

朱璐, 闻婧, 马秋月, 等. 鸡爪槭金陵丹枫和金陵黄枫叶片呈色分析[J]. 江苏农业学报, 2022, 38(2): 521-527.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2022.02.028

鸡爪槭金陵丹枫和金陵黄枫叶片呈色分析

朱璐, 闻婧, 马秋月, 颜坤元, 杜一鸣, 李淑顺, 李倩中
(江苏省农业科学院休闲农业研究所, 江苏 南京 210014)

摘要: 以江苏省农业科学院自主选育的鸡爪槭新品种金陵丹枫和金陵黄枫为研究对象, 对其4月至7月观赏期叶片进行叶色对比观察, 发现金陵丹枫新叶为亮红色, 而后红色逐渐变淡, 而金陵黄枫新叶为黄色, 边缘呈浅珊瑚色, 而后逐渐变为金黄色。比对金陵丹枫和金陵黄枫叶片中的叶绿素、类胡萝卜素、花青素和黄酮类物质含量, 发现金陵丹枫亮红色叶片中各种色素含量均高于同时期的金陵黄枫金黄色叶片, 且花青素和类黄酮生物合成途径中一系列关键基因(*ApPAL*、*ApCHS*、*ApCHI*、*ApF3H*、*ApF3'H*、*ApDFR* 和 *ApANS*)的相对表达量在金陵丹枫叶片中上调。研究结果提示, 这些色素含量的不同可能是导致金陵丹枫和金陵黄枫叶片呈色不同的主要原因。尤其是3种花青素(飞燕草素、矢车菊素和矢车菊半乳糖苷)在金陵丹枫亮红色叶片中的含量远高于金陵黄枫金黄色叶片, 表明花青素在金陵丹枫叶片呈色中起到关键作用。

关键词: 鸡爪槭; 叶片; 色素

中图分类号: S687 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2022)02-0521-07

Analysis on leaf colour generation of *Acer palmatum* Jinling Danfeng and Jinling Huangfeng

ZHU Lu, WEN Jing, MA Qiu-yue, YAN Kun-yuan, DU Yi-ming, LI Shu-shun, LI Qian-zhong
(*Institute of Leisure Agriculture, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China*)

Abstract: New varieties of *Acer palmatum* Thunb. named Jinling Danfeng and Jinling Huangfeng bred by Jiangsu Academy of Agricultural Sciences independently were used as experimental materials and colours of the leaves during ornamental period from April to July were observed and compared. It was found that the new leaves of Jinling Danfeng were bright red and then the colour gradually faded, while the new leaves of Jinling Huangfeng were yellow with light coral on the edges, which gradually turned into golden yellow. After comparing the contents of chlorophyll, carotenoids, anthocyanins and flavonoids in the leaves of Jinling Danfeng and Jinling Huangfeng, it was found that contents of various pigments in the bright red leaves of Jinling Danfeng were higher than that in golden yellow leaves of Jinling Huangfeng at the same period, and the relative transcript levels of a series of key genes (*ApPAL*, *ApCHS*, *ApCHI*, *ApF3H*, *ApF3'H*, *ApDFR* and *ApANS*) in anthocyanin and flavonoid biosynthetic pathways in the leaves of Jinling Danfeng were up-regulated. The results indicated that, differences in pigments content may be the main reason for the different colours generation in Jinling Danfeng and Jinling Huangfeng leaves.

In particular, the contents of three anthocyanins (delphinidin, cyanidin and cyanidin 3-galactoside) in the bright red leaves of Jinling Danfeng were much higher than those in the golden yellow leaves of Jinling Huangfeng, indicating that the anthocyanins played a key role in the colour generation in the leaves of Jinling Danfeng.

Key words: *Acer palmatum*; leaf; pigment

收稿日期: 2021-08-19

基金项目: 国家自然科学基金项目(32001357); 江苏省农业科技创新资金项目[CX(18)3073]

作者简介: 朱璐(1987-), 女, 山东淄博人, 博士, 副研究员, 研究方向为鸡爪槭遗传育种。(E-mail) luzhu@jaas.ac.cn

通讯作者: 李倩中, (E-mail) qianzhongli@jaas.ac.cn; 李淑顺, (E-mail) shushunli@jaas.ac.cn

鸡爪槭(*Acer palmatum* Thunb.)为槭树科槭属落叶小乔木,因其叶片丰富的季相变化和优美的形态,成为中国极为重要的观赏彩叶树种,并被广泛应用于园林景观和城市绿化中^[1-2]。随着季节更替,不断变化的叶色是鸡爪槭重要的观赏性状之一。影响植物叶色呈现的因素非常复杂,其中色素(主要包括叶绿素、类胡萝卜素和花青素等)的组成、含量及配比是最为直接的影响因素^[3-5]。

