

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2018.40595

陈小红, 韦莉, 黄玉琼, 陈礼清. 鸳鸯茉莉花色变化过程中的生理生化特性研究[J]. 植物科学学报, 2018, 36(4): 595-602

Chen XH, Wei L, Huang YQ, Chen LQ. Study on the physiological and biochemical characteristics of *Brunfelsia acuminata* petals during flowering[J]. *Plant Science Journal*, 2018, 36(4): 595-602

鸳鸯茉莉花色变化过程中的生理生化特性研究

陈小红^{1,2}, 韦莉³, 黄玉琼⁴, 陈礼清^{1*}

(1. 四川农业大学林学院, 成都 611130; 2. 长江上游生态安全协同创新中心, 成都 611130;

3. 四川省林业调查规划院, 成都 610081; 4. 宜宾县林业局, 四川宜宾 644600)

摘要:以3年生鸳鸯茉莉(*Brunfelsia acuminata* Benth.)5个不同花期(花蕾期、初开期、全开期、过渡期、末花期)的花瓣为试材,研究其开花过程中花瓣的色度值、类黄酮、类胡萝卜素、花色苷含量、细胞pH值以及相关酶活性的变化,并分析各指标之间的相关性。结果显示,除全开期外,其它4个时期各色度值变化不明显,初开期、全开期和过渡期,明亮参数L值逐渐增大,红绿参数a值、黄蓝参数b值和彩度C值急剧降低;类黄酮含量在过渡期最低,其它阶段无显著差异;类胡萝卜素含量变化呈上升-下降-稳定的趋势,全开期达到最高;花色苷含量则随开花进程不断下降,花蕾期最高;花蕾期、初开期、全开期的SOD活性变化不显著,过渡期时显著升高,末花期又迅速回落到最低值;POD活性不断上升,末花期为花蕾期的28.73倍;CAT活性前期变化不显著,末花期时有一定幅度的升高;花瓣色度各指标、花色苷含量、上述酶的活性、pH值等几个参数间均存在极显著相关性,但SOD活性、类胡萝卜素、类黄酮与所有参数的相关性均不显著。研究结果表明花色苷是影响鸳鸯茉莉花色变化的决定性代谢产物,POD和CAT活性是调节花色苷降解速率的主要抗氧化酶。

关键词: 鸳鸯茉莉; 花色; 花色素; 酶活性

中图分类号: Q945; S685.16

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2018)04-0595-08

Study on the physiological and biochemical characteristics of *Brunfelsia acuminata* petals during flowering

Chen Xiao-Hong^{1,2}, Wei Li³, Huang Yu-Qiong⁴, Chen Li-Qing^{1*}

(1. College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China; 2. Cooperative Innovation Center of Ecological Security in the Upper Reaches of the Yangtze River, Chengdu 611130, China;

3. Sichuan Forestry Inventory and Planning Institute, Chengdu 610081, China;

4. Yibin County Forestry Bureau, Yibin, Sichuan 644600, China)

Abstract: To explain the floral chromogenic mechanism of *Brunfelsia acuminata* Benth., 3-year-old *B. acuminata* petals during different flowering stages, including unfold-petal stage (UPS), initial-flowering stage (IFS), full-flowering stage (FFS), transitional-flowering stage (TFS), and flowering-wilting stage (FWS), were used and the floral color index, flavonoid content (FC), anthocyanin content (AC), carotenoid content (CC), pH index, relative enzyme activity and their correlations were measured. Results showed the flowering color change was not obvious during the UPS-IFS and TFS-FWS, the L value (bright parameter) increased gradually, whereas the A value (red/green parameter), B value (blue/yellow parameter), and C value (chroma) reduced sharply. The flavonoid content was lowest during the TFS, and there were no significant differences among the other stages. The carotenoid

收稿日期: 2018-01-09, 退修日期: 2018-03-02。

基金项目: 国家重点科技攻关项目(2011BAC09B05)。

This work was supported by a grant from the National Key Science and Technology Project(2011BAC09B05)。

作者简介: 陈小红(1977-), 女, 博士, 主要研究方向为植物生理生态(E-mail: xiaohong_chen@sicau.edu.cn)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: 454839227@qq.com)。

content trend was increasing-decreasing-stable, and the content during the FFS was the highest. The anthocyanin content decreased continuously from the UPS. The SOD activity from the UPS to FFS changed non-significantly but increased during the TFS and rapidly dropped to the lowest level during the FWS. The POD activity increased continuously and was highest during the FWS. The CAT activity changed non-significantly, and only increased in the late flowering stage. The correlations among the floral color index, anthocyanin content, POD activity, CAT activity, and pH value were significant, but were not significant among SOD activity, carotenoid content, flavonoid content, and other indexes. Anthocyanin was the decisive metabolite of *B. acuminata* flower color, and the activities of POD and CAT were the main antioxidant enzymes, which were involved in the adjustment of the anthocyanin degradation rate.

