, д. 6

Конфликт интересов: Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Поливанова О.Б., Гинс Е.М. Антиоксидантная активность пигментированного картофеля (*Solanum tuberosum* L.), содержание антоцианов, их биосинтез и физиологическая роль. *Овощи России*. 2019;(6):84-90.
<https://doi.org/10.18619/2072-9146-2019-6-84-90>

Поступила в редакцию: 23.09.2019
Принята к печати: 04.10.2019
Опубликована: 25.11.2019

Oksana B. Polivanova^{1,2},
Ekaterina M. Gins^{1,3}

¹ Lorch Potato Research Institute
23, Lorkh str., Kraskovo, Moscow region,
Lyubertsy district, 140051, Russia

² Russian State Agrarian University –
Moscow Timiryazev Agricultural Academy
49, Timiryazev Street, Moscow, 127550, Russia
E-mail: polivanovaoks@gmail.com

³ Peoples Friendship University of Russia
6, Miklukho-Maklaya street,
Moscow, 117198, Russia

Conflict of interest: The authors declare no conflict of interest.

For citation: Polivanova O.B., Gins E.M. Antioxidant activity of potatoes (*Solanum tuberosum* L.) and anthocyanin content, its biosynthesis and physiological role. *Vegetable crops of Russia*. 2019;(6):84-90. (In Russ.)
<https://doi.org/10.18619/2072-9146-2019-6-84-90>

Received: 23.09.2019
Accepted for publication: 04.10.2019
Accepted: 25.11.2019

Антиоксидантная активность пигментированного картофеля (*Solanum tuberosum* L.), содержание антоцианов, их биосинтез и физиологическая роль



РЕЗЮМЕ

Актуальность. Сорты картофеля с красной и фиолетовой мякотью представляют высокую диетическую ценность, так как являются источниками полифенольных соединений с антиоксидантной активностью, прежде всего антоцианов. Установлено, что содержание антоцианов у картофеля коррелирует с суммарным содержанием растворимых фенольных соединений и антиоксидантной активностью. Эти показатели значительно выше у картофеля с пигментированной кожурой и мякотью. При холодном хранении такого картофеля содержание фенольных соединений, в частности антоцианов, увеличивается. Пигментированный картофель также является более предпочтительным для потребления в пищу и промышленной переработки, так как в ходе этих процессов сохраняет антиоксидантные свойства и улучшает качество конечных продуктов. Селекция картофеля по признаку окраски мякоти и биотехнологические подходы регуляции накопления антоцианов базируются на понимании молекулярно-генетических процессов их биосинтеза. Биосинтез антоцианов включен в фенилпропаноидный метаболический путь и находится под контролем комплекса MBW, который включает в себя транскрипционные факторы MYB, bHLH и WD40. У картофеля был идентифицирован ряд генов, принадлежащих комплексу MYB. Ключевая роль в изменчивости по признаку пигментации в данный момент отводится гену StAN1. Имеются обширные данные о защитной роли антоцианов в ответ на различные типы стресса у картофеля.

Ключевые слова: *Solanum tuberosum* L., антиоксидантная активность, фенольные соединения, антоцианы, комплекс MBW.

Antioxidant activity of potatoes (*Solanum tuberosum* L.) and anthocyanin content, its biosynthesis and physiological role

ABSTRACT

Relevance. Potatoes with red and purple flesh are highly valued dietary products and sources of polyphenolic compounds with antioxidant activity, especially anthocyanins. It has been found that the anthocyanin content in potatoes correlates with the total soluble phenolic content and antioxidant activity. These measures are significantly higher for coloured potatoes. The total phenolic content in particular the total anthocyanin content increases during the cold storage of coloured potatoes. Pigmented potatoes are also more preferable for food and industrial processing because of retaining of antioxidant properties and improving of final products quality. Coloured potatoes selection and biotechnological approaches of regulation of anthocyanins accumulation are based on the understanding of the molecular genetic processes of anthocyanins biosynthesis. The anthocyanin biosynthesis is a part of the phenylpropanoid metabolic pathway. It is controlled by the MBW complex. The MBW complex includes the transcription factors MYB, bHLH, and WD40. A number of the MYB complex genes have been identified in potatoes. The key role in potatoes pigmentation variability is currently assigned to the StAN1 gene. According to available data anthocyanins play a protective role in response to various types of stress in potatoes.

Keywords: *Solanum tuberosum* L., antioxidant activity, phenolic compounds, anthocyanins, the MYB complex

Картофель (*Solanum tuberosum* L.) является основным продуктом питания во многих регионах мира и характеризуется высоким содержанием углеводов, белков и витаминов. Это доступный источник витаминов С, В1, В3, В6, пантотеновой и фолиевой кислот, рибофлавина и минералов, таких как калий, магний, фосфор, железо [1]. К основным группам биологически активных веществ, содержащихся в клубнях красного картофеля, относят соланиновые алкалоиды, фенольные кислоты, антоцианы, каротиноиды [2]. Установлено, что фенольные соединения растительного происхождения обладают высокой антиоксидантной активностью и способны защищать клеточные структуры от повреждений, связанных с оксидативным стрессом. Антоцианы представляют собой группу природных фенольных соединений, которые придают окраску органам растений и обладают сильными антиоксидантными, антигипертензивными, антимутагенными и антиканцерогенными свойствами [3].

В настоящее время растет интерес к картофелю с пигментированной мякотью, так как такие сорта отличаются высоким содержанием фенольных соединений и других метаболитов, обладающих антиоксидантной активностью. Было установлено, что картофель с пурпурной окраской клубня обладает гипотензивными свойствами и способен снизить риск развития сердечно-сосудистых заболеваний и инсульта у пациентов с гипертонией [4]. Сообщалось, что экстракты из картофеля защищают от повреждений печени и окислительного повреждения эритроцитов [5]. Исследования на крысах показали, что потребление порошка из мякоти картофеля пурпурного цвета способствовало снижению содержания липидов в крови у животных с диабетом, а также нормализации уровня холестерина, инсулина и глюкозы в сыворотке крови [6]. Другое исследование на крысах продемонстрировало, что экстракт из картофеля может замедлять развитие рака молочной железы [7]. Также предполагается, что полифенолы, содержащиеся в мякоти пигментированного картофеля, могли бы способствовать снижению уровня оксидативного стресса и воспалительных процессов у людей [8].