叶绿素(Chlorophyll)不仅是植物进行光合作用的重要物质基础,也是叶片呈现绿色至关重要的原因。叶绿素代谢途径主要包含叶绿素合成、循环和降解^[6-7]。其中任何一步受到阻碍都有可能引起叶片失绿,造成黄叶甚至是白化叶片的出现。如水稻嘌呤合成途径中的关键酶 *VAL1*,通过参与调控叶片中叶绿体发育和叶绿素代谢过程影响叶绿素的合成,该基因突变后导致水稻叶色白化^[8]。水稻 *RAI* 基因编码甘氨酸-tRNA 合成酶(*GlyRS*),该基因通过参与水稻早期叶绿体的发育影响叶绿素的合成,其突变体 *rai* 在幼苗期呈现白化叶片^[9]。类胡萝卜素(Carotenoids)含量的变化是影响叶色呈现的另一重要因素。目前植物中类胡萝卜素生物合成途径已较为清晰,八氢番茄红素合成酶(*PSY*)是类胡萝卜素生物合成途径的第一个限速酶^[10-11]。在银杏黄叶突变体中,类胡萝卜素生物合成途径中的关键基因 *PSY*、*Z-ISO*、*ZDS* 和 *LCYE* 等的表达量均上调^[12]。黄酮类化合物(Flavonoids)可以产生丰富的色彩,是彩叶植物呈色的主要影响因素。花青素(Anthocyanin)是植物类黄酮化合物中重要的一类,主要分为6大类:天竺葵素(Pelargonidin)、矢车菊素(Cyanidin)、芍药花素(Peonidin)、飞燕草素(Delphinidin)、矮牵牛素(Petunidin)和锦葵素(Malyidin)。呈现不同色彩的花色苷大多由这6类花青素衍生而来^[13-14]。目前花青素生物合成途径作为苯丙烷类代谢途径的一个重要分支已被完整解析。*PAL*、*C4H*、*CHS*、*CHI*、*F3H*、*F3'H*、*DFR* 和 *ANS* 基因均为花青素合成途径中的关键基因,研究者已在多种植物,如海棠、康乃馨、葡萄、小苍兰和烟草中发现这些关键基因表达差异影响了花青素的含量^[15-19]。

本研究以江苏省农业科学院自主选育的鸡爪槭新品种金陵丹枫和金陵黄枫为试验材料,通过分析这2个品种4月至7月叶片中叶绿素、类胡萝卜素、花青素和黄酮的含量及花青素和黄酮生物合成途径中一些关键基因的表达量,初步解析鸡爪槭金陵丹枫和金陵黄枫叶片呈

色机制,以期品种改良提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试鸡爪槭品种金陵丹枫和金陵黄枫种植于江苏省农业科学院槭树良种基地。于2020年4月8日开始取样,每隔15 d取第3张和第4张完全展开叶用于拍照、色素提取和基因表达量分析。取样重复3次,取样后将样品立即放入液氮中,于-80℃冰箱保存备用。

1.2 叶绿素和类胡萝卜素提取及测量

取金陵丹枫和金陵黄枫7个不同时期的新鲜叶片,分别称量0.1 g,剪碎放入10 ml 丙酮-0.1 mol/L NH_4OH 提取液(丙酮、 NH_4OH 体积比为9:1)中浸提24 h。使用全波长酶标仪(MD SpectraMax 190)分别在663 nm、645 nm 和 440 nm 下测量提取液的吸光度,以空白提取液作为对照。根据以下公式分别计算叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素的含量。计算公式如下: $C_a = 12.72A_{663} - 2.59A_{645}$, $C_b = 22.88A_{645} - 4.67A_{663}$, $C_c = 4.695A_{440} - 0.268(C_a + C_b)$, 式中, C_a 为叶绿素 a 含量, C_b 为叶绿素 b 含量, C_c 为类胡萝卜素含量, A 为吸光度。

1.3 花青素和黄酮提取及测量

取金陵丹枫和金陵黄枫7个不同时期叶片,分别称量0.2 g,用液氮研磨后将粉末转移至10 ml 提取液[甲醇:蒸馏水:甲酸:三氟乙酸=70:27:2:1(体积比)]中,超声波30 min,4℃黑暗浸提24 h,其间每6 h振荡1次。使用高效液相色谱仪(Agilent 1290)分离黄酮类化合物,检测参数为C18 色谱柱(Waters, 1.8 μm , 2.1 mm×75.0 mm),进样体积1 μl 。使用A(0.1%甲酸)和B(色谱甲醇)作为流动相,梯度洗脱条件为0~7 min,90%~10% A,10%~90% B;7~10 min,10%~90% A,90%~10% B,流速0.3 ml/min。再使用三重四级杆液质联用系统(SCIEX QTRAP 6500+ LC-MS/MS)进行检测及定量,根据标准品建立的标准曲线计算叶片中花青素和黄酮含量。

1.4 花青素和黄酮合成途径关键基因表达分析

取金陵丹枫和金陵黄枫7个不同时期叶片,利用Trizol(TaKaRa)提取法提取叶片总RNA,并使用RNase-free DNase I(TaKaRa)去除基因组DNA。利用反转录酶M-MLV(TaKaRa)将RNA反转录获得cDNA备用。利用荧光定量PCR(Real-time PCR)技术对花青