Key words: *Brunfelsia acuminata*; Flower color; Flower pigment; Enzyme activity

花色作为观赏植物的主要性状之一,是植物自然进化过程中最具适应意义的表型性状^[1-3]。植物花色常表现为单一色相,但从花开放到凋萎,在整个开花过程中花色变化明显,常变浅或变深,如木芙蓉(*Hibiscus mutabilis* L.)早晨初开为白色,中午淡红,下午深红。植物花色一直处于不断进化中,较原始植物仅具花色苷所致的红色到紫红色花色,高度进化的被子植物才具有蓝色花^[2]。目前花色变化研究多集中在红色^[4-6]、黄色^[7-9]和紫色^[10-17]花卉上,而对于蓝紫色和蓝色花的花色变化研究报道较少。

被子植物所有开花植物科中约有 80% 的花色由花色苷决定,其基本骨架上不同位置基因团的差异形成了多种多样的花色苷,从而使植物呈现红色、紫色、蓝紫色和蓝色等不同颜色^[2]。花色苷和其它黄酮类色素是花色变化的重要色素,对于这些色素的生物合成与代谢途径已进行了细致的研究^[10, 8-20],认为色素的种类、相对含量及分子结构、共着色作用、pH 值、表皮细胞的形状、植物激素、酶活性和金属离子等因素中的一个或多个共同决定植物丰富的花色表型,外界环境条件和自身发育状况也调节着花色,但对于各指标间的相关性研究较少。

鸳鸯茉莉(*Brunfelsia acuminata* Benth.)为茄科鸳鸯茉莉属常绿灌木。花期 4 - 10 月,单花开放 4 ~ 5 d,第 1 d 花朵初开为蓝紫色,开放后第 2 ~ 4 d 渐变为雪青色,最后第 4 ~ 5 d 时变为白色,因开花时间不同,在同一植株上能同时看到不同色彩的花朵,具有独特的观赏价值。紫色由红色

和蓝色共同形成,而蓝紫色和雪青色是紫色中偏冷的部分,含有蓝色的成分较标准紫色多,是可见光谱中最边缘部分^[21]。目前对鸳鸯茉莉的花色研究仅停留在花色苷含量变化及与 POD 酶的关系研究上^[22, 23],对其花色形成机理尚未进行深入研究。本研究通过对鸳鸯茉莉开花过程中花色度值、花色素含量以及影响花色苷合成的相关酶活性进行测定,探讨其花色变化机理,以期对蓝紫色花卉的花色变化机理和鸳鸯茉莉的栽培管理提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 实验材料

实验材料为 2017 年 3 月初于成都学友园艺场购入 30 盆生长健壮、高度一致的 3 年生鸳鸯茉莉。将其开花过程依次划分为:花蕾期、初开期、全开期、过渡期和末花期(图 1)。于 2017 年 4 月 26 - 30 日 8:00 - 10:00 时采集位置相近、花色纯正、无明显损伤、不同花期的花各 20 朵,重复 5 组。采集的花朵迅速带回实验室,取下花瓣测定花色,然后用液氮磨碎,直接提取色素。

1.2 花色测定

取新鲜花瓣,采用 NF333 型分光色差计,在 C/2°光源下测量花色的 L 值(明度)、色相 a (红绿参数)、色相 b (黄蓝参数),并按以下公式计算:彩度 $C = \sqrt{a^2 + b^2}$,色相角 $h = \tan^{-1}(b/a)$ ^[9],每个样品重复测定 5 次,取平均值。

1.3 生理指标测定

分别称取 2 g 鸳鸯茉莉不同时期的新鲜花瓣,分别加入 1 mL 的蒸馏水研磨成匀浆后用 pH 计测



图 1 鸳鸯茉莉开花过程中的形态及花色

Fig. 1 Morphology and color of *Brunfelsia acuminata* during flowering

定花瓣原浆的 pH 值^[7]，重复 3 次。

称取约 2 mg 新鲜花瓣，液氮磨碎，加入 5 mL 提取液（甲醇：水：甲酸：三氟醋酸 = 70：27：2：1），置于 4℃ 冰箱中避光浸提 24 h，取上清液用滤纸粗滤后，经微孔滤膜（0.45 μm）过滤，用于花色苷和类黄酮的定量分析。

采用可见分光光度法测定花色苷含量（AC）^[6]。配制不同浓度的矢车菊素 3,5-二葡萄糖苷的 0.1% 盐酸甲醇溶液，测定 515 nm 处的吸光值，求出线性回归方程，计算花色苷含量，重复 3 次。

类黄酮含量（FC）的测定采用 AlCl₃ 显色法^[24]，以槲皮素 3-芸香糖苷（芦丁）做标准曲线。吸取 200 μL 芦丁溶液或提取液，依次加 800 μL 水和 60 μL 50 mg/mL 的 NaNO₂ 混匀；5 min 后加 120 μL 100 mg/mL 的 AlCl₃ 混匀，放置 6 min；加 400 μL 1 mol/L 的 NaOH 和 500 μL 水混匀，静置 15 min；测定 510 nm 处的吸光值；根据标准曲线计算样品中相对于芦丁的总黄酮含量，以 mg/g FW 表示，重复 3 次。