Отмечена сильная положительная корреляция между содержанием антоцианов и других групп фенольных соединений в мякоти картофеля и антиоксидантной активностью [9, 10].

Основные группы веществ с антиоксидантной активностью, содержащиеся в клубнях пигментированного картофеля – каротиноиды, витамин Е, витамин С, фенольные соединения, такие как фенольные кислоты и антоцианы.

Каротиноиды. Содержание каротиноидов в картофеле определяет цвет мякоти: клубни с белой мякотью отличаются низким содержанием каротиноидов, с желтой – умеренным, а оранжевые – высоким. Суммарное содержание каротиноидов в картофеле разных сортов варьируется от 0,5 до 26,6 мг/г сухой массы [2]. Каротиноиды в картофеле относятся к группам бициклических каротинов и ксантофиллов. Каротины (например, β -каротин) представляют собой чистые полиеновые углеводороды, тогда как ксантофиллы (например, лютеин) содержат кислородные группы (гидроксильные, эпокси- или карбонильные группы). Основными каротиноидами в картофеле являются виолаксантин, лютеин, зеаксантин, неоксантин и антраксантин, но, их вклад в суммарное содержание варьируется среди сортов. Состав каротиноидов в кожуре и в мякоти клубней картофеля не отличается [11].

Витамин Е. К витамину Е относят 4 токоферолы (α , β , γ и δ) и 4 токотриенола (α , β , γ и δ) среди которых α -токоферол имеет самую высокую биологическую активность. В картофеле преобладает α -токоферол. γ -токоферол и α -токотриенол обнаруживались в незначительных количествах [12]. При пересчете на сухую массу содержание

витамина Е находится в диапазоне от 0,8 до 34,8 мг / г. Существенных различий в содержании α -токоферола у картофеля с красной и белой мякотью выявлено не было [13]. Согласно другим данным, содержание витамина Е в испеченном картофеле с красной мякотью было в 2 раза выше, чем в белом, но все равно оставалось крайне низким (0,08 мг/100 г). [14]

Фенольные соединения. Имеются данные о высоком содержании фенольных соединений в мякоти картофеля. Картофель считается третьим по значимости источником фенольных соединений в питании после яблок и апельсинов [15]. Сообщается о наличии в картофеле таких групп фенольных соединений, как лигнин, кумарины, антоцианы, фенольные кислоты, флавоны, флавоноиды [2]. Фенольные соединения присутствуют как в мякоти, так и в кожуре картофеля, но в основной массе сосредоточены именно в кожуре. Сорта картофеля с фиолетовой и красной кожурой содержат в 2 раза больше фенольных кислот в кожуре, чем сорта с кожурой белого цвета, а содержание фенольных кислот в мякоти у таких сортов в 3-4 раза выше [2].

Флавоноиды. Содержание флавоноидов в картофеле составляло от 200 до 300 мг / г свежей массы [16]. В картофеле выявлено наличие следующих флавоноидов: катехин, эпикатехин, эридиктиол, каемпферол и нарингенин [17]. Флавонолы, такие как рутин, также присутствуют в картофеле. Содержание флавонолов в картофеле незначительно, но его можно рассматривать как ценный источник этих соединений из-за высокого потребления [18]. В картофельной кожуре содержится кверцетин – флавонол с антиоксидантной активностью. Антиоксидантная активность в отношении флавонолов объясняется их действием в качестве акцепторов свободных радикалов. Pietta (2000) показал, что флавоноиды сильно различаются по своей антиоксидантной активности. Сообщалось, что кверцетин в три раза более эффективен в качестве антиоксиданта, чем кемпферол и эридиктиол, и в два раза эффективнее катехина [19]. Chu et al. (2000) обнаружили, что экстракты флавоноидов и флавонов обладают высокой поглощающей активностью в отношении кислородных радикалов. Картофель продемонстрировал 94-процентную активность по поглощению гидроксильных радикалов и, наряду с луком, почти полное ингибирование супероксидных радикалов [20]. Lewis et al. (1998) обнаружили, что сорта с мякотью пурпурного или красного цвета имели вдвое большую концентрацию флавоноидов, чем сорта с мякотью белого цвета, и их концентрации значительно выше в кожуре (900 мг в пурпурном и 500 мг в красном на 100 г свежей массы) [16].

Антоцианы. Антоцианы являются одним из классов флавоноидов и присутствуют в значительных количествах в картофеле с пигментированной мякотью. Содержание антоцианов в картофеле варьируется от 5,5 до 35 мг/100 г сухой массы [21]. Пигментированный картофель может служить потенциальным источником природных антоцианов, поскольку имеет невысокую стоимость и является распространенным продуктом питания [22]. Красный и пурпурный картофель содержит ацилированные глюкозиды пеларгонидина, тогда как пурпурный картофель – ацилированные глюкозиды мальвидина, петунидина, пеонидина и дельфинидина [17, 23]. Fossen и Andersen (2000) сообщили, что антоцианы картофеля пурпурного цвета (сорт Конго) состояли из ферулилглюко- и гамно-пиранозидов мальвидина и петунидина, новых групп антоцианов [24].

Содержание антоцианов, фенольных соединений и антиоксидантная активность после промышленной переработки картофеля

Перед употреблением картофель обычно подвергается переработке. Различные способы приготовления картофеля являются важным фактором, оказывающим влияние

на химический состав конечного продукта и его диетические качества. Изменение химического состава картофеля происходит в процессе хранения и приготовления и определяется сортом, условиями культивирования и хранения, способами переработки [11, 25]. Так культивирование картофеля в условиях более низкой среднесуточной температуры способствует большому накоплению антоцианов с антиоксидантными свойствами [27]. Информация о содержании антоцианов при длительном хранении картофеля довольно противоречива. Согласно Jansen & Flamme (2006), хранение в течение 135 дней при 4°C не приводило к изменению профиля антоцианов у сортов картофеля с красно-фиолетовой мякотью [22]. Отмечено, что при хранении клубней при 4°C в течение 5 месяцев происходит постепенное, но значительное увеличение содержания антоцианов [26]. Согласно Hsing et al. (2008) содержание антоцианов при хранении при 4°C во многом определяется сортом. Увеличение содержания антоцианов было отмечено у сорта Red Cardinal с красной мякотью, в то время, как у других сортов с белой и фиолетовой мякотью их содержание снижалось [27]. Во многих случаях все минорные соединения из класса антоцианов, флавоноидов и фенольных кислот показывали сходные закономерности увеличения в ходе хранения, изменений в соотношении отдельных компонентов не наблюдалось [25]. Следует отметить, что увеличение содержания антоцианов в клубнях не происходит при хранении при температуре выше 4°C. Многие данные указывают на увеличение суммарного содержания фенольных соединений при хранении при низких температурах, но только у картофеля с цветной мякотью [28, 29]. Увеличение содержания антоцианов в клубнях рассматривается с точки зрения увеличения содержания в них сахаров при хранении в холодильнике. Хранение при низких температурах, как известно, вызывает накопление сахаров и крахмала в клубнях. Содержание крахмала в клубнях коррелировало с содержанием в них полифенольных соединений при хранении при 4°C [25]. Известно, что сахароза является источником углерода для фенилпропаноидного биосинтетического пути и регулятором биосинтеза антоцианов [30].

