

# 牡丹花色研究进展

张晶晶 王亮生\* 刘政安 李崇晖

(中国科学院植物研究所北京植物园, 北京 100093)

**摘要:** 归纳了牡丹的花色、花色素组成、花色与花色素组成的关系、色斑演化、花色遗传育种的最新进展, 总结了牡丹基于色素组成的化学分类的最新成果, 并就今后牡丹花色研究的努力方向进行了展望。

**关键词:** 牡丹; 花色; 类黄酮; 化学分类; 育种; 综述

**中图分类号:** S 685.11 **文献标识码:** A **文章编号:** 0513-353X (2006) 06-1383-06

## Recent Advances in Flower Color Research of Tree Peony

Zhang Jingjing, Wang Liangsheng\*, Liu Zhengnan, and Li Chonghui

(Beijing Botanical Garden, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

**Abstract:** The flower colors, petal flavonoids constitutes, the relationship between hues and pigmentation, the evolution of blotch, heredity and breeding of flower colors, chemotaxonomy based on floral pigments accumulation patterns of tree peony were reviewed in this article. And then, the effortful directions of the future research in this field were briefly stated.

**Key words:** Tree peony; Flower color; Flavonoid; Chemotaxonomy; Breeding; Review

牡丹 (*Paeonia suffruticosa* Andr.) 起源于中国<sup>[1]</sup>。目前, 国内的研究主要集中在种质资源调查、分类、生物学特性、向国外传播的历史、促成与抑制栽培技术、药用成分分析等<sup>[2]</sup>, 对其花色的研究还刚刚起步。国外虽然在近几年对部分野生种和栽培品种的花色和花色素有了一定程度的研究, 但仍然缺乏对牡丹花色的整体认识。为此, 作者就近年来国内外对牡丹花色研究的进展作一系统整理。

### 1 牡丹的花色

牡丹野生种花色单一, 但经过漫长的自然选择以及人为因素的作用, 花色逐渐丰富<sup>[3]</sup>。

隋朝时牡丹主要有红、白、黄色; 唐朝时增加了紫色, 同时白色中有浅白和白, 红色有殷红和桃红; 宋朝时增加了绿色和一花两色, 红色和紫色都有了深浅之分, 黄色出现浅黄和深黄, 白色中又有了洁白色<sup>[4]</sup>; 明朝时出现了过渡花色, 如红色又分为大红、桃红、粉红等; 清朝时出现了黑、蓝, 同时过渡花色越来越丰富, 花瓣上有白色条纹、放射状线纹、珠状斑点等变化<sup>[5-6]</sup>。现代, 牡丹的花色在原有的基础上又增加了雪青及复色等<sup>[6]</sup>。目前已形成了红、粉、紫、白、黄、黑、绿、蓝、复色等色系<sup>[3]</sup>。各色系又派生出不同的近似色、过渡色, 如红色系有桃红、脂红、肉红、紫红等; 白色系有洁白、牙白、粉白等; 黄色系有淡黄、暖黄、米黄、金黄等; 紫色系有深紫、红紫、粉紫、浅黄紫等; 雪青色还有淡雪青色等<sup>[6]</sup>。

带斑野生种有紫斑牡丹和黄牡丹。紫斑牡丹的色斑主要为黑色, 也有紫红色; 黄牡丹的色斑为紫褐或棕褐色。在西北牡丹栽培品种中已见到有黑、黑紫、棕红、紫红色等不同的色斑。中原牡丹中带斑品种占到 30%左右, 多为紫红斑。在西南牡丹品种、日本牡丹品种中也有较高的比例。江南品种中, 原来具色斑的品种很少, 但近年来在江苏盐城及上海等地见到的新品种中, 带色斑品种有增加的

收稿日期: 2006-01-09; 修回日期: 2006-04-12

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30571306)

\*通讯作者 Author for correspondence (E-mail: wanglish@ibcas.ac.cn)