用紫外分光光度计测定类胡萝卜素含量（CC）^[14]。称取不同时期新鲜的鸳鸯茉莉花瓣各 0.2 g，剪碎混匀后加入 10 mL 95% 乙醇，在黑暗中浸提，到颜色变白色为止，然后把乙醇萃取液倒入光径 1 cm 的比色杯内，以 95% 乙醇为空白对照，用分光光度计在波长 665、649、470 nm 处测定乙醇萃取液在各个吸收波长处的吸光度值，据此计算出花瓣中类胡萝卜素的含量，重复 3 次。

称取不同花期新鲜花瓣各 0.5 g，用 10 mL pH7.5 的 Tris-HCl 缓冲液在 4℃ 条件下提取酶液，用于超氧化物歧化酶（SOD）活性、过氧化物酶

（POD）活性和过氧化氢酶（CAT）活性^[23,25]。采用愈创木酚法测定 POD 活性：以愈创木酚为底物，反应体系包括 18 mmol/L 愈创木酚 2.95 mL、4 mmol/L H₂O₂ 和 0.05 mL 酶液，37℃ 反应 15 min，在 470 nm 下比色。采用氮蓝四唑法测定 SOD 活性：分别取 30 μL 酶液和 3 mL 磷酸缓冲液，置于光照培养箱中并在 4000 lx 光照下反应 10 ~ 20 min，在 560 nm 下，每隔 40 s 记录吸光值。采用紫外吸收法测定 CAT 活性：分别取 0.1 mL 酶液加 2.5 mL CAT 反应液（0.1 mol/L H₂O₂ 0.5 mL，0.1 mol/L pH7.0 的磷酸缓冲液 2.5 mL），240 nm 下比色，每隔 40 s 读取吸光度的下降值，活性单位为 U/g。