Пригодность картофеля для длительного хранения связана с генетическими свойствами сорта, которые могут изменяться под влиянием условий выращивания и хранения. Стабильность при хранении сортов зависит от периода покоя клубней, интенсивности жизненных процессов, происходящих в клубнях, а также устойчивости к механическим повреждениям и подверженности клубней грибковым и бактериальным заболеваниям во время вегетации и хранения [31]. Во время хранения химический состав картофеля изменяется, в основном, под воздействием температуры. При относительно высокой температуре хранения дыхание, транспирация и рост микробов усиливаются, вызывая явное увеличение содержания сухого вещества и потерю редуцирующих сахаров и крахмала. Большинство сортов картофеля проявляют низкую жизнеспособность при хранении при 4–6°C. Столовый картофель обычно хранится при температуре около 4°C, что продлевает период покоя, снижает интенсивность роста микробов, стабилизирует содержание сухого вещества в клубнях и снижает естественные потери, также ограничивая развитие большинства болезней хранения. Однако это приводит к накоплению редуцирующих сахаров наряду с деградацией белка, что согласуется с увеличением активности протеолитических ферментов, усиленным низкотемпературными условиями [32]. Таким образом, показателями, определяющими эффективность хранения, могут быть содержание белка и редуцирующих сахаров. Согласно Brierley et al. (1996), деградация белка связана с окончанием покоя клубней и мобилизацией запасов азота для образования

ростков, в то время как расщепление белков согласуется с увеличением активности протеолитического фермента. Длительное хранение приводит к уменьшению содержания большинства аминокислот, и аналогичная тенденция к снижению наблюдается в общем белке [32]. В этих исследованиях также указывается, что аминокислотный состав картофеля при длительном хранении, как правило, в условиях низких температур, зависит, прежде всего, от времени хранения, а также от сорта картофеля. Для картофеля с красной мякотью показано, что температура хранения в диапазоне от 2 до 5°C не оказывает влияние на содержание белка и его качество. Однако при длительном хранении в красном картофеле возможны потери таких аминокислот как валин, лейцин, тирозин, гистидин и аргинин. При этом различия в содержании белков и аминокислот в ходе хранения не определялись цветом мякоти [33].

Утверждение, что картофель теряет свои антиоксидантные свойства в ходе кулинарной обработки довольно распространено [34]. Согласно Tian et al., (2016) любые из используемых в быту методов кулинарной обработки картофеля (варка, запекание, приготовление на пару, приготовление в микроволновой печи, жарка) приводили к снижению содержания всех групп соединений с антиоксидантной активностью (витамин С, фенольные соединения, антоцианы, каротиноиды) на 7-90% и уменьшению антиоксидантной активности. Лишь приготовление картофеля в аэрогриле способствовало увеличению его антиоксидантных свойств на 30,52% [10].

Однако ряд исследований демонстрируют, что антиоксидантная активность картофеля с сине-фиолетовой и красной мякотью не снижалась, а для некоторых сортов даже увеличивалась после варки [35, 36]. Приготовление картофеля в микроволновой печи также способствует сохранению и увеличению содержания антоцианов по сравнению с такими способами кулинарной обработки, как жарка или запекание [21, 25]. Согласно Navarre et al., (2010) содержание хлорогеновой кислоты, флавонолов и витамина С в клубнях сортов картофеля с красной мякотью практически не снижалась после приготовления в микроволновой печи, варки на пару, запекания или жарки во фритюре. Пищевая обработка обычно приводила к увеличению извлекаемых количеств этих групп соединений [37]. Аналогичным образом в продуктах из измельченного картофеля, например, в картофельной муке, наблюдалось значительное увеличение содержания растворимых фенольных соединений по сравнению с переработанными клубнями [38]. Увеличение содержания флавоноидов и полифенолов в экструдатах можно объяснить разрушением стенок растительных клеток, обеспечивающим лучшую экстрагируемость, разрывом химических связей полифенолов с более высокой молекулярной массой и образованием растворимых полифенолов с низкой молекулярной массой и их взаимопревращениями [25].

Использование картофеля с красной и фиолетовой мякотью для приготовления снеков и других полуфабрикатов способствует ингибированию окисления жиров, что благоприятно сказывается на хранении продукта. Антиоксидантная активность таких снеков также выше, а потери антоцианов в ходе переработки составляют 26% для картофеля с красной мякотью и 6% для картофеля с мякотью фиолетовой [39]. Согласно Nems et al., (2015), снеки, полученные из картофельной муки, произведенной из окрашенных клубней, обладали большей антиоксидантной активностью (в 2-3 раза) по сравнению с контролем и содержали на 40% больше полифенольных соединений [40]. Также потери антоцианов при обработке были самыми низкими у сортов с красной и фиолетовой мякотью (Blue songo и Herbie 26) [40]. Сообщается о значительном увеличении концентрации производных коричных кислот

(493%) после жарки в ходе приготовления чипсов из картофеля с цветной мякотью. Содержание общих фенольных соединений и антиоксидантная активность также увеличивались [41]. Согласно другим данным, процесс жарки вызывал почти полную деграцию антоцианов, в то время как содержание полифенолов оставалось стабильным (особенно в чипсах, полученных из картофеля с красной мякотью). Антиоксидантная активность значительно снижалась в чипсах, полученных из фиолетового картофеля. Большую стабильность после длительного хранения проявляли сорта с красной мякотью, а полученные из них чипсы обладали лучшими свойствами [3].