素和黄酮合成途径中的关键基因进行表达分析,使用 *ApActin* 基因(*MN026864*)^[20] 作为内参基因。反应体系为:10 μ l SYBR Premix *Ex Taq*TM(TaKaRa),各0.4 μ l 上游和下游引物(10 μ mol/L),5 μ l cDNA 模板(1 ng/ μ l),0.4 μ l Reference Dye II(ROX),用 ddH₂O 补至 20 μ l。使用 Real-Time 荧光定量 PCR 仪(Applied Biosystems 7500, Carlsbad, USA)进行相对实时荧光定量 PCR。PCR 反应程序:95 $^{\circ}$ C 30 s;95 $^{\circ}$ C 5 s,60 $^{\circ}$ C 35 s,40 个循环;95 $^{\circ}$ C 15 s,60 $^{\circ}$ C 60 s,95 $^{\circ}$ C,15 s,60 $^{\circ}$ C 15 s^[20]。采用 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 法计算各个基因的相对表达量,每个反应设 3 个生物学重复。利用 Primer 5.0 软件设计花青素和黄酮合成途径中关键基因的特异性引物,引物序列见表 1。

2 结果与分析

2.1 金陵丹枫和金陵黄枫 4 月至 7 月叶片表型分析

于 2020 年 4 月 8 日开始每隔 15 d 对金陵丹枫和金陵黄枫进行采样观察,发现金陵丹枫在 4 月 8 日至 23 日叶片呈亮红色,而后亮红色逐渐变浅,直至 7 月 7

日逐渐成为淡橙黄色。而金陵黄枫 4 月 8 日至 23 日新叶呈黄色,叶缘呈浅珊瑚色,而后叶片逐渐成为金黄色,6 月 22 日至 7 月 7 日叶片开始转绿(图 1)。

表 1 荧光定量 PCR 引物

Table 1 Primers used in real-time PCR

基因	引物序列(5'→3')
<i>ApPAL</i>	F:GACCCCTTTTATCAGAAGTTTTG R:AACATAAGAAGTACCCTCTAAAA
<i>ApCHS</i>	F:TTTGGATGAGATGAGGAGGAA R:CTGCCTGAATAGGGACTG
<i>ApCHI</i>	F:ATGTAACAACAAGGTGCCCG R:CTTTGACACATTTTTCCGGCT
<i>ApF3H</i>	F:AGGAGTGTAGTGAACAAGGAACG R:GGAAGTGGTCCAATCAATGC
<i>ApF3'H</i>	F:TGGGATTCGTTGATGTTGT R:GAAACACGAGGTCTCGATAAT
<i>ApDFR</i>	F:TTTGGATTGGGATTTTCAGT R:CAGTTGCTGTCTCTTCTCG
<i>ApANS</i>	F:GTATTCTTCACAGGGGACTTG R:GATGAAAGGTGCGAGGAGG

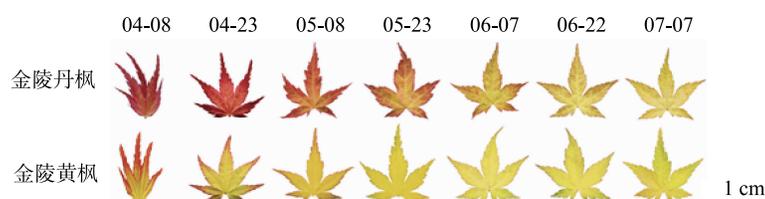


图 1 鸡爪槭金陵丹枫和金陵黄枫 4 月至 7 月叶色变化

Fig.1 Changes in leaf colours of *Acer palmatum* Jinling Danfeng and Jinling Huangfeng from April to July

2.2 金陵丹枫和金陵黄枫叶片叶绿素和类胡萝卜素含量分析

分析金陵丹枫和金陵黄枫 7 个时期叶片中的叶绿素和类胡萝卜素含量,发现金陵丹枫在 4 月 8 日至 6 月 7 日叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素含量均高于金陵黄枫,但随着金陵黄枫叶片自 6 月 22 日开始转绿,其叶绿素含量开始高于金陵丹枫叶片(图 2a~图 2c)。金陵丹枫叶片中的叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素和类胡萝卜素含量则一直呈现下降趋势(图 2a~图 2d)。金陵黄枫金黄色成熟叶片(5 月 8 日至 7 月 7 日)中的类胡萝卜素含量也低于具有浅珊瑚色叶缘的金陵丹枫叶片(4 月 8 日至 4 月 23 日)(图 2d)。