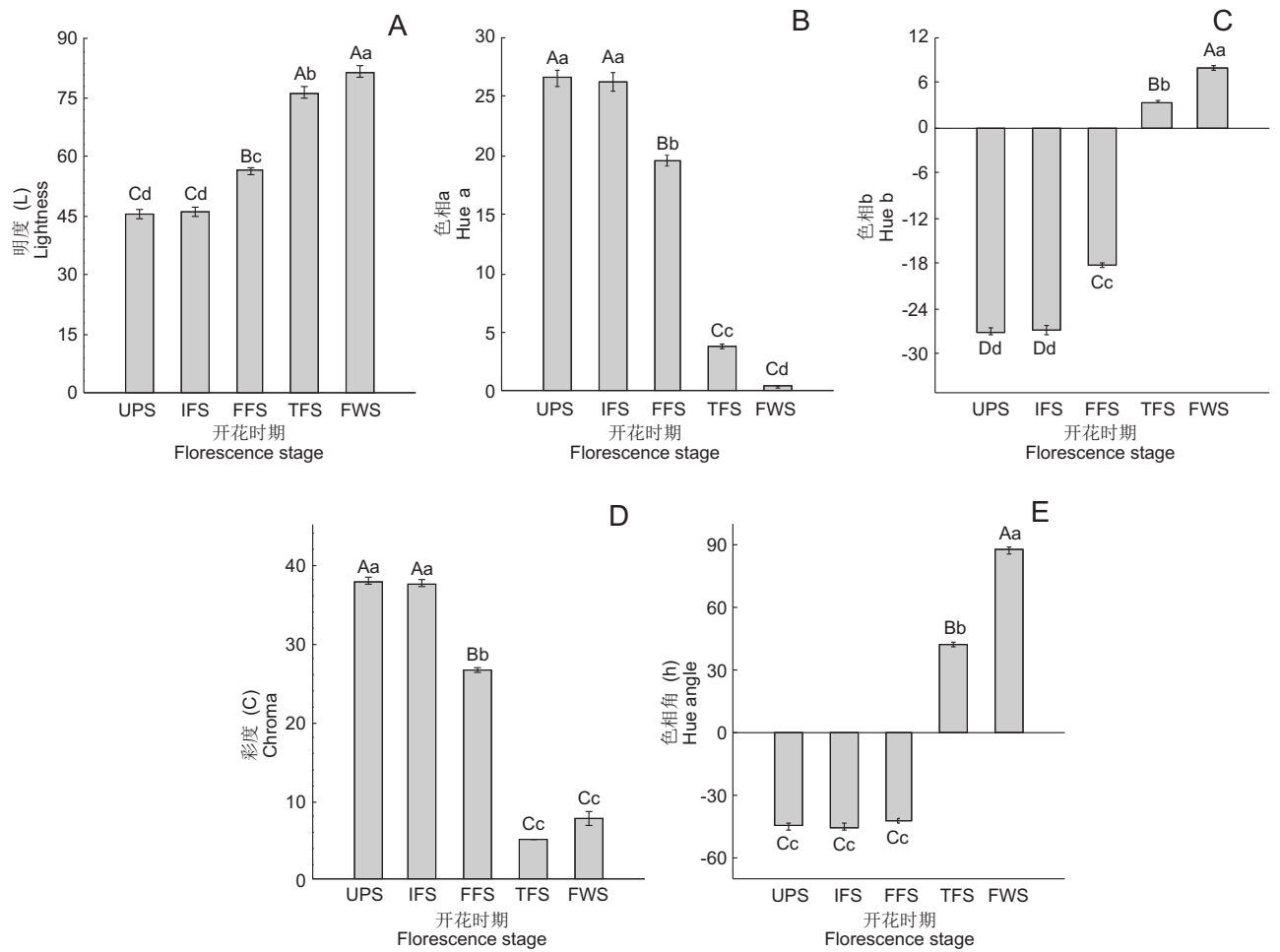
1.4 数据处理

利用 Excel 2010 和 SPSS 20.0 软件进行数据处理，Sigma Plot 9.0 作图，结合 LSD 与 Duncan 法进行方差分析与多重比较，各指标间采用 Spearman 系数进行相关分析。

2 结果与分析

2.1 鸳鸯茉莉开花过程中花瓣色度值的变化

本研究发现，鸳鸯茉莉在开花过程中花色逐渐发生变化，表现为：蓝紫色-雪青色（深紫色）-紫色-淡紫色-白色（图 1），花瓣色度值也发生了较大变化。从花蕾期到初开期、过渡期到末花期花色变化不明显，*L*、*a*、*b*、*C* 值略有增大但变化不显著（*P* > 0.05）；初开期-全开期-过渡期花瓣色度值变化极显著（*P* < 0.01），*L* 值增大，而 *a*、*b*、*C* 值急剧降低（图 2）。花瓣明亮参数 *L* 值随花期逐渐增大，末花期时达 81.62，较花蕾期上升了 78.21%，表明花色从深紫色到白色，明度逐渐增



不同小写字母表示处理间在 $P < 0.05$ 水平上差异显著，不同大写字母表示处理间在 $P < 0.01$ 水平上差异极显著。下同。
Different lowercase letters indicate significant differences at the $P < 0.05$ level, and different capital letters indicate significant differences at the $P < 0.01$ level between different treatments. Same below.

图 2 鸳鸯茉莉开花过程中花瓣色度值的变化
Fig. 2 Floral color index of *B. acuminata* during flowering

加；红绿参数 a 逐渐减小，而黄蓝参数 b 值逐渐增大，表明花朵的红色和蓝色调逐渐减弱，而绿色和黄色调逐渐增强；彩度 C 值逐渐变小，表明彩度变淡，与肉眼观察结果一致。在花蕾期、初开期、全开期，色相角 h 变化不明显，过渡期和末花期则急剧增大，色彩从红色向浅红色变化，从浅黄色向黄色变化，花色则由蓝紫色逐渐变为黄白色。

2.2 鸳鸯茉莉开花过程中花色素含量的变化

研究结果显示，类黄酮含量在鸳鸯茉莉不同花色时期变化不显著 ($P > 0.05$) (图 3: A)，总体呈下降趋势，在花蕾期含量最高，为 11.18 mg/g；花瓣完全展开后开始下降，但变化不显著；过渡期花色变浅，类黄酮含量下降，最低为 10.54 mg/g；末花期类黄酮含量略有上升，与全开期含量相近。

鸳鸯茉莉开花过程中，类胡萝卜素的含量发生极显著变化 ($P < 0.01$) (图 3: B)，表现为先上升再下降后趋于稳定，花蕾期类胡萝卜素含量最低，为 2.02 mg/kg。在初开期和全开期时类胡萝卜素含量较高，达 16 mg/kg。过渡期下降到 4.71 mg/kg，慢慢趋于稳定直至末花期。

花色苷含量变化随着开花进程不断下降 (图 3: C)，表明花色苷主要是在花蕾期合成的此时含量最高，达 4.34 mg/kg，末花期最低，仅为 0.45 mg/kg。从花蕾期到全开期，花色为较深的紫色，花色苷含量虽有所下降，但差异不显著 ($P > 0.05$)。在全开期转向过渡期的过程中，花色苷含量急剧下降，达 65.08%，花色从紫色开始转变为白色。过渡期到末花期，花色苷含量继续下降，但无显著差异。

2.3 鸳鸯茉莉开花过程中抗氧化酶活性的变化

花瓣中的抗氧化系统能抵御自由基对花瓣产生的危害，在膜脂过氧化过程中的重要保护酶主要有 SOD、POD 和 CAT^[7]。鸳鸯茉莉开花过程中，各个酶活性的变化规律不一致(图 4)，表明在清除自由基方面可能是多种酶在协调发挥作用。