В ходе воздушно-струйной сушки ломтиков картофеля с окрашенной мякотью наблюдалось снижение содержания антоцианов в зависимости от времени сушки и температуры. При высоких температурах антоцианы разлагались быстрее. Сушка при 65 °С соответствовала наибольшему содержанию антоцианов и антиоксидантной активности конечного продукта [42].

Антиоксидантная активность картофеля с белой и желтой мякотью обеспечивается в основном за счет хлорогеновой кислоты, в то время, как антоцианы являются основными антиоксидантами у картофеля с фиолетовой и красной мякотью [36].

Информация об антиоксидантных свойствах картофеля после промышленной и кулинарной переработки довольно противоречива. Содержание антоциановых пигментов снижается, но уровень полифенольных соединений остается стабильным или даже увеличивается. Изменения в содержании антиоксидантов в ходе хранения, приготовления и переработки, возможно, сортоспецифичны. Таким образом, даже после кулинарной и промышленной обработки картофель, особенно с окрашенной мякотью, является ценным источником антиоксидантов. Наиболее предпочтительным способом кулинарной обработки картофеля с целью сохранения и увеличения концентраций веществ с антиоксидантной активностью является варка и приготовление в микроволновой печи. Использование сырья из картофеля с красной и фиолетовой мякотью в производстве чипсов и снеков также повышает антиоксидантную активность этих продуктов, улучшает их внешний вид и способствует сохранению качества.

Биосинтез антоцианов картофеля

Высокая питательная ценность и преимущества для здоровья при потреблении пигментированного картофеля делают селекцию по признаку окраски кожуры и мякоти и биотехнологические подходы для регуляции накопления антоцианов в клубнях перспективными задачами. Для решения данных задач первоначально необходимо рассмотреть процесс биосинтеза антоцианов на молекулярно-генетическом уровне.

Пути биосинтеза антоцианов является одной из ветвей биосинтеза флавоноидов и включены в фенилпропаноидный метаболический путь. Регуляция биосинтеза флавоноидов тщательно изучена. У растений в данный метаболический путь включены ферменты хальконсинтаза (CHS), хальконфлаванонизомераза (F3H), дигидрофлавонол-4-редуктаза (DFR), флаванон-3-гидроксилаза (F3H), флавоноид-3'-гидроксилаза (F3'H), флавоноид-3'-5'-гидроксилаза (F3'5'H), лейкоантоцианидиндиоксигеназа/антоцианидинсинтаза (LDOX/ANS).

Метаболический путь биосинтеза флавоноидов начинается с конденсации п-кумароил-КоА с тремя молекулами малонил-КоА с образованием халькона (нарингенин-халькона или тетрагидрохалькона) с помощью хальконсинтазы (CHS). Халькон превращается с помощью хальконизомеразы (CHI) в флаванон нарингенин, центральный

флавоноидный промежуточный продукт. После этого флавонон-3-гидроксилаза (F3H) превращает нарингенин в флавононол-дигидрокамфферол (ДНК или аромандендрин), который может использоваться флавоноид-3'-гидроксилазой (F3'H) для получения дигидрокверцетина (таксофолина) или альтернативно - флавоноид 3', 5'-гидроксилазой (F3'5'H) с образованием дигидромирицетина (ампеллопина). Дигидрофлавонол-4-редуктаза (DFR) превращает дигидрокамфферол (или прямые продукты ферментов F3'H или F3'5'H) в лейкоантоцианидины, которые затем превращаются в окрашенные антоцианидины (например, цианидин, пеларгонидин, дельфинидин) с помощью антоцианидинсинтазы (ANS) или лейкоантоцианидиндиоксигеназы (LDOX). Эти антоцианидины могут быть далее преобразованы трансферазами, такими как метилтрансферазы (OMT) и ацетилазы, и дополнительно подвергнуты воздействию 3-О-гликозилтрансфераз (3GT) для получения антоцианидин-3-О-глюкозидов, которые являются химически стабильными, водорастворимыми пигментами.

Регуляция биосинтеза антоцианов на уровне транскрипции

Экспрессия генов ранних этапов биосинтеза флавоноидов (EBG: CHS, CHI, F3H, F3'H и FLS) модулируется подгруппой 7 транскрипционных факторов R2R3-MYB (MYB11, MYB12, MYB111) в дополнение к MYB75 / PAP1 [43]. Гены последующих путей биосинтеза (LBG: DFR, ANS / LDOX, UFGT) и транспортеры, встроенные в тонопласт (MATE, ABC), регулируются комплексом транскрипционных факторов, таких как R2R3 MYB, bHLH и WD40, которые образуют комплекс MBW (R2R3-MYB, bHLH и WD40) [44]. Таким образом, паттерны экспрессии компонентов MBW могут определять разнообразие паттернов пигментации растительных тканей.

R2R3 MYB принадлежат к классу активаторов биосинтеза антоцианов и являются самым многочисленным классом факторов инициации транскрипции у растений, они были идентифицированы у многих видов и их роль хорошо изучена [45].

bHLH являются вторым по величине классом транскрипционных факторов. Как правило, первые 200 аминокислот белка участвуют во взаимодействии с MYB, тогда как следующие 200 аминокислот взаимодействуют с белком WD40. Домены bHLH участвуют в образовании гомо- или гетеродимеров с другими белками bHLH, что часто является предпосылкой распознавания ДНК и способствует специфичности связывания ДНК. Группа транскрипционных факторов bHLH была разделена на 26 подгрупп, но если включить «нетипичные» bHLH, то она будет расширена до 32 подгрупп [46]. Связанные с флавоноидами bHLH были сгруппированы в подгруппу IIIf.

WD40 обеспечивает стабильную платформу для формирования комплекса MYB и bHLH [45]. В основном, уровень экспрессии генов WD40, например, у картофеля (StAN11), сопоставим в тканях, содержащих и не содержащих антоцианы [43]. Эти и другие данные указывают на то, что базовый уровень экспрессии WD40 достаточен для обеспечения синтеза антоцианов, по крайней мере у пасленовых [47].

Гены *S. tuberosum*, вовлеченные в биосинтез антоцианов

Регуляция пигментации картофеля была показана с помощью сетевого анализа метаболома и транскриптома [48]. В ростках картофеля было идентифицировано 22 соединения и 119 транскриптов, включая те, которые участвуют в биосинтезе антоцианов, гормоны, транскрип-

ционные факторы и связанные с передачей сигналов гены.