2.3 金陵丹枫和金陵黄枫叶片黄酮类物质含量分析

采用超高效液质联用法对金陵丹枫和金陵黄枫 7

个时期叶片中的飞燕草素、矢车菊素和矢车菊半乳糖苷含量进行检测,发现金陵丹枫 7 个时期叶片中飞燕草素、矢车菊素和矢车菊半乳糖苷含量均远高于金陵黄枫。其中飞燕草素在 5 月 23 日的金陵丹枫叶片中含量是金陵黄枫的 9.9 倍,矢车菊素在 7 月 7 日的金陵丹枫叶片中含量是金陵黄枫的 11.5 倍,矢车菊半乳糖苷在 5 月 8 日的金陵丹枫叶片中含量是金陵黄枫的 7.3 倍。随着金陵丹枫叶片红色逐渐褪去,金陵黄枫叶片完全变成金黄色,这 3 种花青素的含量逐渐降低(图 3)。在金陵黄枫叶片转成绿时,这 3 种花青素含量均降至最低。

采用超高效液质联用法对金陵丹枫和金陵黄枫 7 个时期叶片中的芸香苷和槲皮素含量进行检测。结果显示,金陵丹枫 7 个时期叶片中的芸香苷和槲皮素含量均高于金陵黄枫。其中芸香苷在 5 月 8 日的金陵丹

枫叶片中含量是金陵黄枫的 2.9 倍,而槲皮素在 4 月 23 日的金陵丹枫叶片中含量是金陵黄枫的 2.3 倍。芸

香苷和槲皮素在金陵丹枫和金陵黄枫叶片中的含量均在 4 月至 7 月间呈逐渐降低的趋势(图 4)。

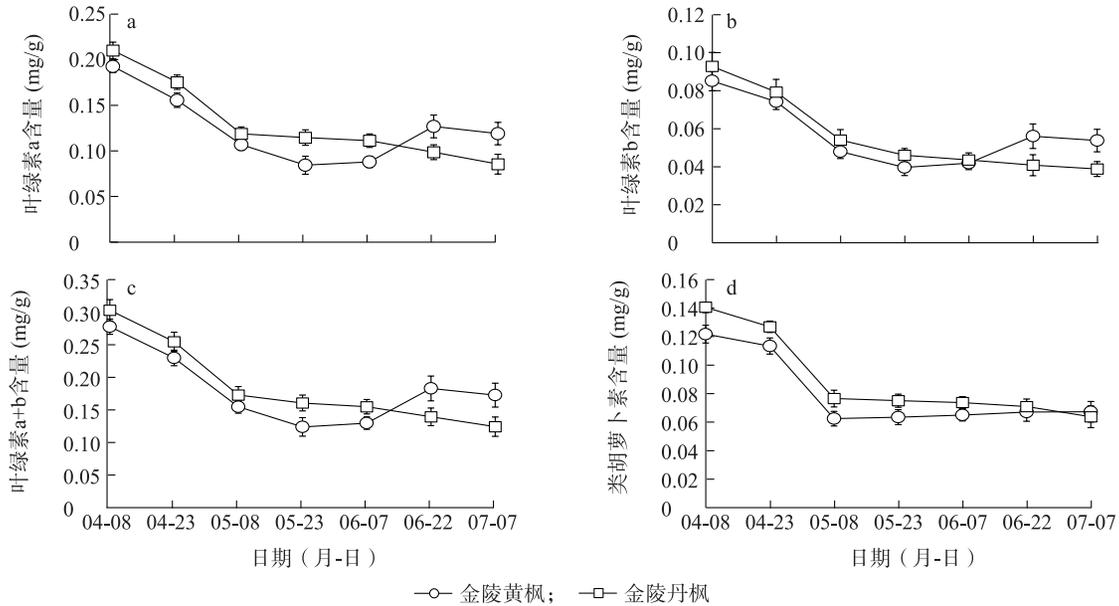


图2 鸡爪槭金陵丹枫和金陵黄枫4月至7月叶片叶绿素和类胡萝卜素含量变化

Fig.2 Changes in the contents of chlorophyll and carotenoids in leaves of *Acer palmatum* Jinling Danfeng and Jinling Huangfeng from April to July