趋势。李嘉珏根据形态学特征推断西北品种群主要由紫斑牡丹演化而来<sup>[3]</sup>。

最早的牡丹品种多以花色命名,如‘姚黄’、‘魏紫’、‘一捻红’等。现代也有许多品种是根据花色命名的,如‘蓝芙蓉’、‘鲁荷红’、‘冠世墨玉’等。在古代牡丹品种分类中,按花色分类是其主要方法之一。近现代牡丹品种分类法已逐步向花色与花型相结合的二元分类法转变。根据喻衡的二元分类方案<sup>[7]</sup>,以花型作为一级分类标准,花色作为二级分类标准,将牡丹分为3类3亚类11型8大色(白、黄、粉、红、紫、黑、绿、蓝)。最近,成仿云等<sup>[8]</sup>提出了紫斑牡丹品种群的“3级分类法”,即按照花色、花型、花名进行分类,这一方案基本沿用了二元分类的方法。近年来,有向花色与花型、花期、抗逆性等相结合的多元分类法发展的趋势<sup>[5]</sup>。

## 2 花色色素组成

### 2.1 花瓣中的花色色素种类

牡丹花色色素属于类黄酮化合物,主要有花青苷、黄酮和黄酮醇的苷类。从牡丹花瓣中检出的花青苷有6种,分别是芍药花素-3,5-二葡萄糖苷(peonidin-3,5-di-O-glucoside, Pn3G5G)<sup>[9]</sup>、矢车菊素-3,5-二葡萄糖苷(cyanidin-3,5-di-O-glucoside, Cy3G5G)<sup>[10]</sup>、天竺葵素-3,5-二葡萄糖苷(pelargonidin-3,5-di-O-glucoside, Pg3G5G)<sup>[11]</sup>、芍药花素-3-葡萄糖苷(peonidin-3-O-glucoside, Pn3G)<sup>[12]</sup>、矢车菊素-3-葡萄糖苷(cyanidin-3-O-glucoside, Cy3G)<sup>[13]</sup>和天竺葵素-3-葡萄糖苷(pelargonidin-3-O-glucoside, Pg3G)<sup>[14]</sup>。

在苷元水平上检出了3种黄酮,即芹黄素(apigenin, Ap)<sup>[15,16]</sup>、木犀草素(luteolin, Lu)<sup>[16]</sup>和金圣草黄素(chrysoeriol, Ch)<sup>[16]</sup>;还检出了3种黄酮醇包括山奈黄素(kaempferol, Km)<sup>[15,16]</sup>、槲皮素(quercetin, Qu)<sup>[16]</sup>和异鼠李黄素(isorhamnetin, Is)<sup>[16]</sup>。在糖苷水平上已分离得到的黄酮苷有芹黄素-7-葡萄糖苷(apigenin-7-O-glucoside)<sup>[15,17]</sup>、芹黄素-7-鼠李葡萄糖苷(apigenin-7-rhamnoglucoside)<sup>[15]</sup>、芹黄素-7-新橙皮苷(apigenin-7-O-neohesperidoside)<sup>[17]</sup>和木犀草素-7-葡萄糖苷(luteolin-7-O-glucoside)<sup>[17]</sup>;黄酮醇苷有山奈黄素-3-葡萄糖苷(kaempferol-3-O-glucoside)<sup>[15]</sup>、山奈黄素-3,7-二葡萄糖苷(kaempferol-3,7-O-glucoside)<sup>[15]</sup>和山奈黄素-7-葡萄糖苷(kaempferol-7-O-glucoside)<sup>[17]</sup>。这些化合物在不同品种花瓣中的含量有很大差异。Ch在植物界自然分布很少,而在牡丹花瓣中却存在较多<sup>[16,18]</sup>。在牡丹色素抽提、浓缩、精制方法上,通过改变抽提溶剂的组成提高了各种色素的分离效果,并且确立了高压液相色谱微量快速分析方法,可以从牡丹花中快速检测出上述色素的存在<sup>[16,19,20]</sup>,但是Ch、Qu和Is的糖苷化产物还有待今后进一步分离和进行结构鉴定。

黄酮和黄酮醇不仅作为助色素成分影响牡丹的花色,而且是有生物活性的药用成分。如槲皮素有抗脑缺血、抗氧化、镇痛等多种功能,异鼠李黄素和山奈黄素有抗心肌缺血的作用<sup>[21]</sup>。