В работах, посвященных молекулярным механизмам и генам, вовлеченным в биосинтез антоцианов в мякоти клубней картофеля, подчеркивается роль гена StAN1 (R2R3-MYB активатор). StAN1 является не только важнейшим регулятором биосинтеза антоцианов в пигментированной коже картофеля, но и ключевым регулятором биосинтеза других фенолпропаноидов в клубнях и регулируется сахарозой [49]. Сахароза может усилить синтез антоцианов, однако не способна вызывать изменения у безантоциановых мутантов [50].

Отмечается высокая внутривидовая изменчивость гена StAN1 [50, 51]. Были обнаружены аллельные варианты гена StAN1 – StAN1-R0 (KM822778), StAN1-R1 (KM822779), StAN1-R3 (KM822780). StAN1 экспрессируется как в обычных, так и в пигментированных клубнях, причем уровень экспрессии гена не пропорционален количеству флавоноидов в растении [50].

Таблица 1. Регуляторные гены картофеля, вовлеченные в биосинтез антоцианов
Table 1. Potato regulatory genes involved in anthocyanin biosynthesis

Регуляторные гены	Обозначение у <i>S. tuberosum</i>
R2R3-MYB активатор	StAN1, StMYBA1, StMYB113, StMYB12
R2R3-MYB репрессор	stMYB44
bHLH (AN1)	StbHLH1
bHLH(JAF13)	StJAF13
WD40	StAN11, StWD40

В промоторах StAN1 обнаружена вариабельность по числу элементов, связывающихся с сахарозой и с метилжасмонатом [49].

MYB с высокой гомологией к белку AN1, StMYBA1 является возможным псевдогеном AN1 [51]. Позже были выявлены два аллельных варианта – StMYBA1-1, который может экспрессироваться во всех тканях вне зависимости от их пигментации, и StMYBA1-2, активный только в фиолетовых клубнях [50]. Экспрессия у StMYBA1 значительно ниже, чем у StAN1, и ее строгая корреляция с накоплением полифенолов в клубнях не проявляется.

StMYB113 предположительно участвует в положительной регуляции метаболизма фенолпропаноидов. Выделены три функционально различных варианта гена (StMYBA113-1, StMYBA113-2 и StMYBA113-3). StMYBA113-1 экспрессируется как в пигментированных, так и в неокрашенных тканях картофеля, StMYBA113-3 – только в фиолетовой коже, но имеет укороченный белковый продукт из-за делеции длиной 130 п.н., выявленной в кДНК и вызывающей появление стоп-кодона на месте 9-й аминокислоты. По сравнению с другими аллелями у StMYBA113-2, который экспрессируется только в красной коже, обнаружены несколько делеции, приводящих к аминокислотным заменам [50].

Тепловой стресс снижал экспрессию транскрипционных факторов MYR R2R3 StAN1 и StbHLH1, членов транскрипционного комплекса, ответственного за скоординированную регуляцию пигментации кожи и мякоти клубней картофеля, а также генов пути биосинтеза антоцианов в белых областях. Однако гены основного фенол-

пропаноидного метаболического пути, пути биосинтеза лигнина и хлорогеновой кислоты были усилены в белых областях, что позволяет предположить, что подавление биосинтеза антоцианов может привести к усилению биосинтеза фенолпропаноидов в пути биосинтеза хлорогеновой кислоты или лигнина. При воздействии высоких температур экспрессия StMYB44-1 и StMYB44-2 была усилена.

Было также показано, что негативную роль в регуляции биосинтеза антоцианов в клубнях картофеля играет активатор StMYB12, который является мишенью для мРНК828 [52].

StbHLH1 демонстрирует сильную связь с экспрессией фенолпропаноидов в клубнях картофеля и может способствовать накоплению антоцианов в листьях картофеля, тогда как StJAF13 действует как предполагаемый ко-регулятор AN1 для экспрессии генов антоцианов в листьях картофеля [49, 51].

StbHLH1 и StJAF13 являются ключевыми ко-регуляторами биосинтеза антоцианов, тогда как транскрипты вариантов MYB StAN1, StMYBA1 и StMYB113 хорошо экспрессируются даже в отсутствие пигментации [50].

Насколько известно, уровень экспрессии StWD40 коррелирует с содержанием антоцианов и фенольных соединений, в красных и фиолетовых клубнях он выше в 3-5 раз [49]. Но StWD40 не является инициатором биосинтеза антоцианов сам по себе.

Установлено, что для *S. tuberosum* ключевым геном, переключающим синтез с красных пигментов на фиолетовые, является StF3 5 H. Экспериментально подтверждено, что введение кДНК этого гена в качестве трансгена изменяет окраску кожуры картофельных клубней с красной на фиолетовую [53].

Была исследована структура последовательностей основных регуляторных генов (R2R3 MYB, bHLH и WD40), вовлеченных в биосинтез антоцианов у 36 сортов и гибридов картофеля отечественной селекции с различными типами пигментации клубней и листьев. Высокая вариабельность была отмечена у гена stAN1 как в промоторной области, так и в области 3 экзона. Анализ транскрипционной активности, проведенный на 8 генотипах, показал связь между уровнем активности генов StAN1 и StWD40 [54].

Содержание антоцианов и устойчивость к воздействию абиотических и биотических факторов

Окраска стеблей и листьев антоциановыми пигментами является адаптивным признаком. Имеются данные о

защитной роли антоцианов в ответе на стресс – избыточное УФ-излучение, засуху, высокие или низкие температуры, засоление почвы, дефицит минеральных веществ, токсическое воздействие ионов тяжелых металлов. Антоцианы представляют собой фотозащитные агенты, которые затегают и защищают фотосинтетический аппарат, поглощая избыточный видимый и ультрафиолетовый свет и удаляя свободные радикалы [55]. Действуя в качестве антиоксидантов, антоцианины также предотвращают перекисное окисление липидов и поддерживают целостность мембран, что замедляет старение клеток и может играть важную роль в улучшении послеуборочных показателей качества овощей [56]. Кроме того, наличие антоцианов может уменьшить восприимчивость к заражению насекомыми и патогенами. Клубни картофеля с высоким содержанием антоцианов на 28% более устойчивы к поражению мокрой гнилью [57].

Растения с высоким содержанием антоцианов в листьях демонстрируют большую устойчивость к тепловому стрессу

и более быстрое восстановление после окислительного стресса, вызванного механическим повреждением [56].