由花蕾期到全开期 SOD 活性变化不显著($P > 0.05$)，过渡期则极显著升高($P < 0.01$)，为全开期的 1.7 倍，花瓣由紫色褪变为浅紫色；末花期 SOD 活性迅速回落到最低值，花色变为白色。花蕾期和初开期的 POD 活性差异不显著，随着花瓣逐渐展开，花色慢慢变淡，POD 活性不断上升，末花期时数值急增至 709.54 U/g，为花蕾期的 28.73 倍。CAT 活性在花蕾期、初开期、全开期、过渡期 4 个时期变化均不显著($P > 0.05$)，到末花期时才有所升高，达到 31.18 U/g。

2.4 鸳鸯茉莉开花过程中各指标之间的关系

研究结果表明，鸳鸯茉莉的花瓣色度各指标间都存在着极显著相关性(表 1)， L 与 a 、 L 与 C 、 a 与 b 、 a 与 h 、 C 与 h 之间呈显著负相关， L 与 b 、 L 与 h 、 a 与 C 、 b 与 h 之间呈显著正相关。彩度 C 值的主要贡献因子是色相 a ，两者呈显著正相关，色相 a 不同导致了不同时期的花色存在着一定差异。

类黄酮与类胡萝卜素含量之间存在负相关性，但两者与色度各指标间均不存在相关性，表明类黄酮和类胡萝卜素含量对鸳鸯茉莉的花色影响不大。花色苷含量与色度各指标间都存在着显著相关性，是影响花色变化的重要色素。随着花器官的发育，色相 a 不断减小，彩度参数 C 降低，花色苷含量也显著下降，其变化规律一致，呈显著正相关，表明花色苷含量的高低影响着红色度的深浅和彩度；

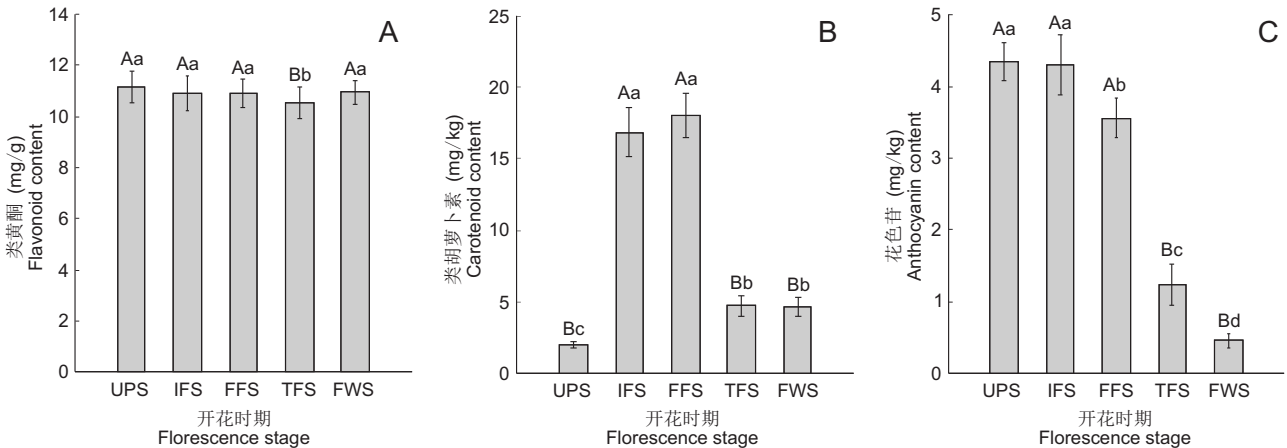


图 3 鸳鸯茉莉开花过程中花色素含量的变化
Fig. 3 Changes in flower pigment content in *B. acuminata* during flowering

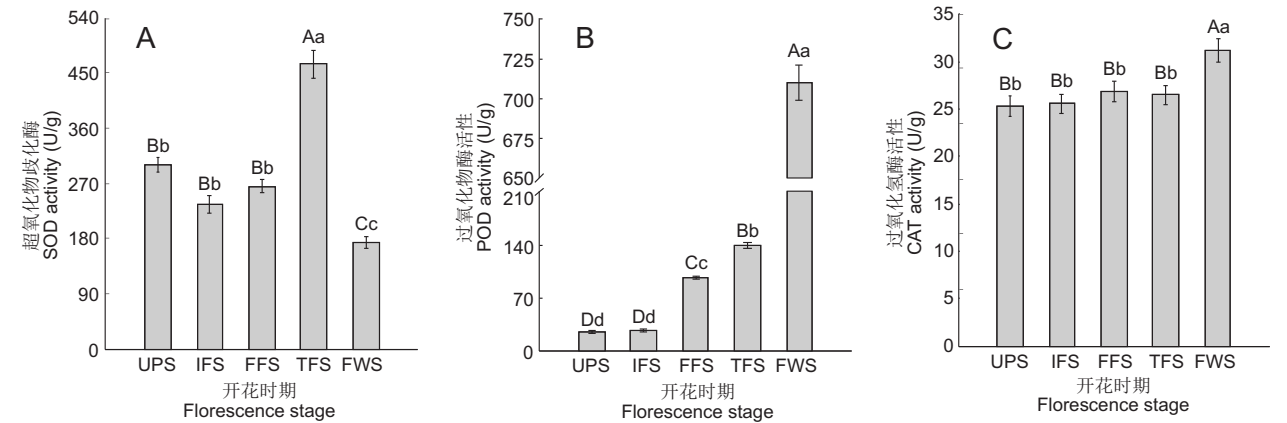


图 4 鸳鸯茉莉开花过程中抗氧化酶活性的变化
Fig. 4 Changes in antioxidant enzyme activity in *B. acuminata* during flowering