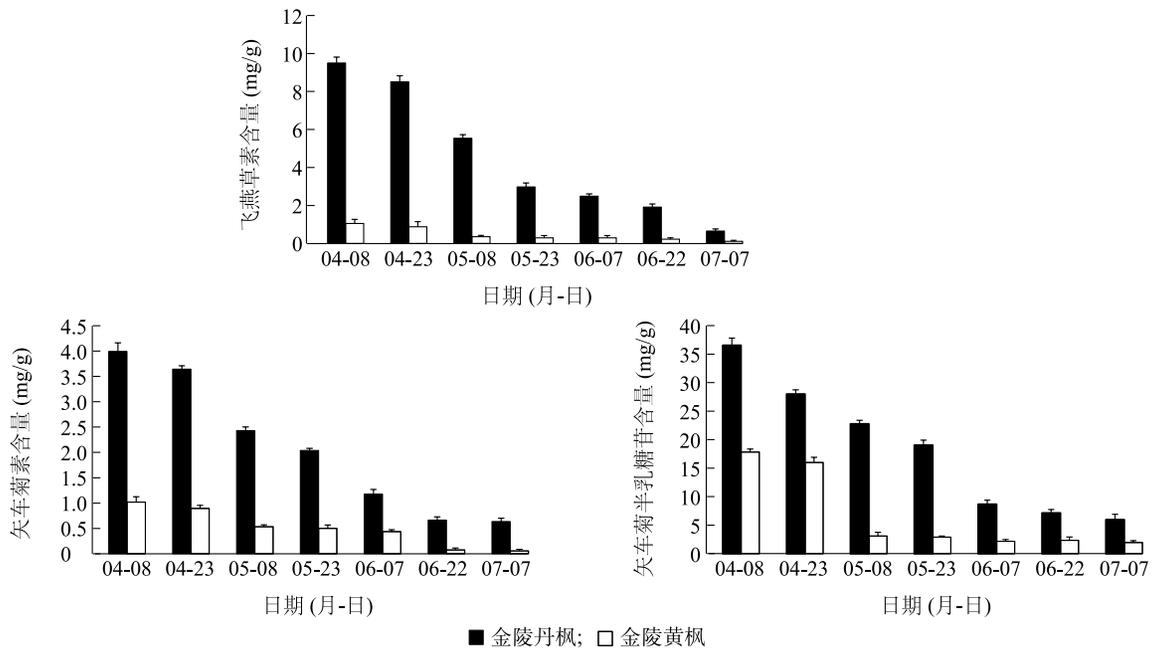


图3 鸡爪槭金陵丹枫和金陵黄枫4月至7月叶片花青素含量变化

Fig.3 Changes of anthocyanin content in leaves of *Acer palmatum* Jinling Danfeng and Jinling Huangfeng from April to July

2.4 花青素和黄酮生物合成途径关键基因表达分析

利用荧光定量 PCR 技术对金陵丹枫和金陵黄枫 7 个时期叶片中花青素和黄酮生物合成途径关键基因进行表达分析,发现花青素和黄酮生物合成途径关键基因 *ApPAL*、*ApCHS*、*ApCHI*、*ApF3H*、*ApF3'H*、

ApDFR 和 *ApANS* 在金陵丹枫中的相对表达量均高于金陵黄枫。4 月至 7 月间,金陵丹枫叶片亮红色逐渐变淡,金陵黄枫叶片完全变成金黄色,这些关键基因的相对表达量也大致呈现逐渐降低的趋势(图 5)。

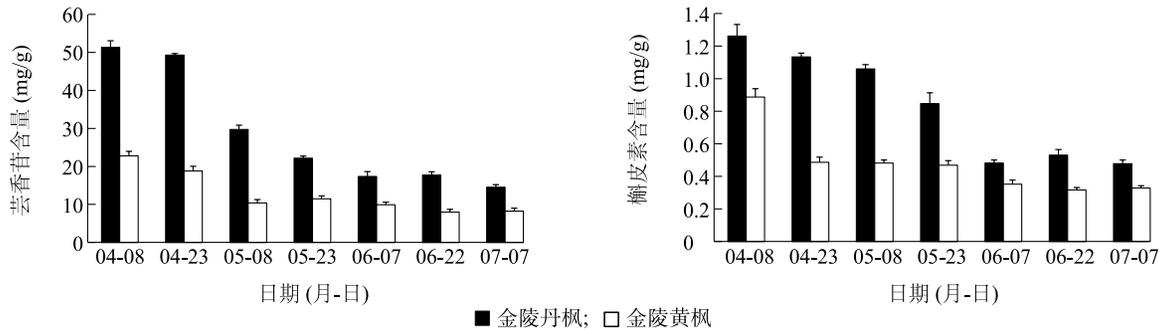


图 4 鸡爪槭金陵丹枫和金陵黄枫 4 月至 7 月叶片黄酮含量变化

Fig.4 Changes of flavonoid content in the leaves of *Acer palmatum* Jinling Danfeng and Jinling Huangfeng from April to July