### 2.2 野生种的花色素组成

王亮生等<sup>[16,22]</sup>分析了7个牡丹野生种的花色素组成及含量,发现其差异较大。

牡丹野生种的花瓣中含有5种花青苷,分别为Pn3G5G、Pn3G、Cy3G5G、Cy3G和Pg3G5G。从亚组水平来看,在革质花盘亚组中,矮牡丹(*P. jishanensis*)主要为Pn3G5G,次为Pg3G5G。药用牡丹(*P. ostii*)和四川牡丹(*P. decanposita*)与矮牡丹相似,均是Pn3G5G含量最高,达90%以上。卵叶牡丹(*P. qiu*)主要是Pn3G5G,达90%。紫斑牡丹(*P. rockii*,开粉花、白花)Pn3G5G含量占总花青素含量的一半以上,余为Cy3G,另有极微量的Pn3G和Cy3G5G。肉质花盘亚组所有种的花瓣中均缺少Pg,紫牡丹(即滇牡丹*P. delavayi*,开红橙、紫、紫红、黑紫花)主要花青苷是Pn3G5G。狭叶牡丹(*P. potaninii*=*P. delavayi*,开紫红花)Cy3G的含量占一半,其次为Cy3G5G、Pn3G5G和Pn3G;而开红紫花、红花、深红花的狭叶牡丹主要为Pn3G5G,含量均在60%以上。在黄牡丹(*P. lutea*=*P. delavayi*)花瓣的非斑部分,只含有Pn3G5G,而它的色斑中主要含有Pn3G5G,其余为Cy3G、Cy3G5G和Pn3G<sup>[3]</sup>。

黄酮和黄酮醇类的组成, 从亚组水平来看, 革质花盘亚组中 Ap 和 Km 是主要成分, 二者中 Ap 含量高于 Km。紫斑牡丹 (粉色花) Is 占优势。四川牡丹花瓣中的 Ch 含量是革质花盘亚组内各个种中最高的。肉质花盘亚组中, 紫牡丹 (紫花、紫红花、黑紫花) 均缺少 Ap 和 Ch。狭叶牡丹 (红紫花、红花、深红花) Lu、Km、Is 是主要成分。狭叶牡丹 (紫红花) 和紫牡丹 (红橙花) Ap、Lu 是主要成分。

黄牡丹、大花黄牡丹 (*P. ludlowii*)、金莲牡丹 (*P. delavayi* var *trollioides*) 等开黄色花的野生种或变种的花色素组成目前还不清楚。

### 2.3 栽培品种群的花色素组成

牡丹按照种源的不同分为 7 大品种群<sup>[5]</sup>。目前, 已有 5 个品种群的花色素组成得到了初步调查。

中原品种群的花青苷以 Pn3G5G 为主体, 其次是 Pg3G5G 和 Cy3G5G, 而 Pn3G 和 Cy3G 的含量较低, 几乎都不含有 Pg3G<sup>[19]</sup>。延安牡丹品种亚群的花瓣非斑部分的花青苷以 Pn3G5G 为主, 含有少量 Cy3G5G; 其斑部以 Pn3G5G 为主, Cy3G5G、Cy3G 和 Pn3G 次之<sup>[5]</sup>。

西北品种群大多数品种花瓣的非斑部分的花青素由 Pn3G5G、Cy3G5G 和 Cy3G 组成, Pn3G 含量很低, 几乎不含 Pg 系色素; 黄酮和黄酮醇类组成为 Ap、Lu、Ch、Km、Qu、Is, 其中 '粉金玉' 等少数几个品种的非斑部分花青素类色素组成为 PnPg 型, 黄酮和黄酮醇类以 Ap、Km 为主, 含少量 Is<sup>[5,20]</sup>。

Hosoki 等<sup>[23]</sup>和 Sakata 等<sup>[24]</sup>调查过日本品种群的花青苷组成, 发现黑红或深红紫色品种的花瓣中含有大量花青苷, 而粉色或白色品种含有微量花青苷。红色花品种主要含有 Pg3G5G 和 Pg3G; 粉色花品种主要含有 Pg3G5G 和 Pn3G5G; 紫色花品种中 Pn3G5G 是主要成分, Pn3G 和 Cy3G 次之。该品种群的黄酮和黄酮醇类色素, 主要是 Ap 和 Km。