Также было установлено, что экспрессия ключевых генов метаболического пути биосинтеза полифенольных соединений коррелирует с содержанием полифенолов в клубнях картофеля в условиях засухи и в нормальных условиях. Измененный пул сахарозы в клубнях картофеля при засухе может быть ответственным, по крайней мере, в антоцианинсодержащих клубнях, за изменения в экспрессии генов и, в свою очередь, за изменение содержания полифенолов [58]. Тот факт, что накопление антоцианов индуцируются при различных биотических и абиотических стрессах, указывает на роль в механизмах преодоления стресса в клетках [59]. Примечательно, что разные типы стресса вызывают разные антоциановые профили [60], что также позволяет предположить, что отдельные группы антоцианов могут играть разные роли в физиологии растений.

● Литература / References

- López-Cobo A., Gómez-Caravaca A.M., Cerretani L., Segura-Carretero A., Fernández-Gutiérrez A. Distribution of phenolic compounds and other polar compounds in the tuber of *Solanum tuberosum* L. by HPLC-DAD-q-TOF and study of their antioxidant activity. *J. Food Compos. Anal.* 2014;36:1–11. <https://doi.org/10.1016/j.jfca.2014.04.009>.
- Ezekiel R., Singh N., Sharma S., Kaur A. Beneficial phytochemicals in potato - a review. *Food Res. Int.* 2013;50:487–496. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2011.04.025>.
- Kita A., Bałowska-Barczak A., Hamouz K., Kułakowska K., Lisirska G. The effect of frying on anthocyanin stability and antioxidant activity of crisps from red- and purple-fleshed potatoes (*Solanum tuberosum* L.) *Journal of Food Composition and Analysis.* 2013;32(2):169–175. <https://doi.org/10.1016/j.jfca.2013.09.006>.
- Vinson J.A., Demkosky C.A., Navarre D.A., Smyda M.A. High-antioxidant potatoes: Acute *in vivo* antioxidant source and hypotensive agent in humans after supplementation to hypertensive subjects. *J. Agric. Food Chem.* 2012;60(27):6749–6754. <https://doi.org/10.1021/jf2045262>.
- Singh N., Rajini P.S. Antioxidant-mediated protective effect of potato peel extract in erythrocytes against oxidative damage. *Chemico-Biological Interaction.* 2008;173:97–104. <https://doi.org/10.1016/j.cbi.2008.03.008>.
- Choi M.K., Park S.J., Eom S.H., Kang M.H. Anti-diabetic and hypolipidemic effects of purple-fleshed potato in streptozotocin-induced diabetic rats. *Food Sci. Biotechnol.* 2013;22:1–6. <https://doi.org/10.1007/s10068-013-0231-5>.
- Thompson M.D., Thompson H.J., McGinley J.N., Neil E.S., Rush D.K., Holm D.G., Stushnoff C. Functional food characteristics of potato cultivars (*Solanum tuberosum* L.): Photochemical composition and inhibition of 1-methyl-1-nitrosourea induced breast cancer in rats. *Journal of Food Composition and Analysis.* 2009;22:571–576. <https://doi.org/10.3945/jn.110.128074>.
- Kaspar K.L., Park J.S., Brown C.R., Mathison B.D., Navarre D.A., Chew B.P. Pigmented potato consumption alters oxidative stress and inflammatory damage in men. *J. Nutr.* 2011;141:108–111. <https://doi.org/10.3945/jn.110.128074>.
- Hamouz K., Lachman J., Hejtmánková K., Pazderů K., Čížek M., Dvořák P. Effect of natural and growing conditions on the content of phenolics in potatoes with different flesh colour. *Plant, Soil and Environment.* 2010;56:368–374. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2016.01.120>.
- Tian J., Chen J., Ye X., Chen S. Health benefits of the potato affected by domestic cooking: a review. *Food Chemistry.* 2016;202:165–175. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2016.01.120>.
- Burmeister A., Bondiek S., Apel L., Kühne C., Hillebrand S., Fleischmann P. Comparison of carotenoid and anthocyanin profiles of raw and boiled *Solanum tuberosum* and *Solanum phureja* tubers. *J. Food Compos. Anal.* 2011;24(6):865–872. <https://doi.org/10.1016/j.jfca.2011.03.006>.
- Andre C.M., Ghislain M., Bertin P., Oufir M., Herrera Mdel R, Hoffmann L., Hausman J.F., Larondelle Y., Evers D. Andean potato cultivars (*Solanum tuberosum* L.) as source of antioxidant and mineral micronutrients. *Journal of Agricultural and Food Chemistry.* 2007;55:366–378. <https://doi.org/10.1021/jf062740i>.
- Evers D., Deußer H. Potato Antioxidant Compounds: Impact of Cultivation Methods and Relevance for Diet and Health. In: Nutrition, Well-Being and Health. Bouayed J., In Tech; 2012. 95–118. <https://doi.org/10.5772/31077>.
- Padmanabhan P., Sullivan J.A., Paliyath G. Potatoes and Related Crops. In: The Encyclopedia of Food and Health, Edition: Vol 4, 2016, Chapter: 556, Publisher: Oxford: Academic Press., Editors: Benjamin Caballero, Paul M Finglas, Fidel Toldra; 2016. 446–45 <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384947-2.00556-0>.
- Chun O.K., Kim D.O., Smith N., Schroeder D., Taek J., Chang H., Lee Y. Daily consumption of phenolics and total antioxidant capacity from fruit and vegetables in the American diet. *Journal of the Science of Food and Agriculture.* 2005;85:1715–1724. <https://doi.org/10.1002/jsfa.2176>.
- Lewis C.E., Walker J., Lancaster J.E., Sutton K.H. Determination of anthocyanins, flavonoids and phenolic acids in potatoes. I: Coloured cultivars of *Solanum tuberosum* L. *Journal of the Science of Food and Agriculture.* 1998;77:45–57. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0010\(199805\)77:1<45::AID-JSFA1>3.0.CO;2-S](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0010(199805)77:1<45::AID-JSFA1>3.0.CO;2-S).
- Brown C.R. Antioxidants in potato. *American Journal of Potato Research.* 2005;62:163–172. <https://doi.org/10.1007/BF02853654>.
- Tudela J.A., Cantos E., Espin J.C., Tomás-Barberán F.A., Gil M.I. Induction of antioxidant flavonol biosynthesis in fresh-cut potatoes. Effect of domestic cooking. *Journal of Agricultural and Food Chemistry.* 2002;50:5925–5931. <https://doi.org/10.1021/jf020330y>.
- Pietta P.G. Flavonoids as antioxidants. *Journal of Natural Products.* 2000;63:1035–1042. <https://doi.org/10.1021/np9904509>.
- Chu Y.H., Chang C.L., Hsu H.F. Flavonoid content of several vegetables and their antioxidant activity. *Journal of the Science of Food and Agriculture.* 2000;80:561–566. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0010\(200004\)80:5<561::AID-JSFA574>3.0.CO;2-%23](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0010(200004)80:5<561::AID-JSFA574>3.0.CO;2-%23).
- Brown C.R., Durst R.W., Wrolstad R., De Jong W. Variability of phytonutrient content of potato in relation to growing location and cooking method. *Potato Research.* 2008;51:259–270. <https://doi.org/10.1007/s11540-008-9115-0>.
- Jansen G., Flamme W. Coloured potatoes (*Solanum tuberosum* L.) – anthocyanin content and tuber quality. *Genetic Resources and Crop Evolution.* 2006;53:1321–1331. <https://doi.org/10.1007/s10722-005-3880-2>.
- Lachman J., Hamouz K. Red and purple coloured potatoes as a significant antioxidant source in human nutrition – a review. *Plant Soil Environ.* 2005;51:477–482. <https://doi.org/10.17221/3620-PSE>.
- Fossen T.R., Andersen O.M. Anthocyanins from tubers and shoots of the purple potato *Solanum tuberosum*. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology.* 2000;75:360–363. <https://doi.org/10.1080/14620316.2000.11511251>.
- Lachman J., Hamouz K., Orsák M., Pivec V., Hejtmánková K., Pazderů K., Dvořák P., Čepl J. Impact of selected factors - cultivar, storage, cooking and baking on the content of anthocyanins in coloured-flesh potatoes. *Food Chem.* 2012;133:1107–1116. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2011.07.077>.