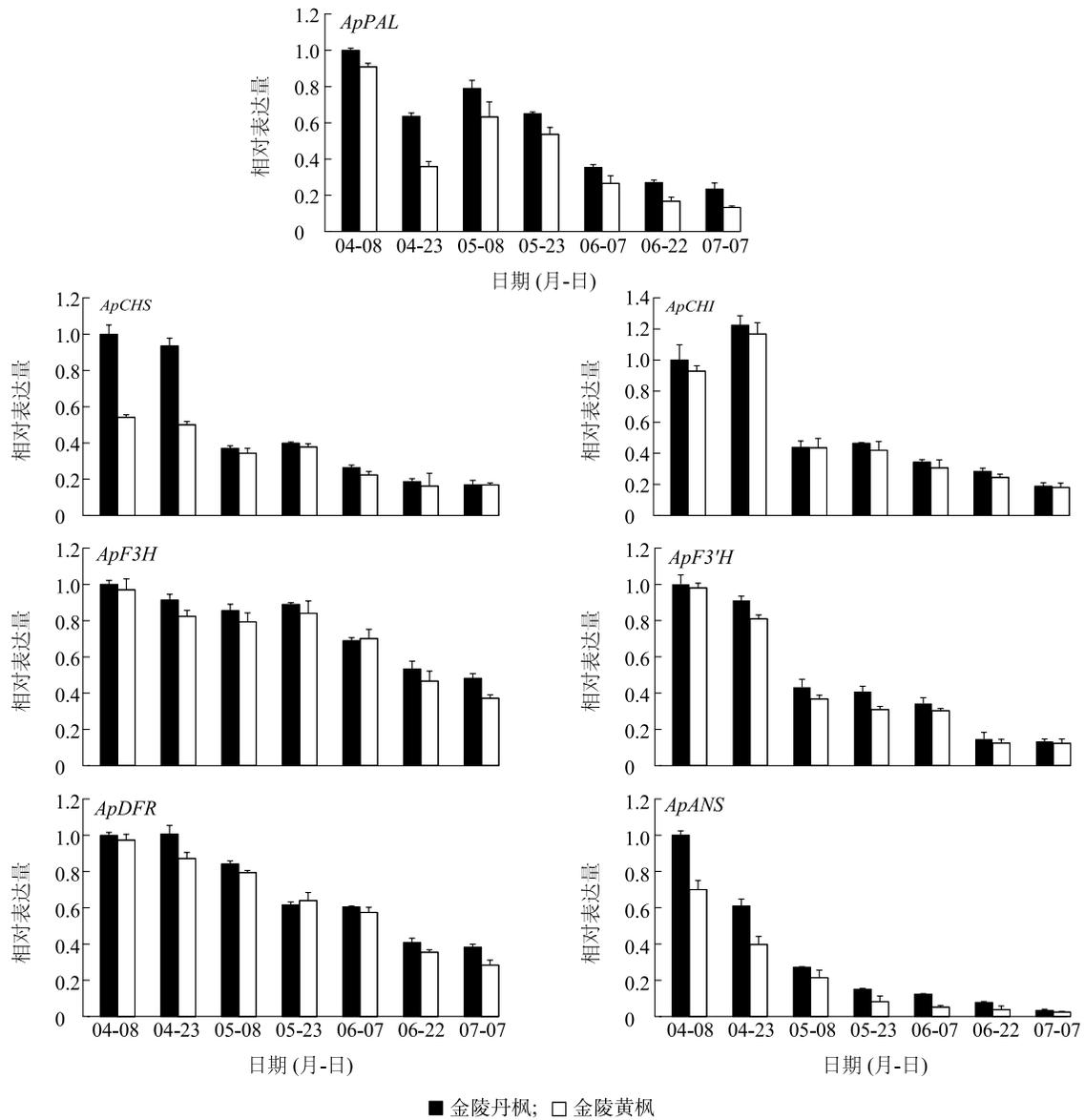


图 5 鸡爪槭金陵丹枫和金陵黄枫花青素和黄酮生物合成途径关键基因表达分析

Fig.5 Expression analysis of key genes in anthocyanin and flavonoid biosynthesis pathways of *Acer palmatum* Jinling Danfeng and Jinling Huangfeng

3 讨论

叶色是鸡爪槭重要的观赏性状之一。叶片呈色表达是内外环境因子(如光照、温度、植物激素和糖类)和植物自身遗传因子共同作用的结果^[21-22]。而色素的种类、含量及其分布均是直接影响叶色呈现的重要因素。叶绿素、类胡萝卜素和黄酮类化合物是影响植物呈色的重要色素,它们共同作用,使鸡爪槭叶片呈现多种颜色模式^[22-23]。金陵丹枫和金陵黄枫均是江苏省农业科学院自主选育的鸡爪槭新品种。金陵丹枫是从金陵黄枫组培苗中选育出的新品种^[24-25],两者的遗传背景极为相似。金陵丹枫的亮红色叶片和金陵黄枫的金黄色叶片为研究鸡爪槭春季彩叶呈现提供了试验材料。

叶绿素是植物进行光合作用的重要物质,也是植物呈现绿色的主要因素^[26]。彩色叶片中的叶绿素含量往往低于绿色叶片。如鸡爪槭黄叶突变体金陵黄枫中的叶绿素含量远低于普通鸡爪槭^[1,23];银杏和美洲黑杨的黄叶突变体中的叶绿素含量也比正常植株明显降低,且叶绿素合成途径相关基因表达量下调,叶绿素降解途径相关基因表达量上调^[12,22]。本研究发现,金陵黄枫的突变株金陵丹枫亮红色叶片的叶绿素含量高于金陵黄枫的金黄色叶片,提示金陵丹枫的高叶绿素含量可能也在其红色呈现中起着一定作用。

类胡萝卜素不仅是一类光合和保护色素,其含量的提高也往往导致叶片呈现黄色^[27]。比如,栎树和银杏黄叶突变体中类胡萝卜素含量升高,类胡萝卜素合成途径相关基因表达量上调^[12,28];大花蕙兰花叶突变体中类胡萝卜素含量显著降低,转录组分析发现多个类胡萝卜素生物合成相关基因表达量下调^[29]。本研究结果却显示,6月22日前的金陵丹枫红色叶片中的类胡萝卜素含量也高于金陵黄枫,这提示类胡萝卜素确实在金陵丹枫叶片红色呈现中起着一定作用。