美国品种和法国品种中, 大部分含有 Pn3G、Pn3G5G、Cy3G 和 Cy3G5G, 缺少 Pg3G 和 Pg3G5G, 几乎所有的品种都含有查尔酮 (chalcone)<sup>[23]</sup>。

江南品种群和西南品种群的花色和花色素组成还未见研究报道。

### 2.4 品种群间花色素组成的比较

Hosoki 等<sup>[23]</sup>、Sakata 等<sup>[24]</sup>的调查表明, 日本牡丹以 Pg 系为主, Pn 系次之, 而中原牡丹以 Pn 系或 Pg 系为主。日本牡丹富含 Pg3G, 而中原牡丹中几乎不含 Pg3G。美国品种和法国品种普遍缺少 Pg3G 和 Pg3G5G<sup>[23]</sup>。西北品种群和中原品种群都以 Pn3G5G 为主, 中原牡丹富含 Pg3G5G, 而西北牡丹几乎不含 Pg 系色素, 并且 Pn3G 含量也很低<sup>[5]</sup>。此外, 王亮生等<sup>[25]</sup>调查了在促成栽培条件下日本牡丹与中国牡丹的花色与花色素组成的差异, 结果表明, 二者 Pn3G5G 的相对含量都上升, 总花青苷含量减少。

Wang 等<sup>[16,20]</sup>将主成分分析和聚类分析应用到牡丹的化学分类上, 使传统的化学分类从科、属的水平提高到种和品种的水平。以色素组成及其积累量为指标, 应用建立在主成分分析基础上的聚类分析法进行表型分类, 得到的结果与基于形态学特征和分子系统学证据的分类结果基本一致。同样的方法应用到西北品种群的化学分类上, 支持西北牡丹主要起源于紫斑牡丹的观点<sup>[20]</sup>。

### 2.5 花色与花色素组成的关系

Hosoki 等<sup>[23]</sup>、Sakata 等<sup>[26]</sup>、王亮生等<sup>[5]</sup>均发现牡丹花色随着花青苷总量的增加而变暗。Hosoki 等<sup>[23]</sup>分析中国牡丹之所以缺少鲜红色是因为不含 Pg3G。美国和法国的牡丹品种缺少 Pg3G 和 Pg3G5G, 因而呈深红或猩红色; 黄色查尔酮的存在使一些含 Pn、Cy 系色素的品种出现了橙色或栗色。王亮生等<sup>[5]</sup>据西北牡丹花瓣基部色斑的色素分析结果, 推断 Cy 的糖苷化、高含量及其在花瓣基部生成, 是形成西北品种群具有紫斑特色的原因, 西北品种中 Pn3G 含量很低, 几乎不含 Pg, 是其缺少鲜红和鲜粉色品种的主要原因。由于牡丹花瓣中的黄酮和黄酮醇类色素还没有查清, 所以还无法评价各色素的糖苷化、辅助色素效应对牡丹花色带来的影响。

### 3 花色遗传与育种

#### 3.1 花色遗传

与花色有关的基因有控制色素种类、含量及其分布的基因,控制细胞液泡内 pH 值的基因,助色素合成基因和易变性基因 (mutable gene) 等<sup>[5,27]</sup>。目前牡丹色素合成中的相关酶、基因克隆和转基因的研究尚未见报道。牡丹花瓣中缺少飞燕草素 (Dp),说明在牡丹花色合成途径中缺少类黄酮-3',5'-羟化酶 ( $F3'5'H$ ),由此推测牡丹不含有  $F3'5'H$  基因或在牡丹中该基因不表达。所有牡丹种或者品种的花瓣中都含有 Pn 型色素,说明牡丹类黄酮合成途径中存在 Cy 向 Pn 转化的甲基化酶 (OMT),暗示牡丹中存在 OMT 基因。