表 1 鸳鸯茉莉开花过程中各指标间的相关系数
Table 1 Correlation coefficients among different physiological and biochemical indexes

指标 Index	<i>L</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>C</i>	<i>h</i>	CC	FC	AC	SOD	POD	CAT	pH
<i>L</i>	1											
<i>a</i>	-0.938 **	1										
<i>b</i>	0.887 **	-0.860 **	1									
<i>C</i>	-0.788 **	0.844 **	-0.848 **	1								
<i>h</i>	0.865 **	-0.882 **	0.876 **	-0.824 **	1							
CC	-0.487	0.478	-0.289	0.556 *	-0.330	1						
FC	0.274	-0.156	0.130	-0.094	-0.003	-0.542 *	1					
AC	-0.876 **	0.908 **	-0.863 **	0.792 **	-0.954 **	0.330	-0.006	1				
SOD	-0.288	0.276	-0.197	-0.176	-0.112	-0.215	-0.244	0.156	1			
POD	0.950 **	-0.906 **	0.929 **	-0.812 **	0.868 **	-0.446	0.291	-0.861 **	-0.309	1		
CAT	0.902 **	-0.830 **	0.815 **	-0.603 *	0.809 **	-0.342	0.437	-0.834 **	-0.467	0.870 **	1	
pH	0.755 **	-0.794 **	0.779 **	-0.749 **	0.912 **	-0.147	-0.287	-0.872 **	-0.017	0.718 **	0.639 **	1

注：* 和 ** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上相关性显著。
Note: * indicates significant correlation at the 0.05 level, ** indicates significant correlation at the 0.01 level.

随着花期的推移，花瓣亮度 *L* 增加，色相 *b* 不断增大，色相角 *h* 也逐渐变大，而花色苷含量不断减小，表明这些指标与花色苷含量的变化呈负相关。

抗氧化酶活性方面，POD、CAT 活性与色度各指标之间也存在极显著相关性，但 SOD 与所有指标都不存在相关性，表明 POD 和 CAT 活性影响着花色的变化，而 SOD 活性对花色影响不大。POD、CAT 活性与 *L*、*b*、*h* 之间显著正相关，而与 *a*、*C* 之间显著负相关，这与花色苷含量呈负相关的结果相吻合。分析结果表明，鸳鸯茉莉开花过程中 POD、CAT 活性直接或间接地影响着花色苷的降解速率，是清除活性氧的主要抗氧化酶。

花瓣 pH 值的变化与花瓣色度值之间也存在着极显著关系，pH 值的高低影响着花瓣色彩的变化；花瓣 pH 值的变化与花色苷含量之间呈负相关关系，相关系数为 -0.872，说明酸性环境有利于花色苷的合成。pH 值还与 POD、CAT 活性正相关，说明 pH 值影响细胞膜内自由基的清除。

综合各指标间的相关分析结果，花色苷含量决定着鸳鸯茉莉花色的合成与衰退，而 POD、CAT 以及 pH 值通过参与一定的生理代谢活动，影响着花色苷的合成，进而影响花色的表达。

3 讨论

花色素主要包括类黄酮(含黄酮、黄酮醇、黄

烷酮和花色苷)、类胡萝卜素和生物碱^[1, 2]。花色苷控制花的粉红、红、蓝、紫和红紫等深色，黄酮和黄酮醇则控制黄色或无色等浅色，类胡萝卜素的生色团主要影响黄、橙、红和紫等色彩^[26-28]。花色的主要决定因素源于不同色素的种类、数量在时空上的变化^[1, 2, 4-9]。本研究中花色各项指标仅与花色苷含量显著相关，而与类黄酮、类胡萝卜素含量无关，表明花色苷在鸳鸯茉莉花色控制方面发挥着重要作用，花色苷含量越高，花瓣颜色越暗，反之，花瓣颜色越亮，这与前人研究结果一致^[4, 11]。花色苷在类黄酮中含量甚微，仅占 0.02% 左右，但其是花色变化的决定性代谢产物。在鸳鸯茉莉整个开花过程中，紫花占有相当长的开花时间，白花时间相对短暂，因而影响白花的类黄酮、类胡萝卜素两大色素群与花色各项指标无相关性。