花青素以及其他黄酮类物质含量的变化是影响植物器官呈色的决定性因素之一^[30-32]。紫薯较红薯块根中积累了大量的花青素,其花青素代谢途径中的一系列基因被上调表达^[33]。文心兰花瓣中同时具有红色和黄色2种颜色,其中红色花瓣中含有锦葵色素半乳糖、芍药素葡萄糖苷、飞燕草素葡萄糖苷和矢车菊素葡萄糖苷这4种花色苷,而黄色花瓣中则未检测到这4种花色苷,进一步研究发现花青素代谢途径中

的2个关键基因 *CHI* 和 *DRF* 在黄色花瓣中表达量下调是导致两种颜色形成的主要原因^[34]。本研究发现,金陵丹枫叶片中的花青素(飞燕草素、矢车菊素和矢车菊半乳糖苷)和芸香苷、槲皮素等黄酮类物质含量远高于金陵黄枫,同时其花青素等黄酮类物质生物合成关键酶的编码基因(*ApPAL*、*ApCHS*、*ApCHI*、*ApF3H*、*ApF3'H*、*ApDFR* 和 *ApANS*)表达量上调。这提示花青素等黄酮类物质含量的不同是导致金陵丹枫和金陵黄枫叶片呈现不同颜色的重要原因。花青素和黄酮含量除了受上述生物合成途径基因的调控外,转录水平的调控也同样起作用,已知影响花青素和黄酮的转录因子主要有 MYB、bHLH、WD40 3类^[35-37]。金陵丹枫和金陵黄枫叶片呈色不同是否受到上述转录因子的调控还需进一步研究。

参考文献:

- [1] LI S S, LI Q Z, Rong L P, et al. Gene expressing and sRNA sequencing show that gene differentiation associates with a yellow *Acer palmatum* mutant leaf in different light conditions[J]. Biomed Research International, 2015, 2015:1-10.
- [2] KIM J H, LEE B C, SIM G S, et al. The isolation and antioxidative effects of vitexin from *Acer palmatum* [J]. Archives of Pharmacological Research, 2005, 28:195.
- [3] 徐明远,何鹏,赖伟,等. 植物叶色变异分子机制研究进展[J]. 分子植物育种, 2021, 19(10):3448-3455.
- [4] TANAKA Y, SASAKI N, OHMIYA A. Biosynthesis of plant pigments; anthocyanins, betalains and carotenoids [J]. The Plant Journal, 2008, 54:733-749.
- [5] ZHAO D Q, TAO J. Recent advances on the development and regulation of flower color in ornamental plants[J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6:261.
- [6] KRAUTLER B. Breakdown of chlorophyll in higher plants-phytylins as abundant, yet hardly visible signs of ripening, senescence, and cell death[J]. Angewandte Chemim-International Edition, 2016, 55(16):4882-4907.
- [7] SCHELBERT S, AUBYR S, BURTA B, et al. Pheophytin pheophorbide hydrolase (pheophytinase) is involved in chlorophyll breakdown during leaf senescence in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2009, 21(3):767-785.
- [8] ZHANG T, FENG P, LI Y F, et al. VIRESCENT-ALBINO LEAF 1 regulates leaf colour development and cell division in rice [J]. Journal of Experimental Botany, 2018, 69(20):4791-4804.
- [9] ZHENG H, WANG Z R, TIAN Y L, et al. Rice albino 1, encoding a glycyl-tRNA synthetase, is involved in chloroplast development and establishment of the plastidic ribosome system in rice [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2019, 139:495-503.
- [10] CAZZONELLI C I, POGSON B J. Source to sink: regulation of ca-