26. Lewis C.E., Walker J.R.L., Lancaster J.E. Changes in anthocyanin, flavonoid and phenolic acid concentrations during development and storage of coloured potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 1999;79(2):311–316. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0010\(199902\)79:2<311::AID-JSFA199>3.0.CO;2-Q](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0010(199902)79:2<311::AID-JSFA199>3.0.CO;2-Q).
27. Hüsing B., Herrmann M.E., Hillebrand S., Winterhalter P., Schliephake U., Trautz D. Cultivation and analysis of anthocyanin containing types of potatoes in organic and integrated farming systems regarding cultivability and additional health. 16th IFOAM Organic World Congress, Modena, Italy, June 16-20, 2008.
28. Madiwale G.P., Reddivari L., Holm D.G., Vanamala J. Storage elevates phenolic content and antioxidant activity but suppresses antiproliferative and pro-apoptotic properties of colored-flesh potatoes against human colon cancer cell lines. *J. Agric. Food Chem.* 2011;59:8155–8166. <https://doi.org/10.1021/jf201073g>.
29. Yamdeu Galani J.H., Mankad P.M., Shah A.K., Patel N.J., Acharya R.R., Talati J.G. Effect of storage temperature on vitamin C, total phenolics, HPLC phenolic acid profile and antioxidant capacity of eleven potato (*Solanum tuberosum*) varieties. *Horticultural Plant Journal*. 2017;3(2):73–89. <https://doi.org/10.1016/j.hpj.2017.07.004>.
30. Teng S., Keurentjes J., Bentsink L., Koornneef M., Smeekens S. Sucrose-specific induction of anthocyanin biosynthesis in Arabidopsis requires the MYB75/PAP1 gene. *Plant Physiol.* 2005;39(4):1840–1852. <https://doi.org/10.1104/pp.105.066688>.
31. Kołodziejczyk M. Effect of nitrogen fertilisation and microbial preparations on quality and storage losses in edible potato. *Acta Agrophysica*. 2016;23(1):67–78.
32. Brierley E.R., Bonner P.L.R., Cobb A.H. Factors influencing the free amino acid content of potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers during prolonged storage. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 1996;70:515–525. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0010\(199604\)70:4<515::AID-JSFA529>3.0.CO;2-P](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0010(199604)70:4<515::AID-JSFA529>3.0.CO;2-P).
33. Pęksa A., Miedzianka, J., Nemš, A. Amino acid composition of flesh-coloured potatoes as affected by storage conditions. *Food Chemistry*. 2018;266:335–342. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2018.06.026>.
34. Kim H.J., Park W.S., Bae J.Y., Kang S.Y., Yang M.H., Lee S., Lee H.S., Kwak S.S., Ahn M.J. Variations in the carotenoid and anthocyanin contents of Korean cultural varieties and home-processed sweet potatoes. *Journal of Food Composition and Analysis*. 2015;41:188–193. <https://doi.org/10.1016/j.jfca.2015.01.012>.
35. Mulinacci N., Ieri F., Giaccherini C., Innocenti M., Andrenelli L., Canova G., Casiraghi M.C. Effect of cooking on the anthocyanins, phenolic acids, glycoalkaloids, and resistant starch content in two pigmented cultivars of *Solanum tuberosum* L. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2008;56(24):11830–11838. <https://doi.org/10.1021/jf801521e>.
36. Bellumori M., Innocenti M., Michelozzi M., Cerretani L., Mulinacci N. Coloured-fleshed potatoes after boiling: Promising sources of known antioxidant compounds. *Journal of Food Composition and Analysis*. 2017;59:1–7. <https://doi.org/10.1016/j.jfca.2017.02.004>.
37. Navarre D.A., Shakya R., Holden J., Kumar S. The effect of different cooking methods on phenolics and vitamin C in developmentally young potato tubers. *American Journal of Potato Research*. 2010;87(4):350–359. <https://doi.org/10.1007/s12230-010-9141-8>.
38. Nayak B., Liu R., Berrios J., Tang J., Derito C. Bioavailability of antioxidants in extruded products prepared from purple potato and dry pea flours. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2011;59:8233–8243. <https://doi.org/10.1021/jf200732p>.
39. Nemš A., Pęksa A. Polyphenols of coloured-flesh potatoes as native antioxidants in stored fried snacks. *LWT*. 2018;97:597–602. <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2018.07.053>.
40. Nemš A., Pęksa A., Kucharska A.Z., Sokół-Łętowska A., Kita A., Drożdż W., Hamouz K. Anthocyanin and antioxidant activity of snacks with coloured potato. *Food Chemistry*. 2015;172:175–182. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2014.09.033>.
41. Ruiz A., Aguilera A., Ercoli S., Parada J., Winterhalter P., Contreras B., Cornejo P. Effect of the frying process on the composition of hydroxycinnamic acid derivatives and antioxidant activity in flesh colored potatoes. *Food Chemistry*. 2018;268:577–584. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2018.06.116>.
42. Qiu G., Wang D., Song X., Deng Y., Zhao Y. Degradation kinetics and antioxidant capacity of anthocyanins in air-impingement jet dried purple potato slices. *Food Research International*, 2018;105:121–128. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2017.10.050>.