促成栽培中,同一牡丹品种的花色较露地栽培的花色浅,其总花青苷含量减少<sup>[25]</sup>。到目前为止,有关环境因子对牡丹花色形成影响的研究报道极少,有待今后进一步研究。

对于花色素的遗传,当采取 Pn × Cy, Cy × Pg, 3G5G 型 × 3G 型方案杂交时,前者多是显性性状<sup>[5]</sup>。王亮生<sup>[22]</sup>详细调查了 8 个杂交组合的 F<sub>1</sub> 代花青素积累类型的分离,未得到明显的 Pn 对 Cy, Cy 对 Pg, 3G5G 型对 3G 型是显性性状的结果,但发现类黄酮-3'-羟化酶基因 ( $F3'H$ ) 的显隐性和花色表型改变密切相关。

#### 3.2 花色育种

美国的育种家 Smith 在牡丹的橙色花育种中提出了“花色基因控制系统理论”,并指出要育出真正的橙色牡丹,就要充分利用已有的近似橙色的牡丹品种,如‘Tessera’、‘Ariadne’、‘Nike’、‘Brassy Lady’、‘Chow’等进行相互杂交<sup>[28,29]</sup>。牡丹鲜红色花的传统育种中,育种亲本应具有高的 Pg3G 含量、低的助色素化指数 (等于 flavone 和 flavonol 色素量 / anthocyanin 色素量)。洛阳已经引进了一些 Pg3G 含量高的日本牡丹品种,应充分利用这些国外的品种资源。由于西北牡丹不含有 Pg, 所以要选育出带鲜红斑的新品种,也有必要充分利用中原牡丹中 Pg3G5G 含量高的品种资源。而要育出鲜紫色的品种,则要求亲本具有高的 Pn3G5G 含量和高的助色素化指数。

目前牡丹的花色育种多局限于传统的杂交育种手段,今后可以借鉴其它花卉的分子育种技术。在蓝色花育种中,将  $F3'5'H$  基因导入牡丹中,产生蓝色色素 Dp 糖苷, Dp 糖苷还可以和牡丹花中原有的类黄酮形成辅助着色效应,形成更纯、更稳定的蓝色花。据报道, CYTb5 蛋白可以增强矮牵牛  $F3'5'H$  酶的活性<sup>[30]</sup>,如果导入的  $F3'5'H$  基因的表达量低,则可以考虑同时导入这个 CYTb5 基因来达到形成蓝色花的目的。在牡丹鲜紫色花育种中,增强花青苷元甲基化酶的活性,促进 Pn 型色素的生成,使花色更紫。中国牡丹普遍缺少鲜红色花,可以抑制  $F3'H$  基因的表达而产生 Pg 型色素,同时,利用反义 RNA 技术抑制 5-葡萄糖基转移酶 (5GT) 基因的表达促进 Pg3G 的合成,创造出鲜红色的牡丹花。

### 4 展望

对至今还没有调查过的野生种,如大花黄牡丹和滇牡丹丰富的种下类型进行花色测定和色素分析,将为牡丹组植物的化学分类、欧美牡丹栽培品种的起源、西南牡丹种群新品种选育提供全新的证据和有用的信息。

形成牡丹花色紫色化的主要原因是花青苷元的进一步甲基化,而这个关键步骤的反应底物是哪个中间体,今后应重点研究。还应进行黄酮和黄酮醇类色素的糖苷水平的分析,从而科学地评价花青苷元的糖苷化对花色表现的影响程度。

建立牡丹花色和花色素组成的数据库,对其中所含的分类信息进行主成分分析基础上的聚类分析,得出现存的栽培品种的化学分类全图,可为筛选具有优良观赏性状的品种、选择亲缘关系较远的育种亲本等提供参考。

中国现有的栽培品种中缺乏真正的黄、绿、蓝及鲜红色品种, 通过常规杂交、远缘杂交和杂种胚拯救等进行花色种质创新, 应该是今后长期坚持的方向。

类黄酮色素是目前研究最为详细的一类色素群, 由于植物次生代谢途径调控技术的进步, 将来可以更好地调控牡丹花瓣中类黄酮的合成, 人为修饰这些类黄酮的结构, 从而创造出新花色品种<sup>[31]</sup>。