细胞液 pH 值的高低影响着花瓣色彩的变化，pH 值的变化对于类黄酮中花色苷的稳定性有着很大影响^[11]。在低 pH 值环境中，花色苷通常以酸式型体稳定存在，花通常呈红紫色，在 pH 偏碱性环境下花呈现黄白色，即花色苷含量随着 pH 值升高而降低^[26-28]。鸳鸯茉莉开花过程中呈现出相似结果，即随着花瓣细胞液 pH 值不断升高，花色苷含量迅速降解，花色逐渐由蓝紫色变为白色。

花瓣中清除活性氧自由基的主要保护酶为 SOD、POD 和 CAT 3 大类，其活性对于花色的变化有着重要影响^[8]。本研究中，SOD 活性变化较

为复杂,呈波浪曲线,与花色指标不存在相关性,即SOD活性在花色控制方面作用不明显。其他植物在开花过程中SOD活性变化趋势也不相同,这可能与植物特性有关^[8-11]。随着开花时间的推进,POD和CAT活性持续上升,说明其在清除活性氧方面的贡献比重逐渐上升,为清除过氧化物的主要酶类。同时POD、CAT活性与色度指标、花色苷含量之间存在着极显著相关性,表明POD、CAT活性通过参与一定的生理代谢来调节花色素的形成,直接或间接地影响着花色苷的降解速率,进而引起鸳鸯茉莉花色调的改变。已有研究表明,POD、CAT活性与植物颜色变化显著相关,POD、CAT活性增强后,花中的酚类物质及花色苷被氧化为醌,花色朝着黄白色转变^[3, 18]。

影响植物花色表现的因素,不仅与花色素种类、环境pH值、酶活性等有关,还与花色素结构、共色作用、表皮细胞的形状、植物激素和金属离子络合等相关^[1, 2],这些都对植物花色的形成起着重要作用,今后需要对植物开花过程中生理生化过程进行更加深入细致的研究。

参考文献:

- [1] 赵昶灵,郭维明,陈俊愉.植物花色呈现的生物化学、分子生物学机制及其基因工程改良[J].西北植物学报,2003,23(6):1024-1035.
Zhao CL, Guo WM, Chen JY. Biochemical and molecular biological mechanism of the expression of the flower color of higher plant and its ameliorating by gene engineering [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2003, 23(6): 1024-1035.
- [2] 赵昶灵,郭维明,陈俊愉.植物花色形成及其调控机理[J].植物学通报,2005,22(1):70-81.
Zhao CL, Guo WM, Chen JY. Formation and regulation of flower color in higher plants[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2005, 22(1): 70-81.
- [3] Graeme DR, Schaefer HM. Floral colour change as a potential signal to pollinators[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2016, 32: 96-100.
- [4] 张超,陈光,李严慧.二乔玉兰开花过程中花色变化的生理生化机制[J].西北植物学报,2012,32(4):716-721.
Zhang C, Chen G, Li YH. Physiological and biochemical mechanism of flower color variation during flowering season in *Yulania × soulangeana* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2012, 32(4): 716-721.
- [5] 贺寄青,马履一,桑子阳.红花玉兰花色形成的初步研究[J].西北植物学报,2010,30(11):2252-2257.

- He YQ, Ma LY, Sang ZY. Preliminary study on formation of flower color in *Magnolia wufengensis* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2010, 30(11): 2252-2257.
- [6] 李崇晖,王亮生,舒庆艳,徐彦军,张洁.迎红杜鹃花色素组成及花色在开花过程中的变化[J].园艺学报,2008,35(7):1023-1030.
Li CH, Wang LS, Shu QY, Xu YJ, Zhang J. Pigments composition of petals and floral color change during the blooming period in *Rhododendron mucronulatum* [J]. *Acta Horticulture Sinica*, 2008, 35(7): 1023-1030.
- [7] 葛雨萱,王亮生,徐彦军,刘政安,李崇晖,贾妮.蜡梅的花色和花色素组成及其在开花过程中的变化[J].园艺学报,2008,35(9):1331-1338.
Ge YX, Wang LS, Xu YJ, Liu ZA, Li CH, Jia N. Flower color, pigment composition and their changes during flowering in *Chimonanthus praecox* [J]. *Acta Horticulture Sinica*, 2008, 35(9): 1331-1338.
- [8] 付林江,李厚华,李玲,于航,王拉岐.金银花花色变化原因分析[J].林业科学,2013,49(10):155-161.
Fu LJ, Li HH, Li L, Yu H, Wang LQ. Reason of flower color change in *Lonicera japonica* [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2013, 49(10): 155-161.
- [9] 邓惠,向甘驹,郭友好,杨春锋.秦岭忍冬属4种植物的繁育系统及花色变化的研究[J].植物科学学报,2017,35(1):1-12.
Deng H, Xiang GJ, Guo YH, Yang CF. Study on the breeding system and floral color change of four *Lonicera* species in the Qinling mountains [J]. *Plant Science Journal*, 2017, 35(1): 1-12.
- [10] Farzad M, Griesbach R, Weiss M. Floral color change in *Viola cornuta*; a model system to study regulation of anthocyanin production [J]. *Plant Sci*, 2002, 162: 225-231.
- [11] 杨琴,袁涛,孙湘滨.两个牡丹品种开花过程中花色变化的研究[J].园艺学报,2015,42(5):930-938.
Yang Q, Yuan T, Sun XB. Preliminary studies on the changes of flower color during the flowering period in two tree peony cultivars [J]. *Acta Horticulture Sinica*, 2015, 42(5): 930-938.
- [12] 张宝智.江南牡丹花色素组成与开花过程生理特征研究[D].上海:上海交通大学,2013.
- [13] 钟培星,王亮生,李珊珊,徐彦军,朱满兰.芍药开花过程中花色和色素的变化[J].园艺学报,2012,39(11):2271-2282.
Zhong PX, Wang LS, Li SS, Xu YJ, Zhu ML. The changes of floral color and pigments composition during the flowering period in *Paeonia lactiflora* petals [J]. *Acta Horticulture Sinica*, 2012, 39(11): 2271-2282.
- [14] 李玲,杜绍华,张超,高金锋,李彦慧.4种花色仙客来色素及相关生理生化研究[J].河北农业大学学报,2012,35(2):25-29.