43. Liu Y., Lin-Wang K., Deng C., Warran B., Wang L., Yu B., Yang H., Wang J., Espley R.V., Zhang J., Wang D., Allan A.C. Comparative transcriptome analysis of white and purple potato to identify genes involved in anthocyanin biosynthesis. *PLoS ONE*. 2015;10(6):10:e0129148. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129148>.
44. Dubos C., Stracke R., Grotewold E., Weisshaar B., Martin C., Lepiniec L. MYB transcription factors in Arabidopsis. *Trends Plant Sci.* 2010;15:573–581. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.06.005>.
45. Montefiori M., Brendolise C., Dare A.P., Lin-Wang K., Davies K.M., Hellens R.P., Allan A.C. In the *Solanaceae*, a hierarchy of bHLHs confer distinct target specificity to the anthocyanin regulatory complex. *J. Exp. Bot.* 2015;66:1427–1436. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru494>.
46. Carretero-Paulet L., Galstyan A., Roig-Villanova I., Martinez-Garcia J.F., Bilbao-Castro J.R., Robertson D.L. Genome-wide classification and evolutionary analysis of the bHLH family of transcription factors in Arabidopsis, poplar, rice, moss, and algae. *Plant Physiology*. 2010;153:1398–1412. <https://doi.org/10.1104/pp.110.153593>.
47. Liu Y., Tikunov Y., Schouten R.E., Marcelis L.F.M., Visser R.G.F., Bovy R.A. Anthocyanin biosynthesis and degradation mechanisms in *Solanaceous* vegetables: a review. *Frontiers in Chemistry*. 2018;6(52):1–17. <https://doi.org/10.3389/fchem.2018.00052>.
48. Cho K., Cho K.S., Sohn H.B., Ha I.J., Hong S.Y., Lee H., Kim Y.M., Nam M.H. Network analysis of the metabolome and transcriptome reveals novel regulation of potato pigmentation. *Journal of Experimental Botany*. 2016; 67:1519–1533. [10.1093/jxb/erv549](https://doi.org/10.1093/jxb/erv549).
49. Payyavula R.S., Singh R.K., Navarre D.A. Transcription factors, sucrose, and sucrose metabolic genes interact to regulate potato phenylpropanoid metabolism. *Journal of Experimental Botany*. 2013;64:5115–5131. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert303>.
50. Liu Y., Lin-Wang K., Espley R.V., Wang L., Yang H., Yu B., Allan A.C. Functional diversification of the potato R2R3 MYB anthocyanin activators AN1, MYBA1, and MYB113 and their interaction with basic helix-loop-helix cofactors. *Journal of Experimental Botany*. 2016;67(8):2159–2176. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw014>.
51. D'Amelia V., Aversano R., Batelli G., Caruso I., Castellano Moreno M., Castro-Sanz A.B., Chiaiese P., Fasano C., Palomba F., Carputo D. High AN1 variability and interaction with basic helix-loop-helix co-factors related to anthocyanin biosynthesis in potato leaves. *Plant J.* 2014;80(3):527–540. <https://doi.org/10.1111/tpj.12653>.
52. Bonar N., Liney M., Zhang R., Austin C., Dessoly J., Davidson D., Stephens J., McDougall G., Taylor M., Bryan G.J., Hornyk C. Potato miR828 is associated with purple tuber skin and flesh color. *Frontiers in Plant Science*. 2018;9(1742):1–16. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01742>.
53. Jung C.S., Griffiths H.M., De Jong D.M., Cheng S., Bodis M., De Jong W.S. The potato P locus codes for flavonoid 3',5'-hydroxylase. *Theor. Appl. Genet.* 2005;110(2):269–275. <https://doi.org/10.1007/s00122-004-1829-z>.
54. Strygina K.V., Kochetov A.V., Khlestkina E.K. Genetic control of anthocyanin pigmentation of potato tissues. *BMC Genetics*. 2019; 20(S1):27 <https://doi.org/10.1186/s12863-019-0728-x>.
55. Guo J., Han W., Wang M.H. Ultraviolet and environmental stresses involved in the induction and regulation of anthocyanin biosynthesis: a review. *Afr. J. Biotechnol.* 2008;7:4966–4972.
56. Jiao Y., Jiang Y., Zhai W., Yang Z. Studies on antioxidant capacity of anthocyanin extract from purple sweet potato (*Ipomoea batatas* L.). *Afr. J. Biotechnol.* 2012;11:7046–7054. <http://dx.doi.org/10.5897/AJB11.3859>.
57. Wegener C.B., Jansen G. Soft-rot Resistance of Coloured Potato Cultivars (*Solanum tuberosum* L.): The Role of Anthocyanins. *Potato Research*. 2007;50(1):31–44. <https://doi.org/10.1007/s11540-007-9027-4>.
58. André C.M., Schafleitner R., Legay S., Lefèvre I., Aliaga C., Nomberto G., Hoffmann L., Hausman J.F., Larondelle Y., Evers D. Gene expression changes related to the production of phenolic compounds in potato tubers grown under drought stress *Phytochemistry*. 2009;70(9):1107–1116. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2009.07.008>.
59. Landi M., Tattini M., Gould K.S. Multiple functional roles of anthocyanins in plant-environment interactions. *Environ. Exp. Bot.* 2015;119:4–17. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.05.012>.
60. Kovinich N., Kayanja G., Chanoca A., Otegui M.S., Grotewold E. Abiotic stresses induce different localizations of anthocyanins in Arabidopsis. *Plant Signal. Behav.* 2015;10:e1027850. <https://doi.org/10.1080/15592324.2015.1027850>.