#### 参考文献:

- 洪德元, 潘开玉. 芍药属牡丹组的分类历史和分类处理. 植物分类学报, 1999, 37 (4): 351~368  
Hong D Y, Pan K Y. Taxonomical history and revision of *Paeonia* sect *Moutan* (Paeoniaceae). Acta Phytotaxonomica Sinica, 1999, 37 (4): 351~368 (in Chinese)
- Wang L Y. Research and cultivation update of Chinese tree peony. In: Summary of international peony symposium. Japan: International Peony Symposium Organising Committee, 1998. 1~5, 19~26
- 李嘉珏. 中国牡丹品种图志 (西北·西南·江南卷). 北京: 中国林业出版社, 2005. 26~28, 37~39  
Li J J. Chinese tree peony (Xibei, Xinan, Jiangnan Volume). Beijing: China Forestry Publishing House, 2005. 26~28, 37~39 (in Chinese)
- 郭继明. 中国牡丹大观 (牡丹诗词部 周~唐代卷). 北京: 新华出版社, 2005. 78  
Guo J M. Chinese tree peony grand sight (Mudan poetry part, Zhou - Tang dynasty volume). Beijing: Xinhua Publishing House, 2005. 78 (in Chinese)
- 李嘉珏. 中国牡丹与芍药. 北京: 中国林业出版社, 1999. 1~10, 67, 71, 103~108  
Li J J. Chinese tree and herbaceous peonies. Beijing: China Forestry Publishing House, 1999. 1~10, 67, 71, 103~108 (in Chinese)
- 中国牡丹全书编纂委员会. 中国牡丹全书 (上). 北京: 中国科学技术出版社, 2002. 87~88, 139~140  
Compilation Committee of Complete Library of Chinese Tree Peony. Complete library of Chinese tree peony (upper volume). Beijing: China Science and Technology Press, 2002. 87~88, 139~140 (in Chinese)
- 喻衡. 中国牡丹品种整理选育和命名问题. 园艺学报, 1982, 9 (3): 36~40  
Yu H. Some problems in systematizing cultivar resources of Chinese tree peony. Acta Horticulturae Sinica, 1982, 9 (3): 36~40 (in Chinese)
- 成仿云, 李嘉珏, 陈德忠, 张佐双. 中国紫斑牡丹. 北京: 中国林业出版社, 2005. 34~35  
Cheng F Y, Li J J, Chen D Z, Zhang Z S. Chinese flare mudan. Beijing: China Forestry Publishing House, 2005. 34~35 (in Chinese)
- Hayashi K. Studien über anthocyane. . Isolierung des paeonins aus den blüen von *Paeonia albiflora* var *hortensis*. Acta Phytochim., 1939, 11: 80~90
- Hayashi K, Abe K. Studien über anthocyane XXIII. Papierchromatographische übersicht der anthocyane im pflanzenreich. I. Shigen Kagaku Kenkyusho Iho, 1953, 29: 1~8
- Hayashi K. Studien über anthocyane. über die farbstoffe der blüen von *paeonia suffruticosa*. Acta Phytochim., 1943, 13: 85~92
- Ishikura N, Sugahara K. A survey of anthocyanins in fruits of some angiosperms. BotMag (Tokyo), 1979, 92: 157~161
- 加藤信行. 草本植物の紅葉におけるアントシアニン<sup>の</sup>定性とその分布. 新潟県生物教育研究会誌, 1982, 17: 1~6  
Kato N. Characterization and distribution of anthocyanins in red-timed herbaceous leaves. Bulletin of Biology Education Research of Niigata Prefecture, 1982, 17: 1~6 (in Japanese)
- Cooper F C. Peony flower pigments. In: Kessenich G M ed. American peony society 75 years. Minnesota: Amer Peony Soc., 1970. 141~143
- Kurt E, Manfred K. Flavonglykoside in blüen von *Paeonia arborea* und *Paeonia suffruticosa*. Planta (Berl), 1969, 88: 154~156
- Wang L S, Hashimoto F, Shiraiishi A, Shimizu K, Aoki N, Li J J, Sakata Y. Phenetics in tree peony species from China by flower pigment cluster analysis. J. Plant Res., 2001, 114: 213~221
- Wang X, Cheng C G, Sun Q L, Li F W, Liu J H, Zheng C C. Isolation and purification of four flavonoid constituents from the flowers of *Paeonia suffruticosa* by high-speed counter-current chromatography. Journal of Chromatography A, 2005, 1075: 127~131
- Bohm B A. Occurrence and distribution of flavonoids. In: Bohm B A ed. Introduction to flavonoids. Amsterdam: Harwood Academic Publishers, 1998. 117~173
- Wang L S, Shiraiishi A, Hashimoto F, Aoki N, Shimizu K, Sakata Y. Analysis of petal anthocyanins to investigate flower coloration of Zhongyuan (Chinese) and Daikon Island (Japanese) tree peony cultivars. J. Plant Res., 2001, 114: 33~43
- Wang L S, Hashimoto F, Shiraiishi A, Aoki N, Li J J, Sakata Y. Chemical taxonomy of the Xibei tree peony from China by floral pigmentation. J. Plant Res., 2004, 117: 47~55
- 高锦明. 植物化学. 北京: 科学出版社, 2003. 191~193