- Li L, Du SH, Zhang C, Gao JF, Li YH. A study on the pigment content and other related physiological and biochemical indices in four color *Cyclamen* cultivars[J]. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 2012, 35(2): 25–29.
- [15] 朱满兰, 王亮生, 张会金, 徐彦军, 郑绪辰, 王丽金. 耐寒睡莲花瓣中花青素苷组成及其与花色的关系[J]. *植物学报*, 2012, 47(5): 437–453.
- Zhu ML, Wang LS, Zhang HJ, Xu YJ, Zheng XC, Wang LJ. Relationship between the composition of anthocyanins and flower color variation in hardy water lily (*Nymphaea* spp.) cultivars[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2012, 47(5): 437–453.
- [16] 程怡, 张云婷, 王清明, 马建伟, 张勇. 月季花发育过程中花色变化的生理生化研究[J]. *西北植物学报*, 2014, 34(4): 733–739.
- Cheng Y, Zhang YT, Wang QM, Ma JW, Zhang Y. Correlation analysis of flower color during flower development of *Rosa hybrida*[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2014, 34(4): 733–739.
- [17] Yan J, Wang ML, Zhang L. Light induces petal color change in *Quisqualis indica*[J]. *Plant Divers*, 2018, 40: 28–34.
- [18] 于晓南, 张启翔. 观赏植物的花色素苷与花色[J]. *林业科学*, 2002, 38(3): 147–153.
- Yu XN, Zhang QX. Anthocyanin in ornamental plant and color express[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2002, 38(3): 147–153.
- [19] 戴思兰, 洪艳. 基于花青素苷合成和呈色机理的观赏植物花色改良分子育种[J]. *中国农业科学*, 2016, 49(3): 529–542.
- Dai SL, Hong Y. Molecular breeding for flower colors modification on ornamental plants based on the mechanism of anthocyanins biosynthesis and coloration[J]. *Scientia Agricultural Sinica*, 2016, 49(3): 529–542.
- [20] 安田齐著. 花色的生理生物化学[M]. 傅玉兰译. 北京: 中国林业出版社, 1989.
- [21] 于国瑞. 色彩构成[M]. 修订版. 北京: 清华大学出版社, 2012.
- [22] Vaknin H, Bar-Akiva A, Ovadia R, Nissim-Levi A, Forer I, et al. Active anthocyanin degradation in *Brunfelsia calycina* flowers[J]. *Planta*, 2005, 222(1): 19–26.
- [23] 陈小琴, 郭志雄, 林琳, 王蓓, 柯毅湧. 鸳鸯茉莉不同发育时期 POD 同工酶体系优化[J]. *热带作物学报*, 2014, 35(8): 1510–1516.
- Chen XQ, Guo ZX, Lin L, Wang B, Ke YY. POD isozyme system optimization of *Brunfelsia acuminata* (Solanaceae) in different development stages[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2014, 35(8): 1510–1516.
- [24] Qiu J, Xue XF, Chen FD, Li CH, Bolat N, et al. Quality evaluation of snow lotus (*Saussurea*): Quantitative chemical analysis and antioxidant activity assessment[J]. *Plant Cell Rep*, 2010, 29: 1325–1337.
- [25] 李合生. 植物生理生化试验原理与技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2003.
- [26] Pua EC, Davey MR. Plant Developmental Biology-Biotechnological Perspectives[M]. Berlin: Springer Heidelberg, 2010.
- [27] Murray RB, David HL, Kevin MD, Gayle BM, Deepa P, et al. Isolation and antisense suppression of flavonoid 3', 5'-hydroxylase modifies flower pigments and color in cyclamen[J]. *BMC Plant Biol*, 2010, 10: 107–118.
- [28] Ferrante A, Vernieri P, Tognoni F, Serra G. Changes in abscisic acid and flower pigments during floral senescence of *Petunia*[J]. *Biol Plant*, 2006, 50: 581–585.

(责任编辑: 周媛)