- rotenoid biosynthesis in plants [J]. Trends in Plant Science, 2010, 15(5): 266-274.
- [11] GADY A L F, VRIEZEN W H, VAN DE WAL M H B J, et al. Induced point mutations in the phytoene synthase 1 gene cause differences in carotenoid content during tomato fruit ripening [J]. Molecular Breeding, 2012, 29(3): 801.
- [12] LI W X, YANG S B, LU Z G, et al. Cytological, physiological, and transcriptomic analyses of golden leaf coloration in *Ginkgo biloba* L [J]. Horticulture Research, 2018, 5:12.
- [13] 刘恺媛,王茂良,辛海波,等. 植物花青素合成与调控研究进展 [J]. 中国农学通报, 2021, 37(14):41-51.
- [14] SMERIGLIO A, BARRECA D, BELLOCCO E. et al. Chemistry, pharmacology and health benefits of anthocyanins [J]. Phytotherapy Research, 2016, 30(8): 1265-1286.
- [15] ITOH Y, HIGETA D, SUZUKI A, et al. Excision of transposable elements from the chalcone isomerase and dihydroflavonol 4-reductase genes may contribute to the variegation of the yellow-flowered carnation (*Dianthus caryophyllus*) [J]. Plant and Cell Physiology, 2002, 43(5):578-585.
- [16] NISHIHARA M, NAKATSUKA T, YAMAMURA S. Flavonoid components and flower color change in transgenic tobacco plants by suppression of chalcone isomerase gene [J]. FEBS Letters, 2005, 579(27): 579.
- [17] SUN W, MENG X Y, LIANG L J, et al. Molecular and biochemical analysis of chalcone synthase from freesia hybrid in flavonoid biosynthetic pathway [J]. Plos One, 2015, 10(3):e0119054.
- [18] TAI D Q, TIAN J, ZHENG J, et al. A malus crabapple chalcone synthase gene, mcchs, regulates red petal color and flavonoid biosynthesis [J]. Plos One, 2014, 9(10): e110570.
- [19] WANG H L, WANG W, LI H, et al. Expression and tissue and subcellular localization of anthocyanidin synthase (ANS) in grapevine [J]. Protoplasma, 2011, 248(2): 267.
- [20] ZHU L, MA Q Y, LI S S, et al. Reference gene selection for quantitative real-time PCR analyses of *Acer palmatum* under abiotic stress [J]. Phyton-International Journal of Experimental Botany, 2020, 89(2):385-403.
- [21] TANAKA Y, BRUGLIERA F, CHANDLER S. Recent progress of flower colour modification by biotechnology [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2009, 10(12):5350-5369.
- [22] CHEN Z, LU X Y, XUAN Y, et al. Transcriptome analysis based on a combination of sequencing platforms provides insights into leaf pigmentation in *Acer rubrum* [J]. BMC Plant Biology, 2019, 19(1):240.
- [23] LI S S, LI Q Z, T L, et al. Pigment comparison and expression of chlorophyll metabolism genes in yellow and green *Acer palmatum* leaves [J]. Canadian Journal of Plant Science, 2017, 97(5), 1-21.
- [24] 李倩中,李淑顺,荣立苹,等. 鸡爪槭新品种‘金陵黄枫’ [J]. 园艺学报, 2011, 38(8):1627-1628.
- [25] 闻婧,李淑顺,朱璐,等. 鸡爪槭新品种‘金陵丹枫’ [J]. 园艺学报, 2019,46(S2):2920-2921.
- [26] MASUDA T, FUJITA Y. Regulation and evolution of chlorophyll metabolism [J]. Photochemical & Photobiological Sciences Official Journal of the European Photochemistry Association & the European Society for Photobiology, 2008, 7(10):1131-1149.
- [27] DEMMING A B, ADAMS W W. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis [J]. Trends in Plant Science, 1996, 1(1): 21-26.
- [28] DONG X Y, HUANG L B, CHEN Q S, et al. Physiological and anatomical differences and differentially expressed genes reveal yellow leaf coloration in Shumard oak [J]. Plants, 2020, 9(2): 169.
- [29] JIANG Y, SONG H Y, HE J R, et al. Comparative transcriptome analysis provides global insight into gene expression differences between two orchid cultivars [J]. PLoS One, 2018, 13(7): e0200155.
- [30] JUN J H, XIAO X, RAO X, et al. Proanthocyanidin subunit composition determined by functionally diverged dioxygenases [J]. Nature Plants, 2018, 4(12):1034-1043.
- [31] GUO J, HAN W, WANG M H. Ultraviolet and environmental stresses involved in the induction and regulation of anthocyanin biosynthesis; a review [J]. African Journal of Biotechnology, 2008, 25:1-4.
- [32] 练冬梅,赖正锋,姚运法,等.玫瑰茄转录组测序及花青素合成相关基因表达分析 [J].江苏农业科学,2020,48(6):41-45.
- [33] MANO H, OGASAWARA F, SATO K, et al. Isolation of a regulatory gene of anthocyanin biosynthesis in tuberous roots of purple-fleshed sweet potato [J]. Plant Physiology, 2007, 143(3):1252-1268.
- [34] CHIOU C Y, YEH K W. Differential expression of *MYB* gene (*OgMYB1*) determines color patterning in floral tissue of *Oncidium Gower Ramsey* [J]. Plant Molecular Biology, 2008, 66(4):379-388.
- [35] DAVIES K M, ALBERT N W, SCHWINN K E. From landing lights to mimicry: the molecular regulation of flower colouration and mechanisms for pigmentation patterning [J]. Functional Plant Biology, 2012, 39:619-638.
- [36] RAMSAY N A, GLOVER B J. MYB-b HLH-WD40 protein complex and the evolution of cellular diversity [J]. Trends in Plant Science, 2005, 10:63-70.
- [37] ZHU Z X, WANG H L, WANG Y Y, et al. Characterization of the cis elements in the proximal promoter regions of the anthocyanin pathway genes reveals a common regulatory logic that governs pathway regulation [J]. Journal of Experimental Botany, 2015, 66: 3775-3789.

(责任编辑:张震林)