- Gao J M. Phytochemistry. Beijing: Science Press, 2003. 191~193 (in Chinese)
- 22 王亮生. ボタンの花色とフラボノイド色素に関する研究: (博士学位論文) 日本鹿児島市: 鹿児島大学, 2001. 33~35, 48~49, 105~132
- Wang L S. Studies on flavonoid pigments and colors in flowers of tree peony (*Paeonia* section *Moutan* DC.): [Ph.D. Dissertation] Kagoshima, Japan: Kagoshima University, 2001. 33~35, 48~49, 105~132 (in Japanese)
- 23 Hosoki T, Hamada M, Kando T, Moriwaki R, Inaba K. Comparative study of anthocyanin in tree peony flowers. J. Jap. Soc. Hort. Sci., 1991, 60: 395~403
- 24 Sakata Y. Petal coloration and pigmentation of tree peony in Japan and China. In: Summary of international peony symposium. Japan: International Peony Symposium Organising Committee, 1998. 15~18
- 25 Wang L S, Hashimoto F, Aoki N, Liu Z A, Shimizu K, Shiraishi A, Sakata Y. Effect of forcing culture in tree peony cultivars on flower coloration and petal pigmentation. Journal of the Japanese Society of Agricultural Technology Management, 2002, 9 (1): 77~85
- 26 Sakata Y, Aoki N, Sadanobu T, Nishikouri H, Johjima T. Petal coloration and pigmentation of tree peony bred and selected in Daikon Island (Shimane prefecture). J. Jap. Soc. Hort. Sci., 1995, 64: 351~357
- 27 戴思兰. 园林植物遗传学. 北京: 中国林业出版社, 2005. 179~186
- Dai S L. Genetics of ornamental plants. Beijing: China Forestry Publishing House, 2005. 179~186 (in Chinese)
- 28 Smith D. The potential for orange from *P. potaninii* trolliodes and its hybrids. Paeonia, 1998, 28 (3): 3~6
- 29 Smith D. The potential for orange flower color from *P. lutea* and its hybrids. Paeonia, 1999, 29 (1): 1~5
- 30 De Vetten N, Ter Horst J, Van Schaik H P, De Boer A, Mol J, Koes R. A cytochrome b5 is required for full activity of flavonoid 3',5'-hydroxylase, a cytochrome P450 involved in the formation of blue flower colors. Plant Biology, 1999, 96: 778~783
- 31 Martens S, Knott J, Seitz C A, Janvari L, Yu S N, Forkmann G. Impact of biochemical pre-studies on specific metabolic engineering strategies of flavonoid biosynthesis in plant tissues. Biochem. Eng. J., 2003, 14: 227~235

### 新书推荐

## 《生物信息学：序列与基因组分析》(影印版)

本书全面系统地介绍了生物信息学方面的理论与应用，深入浅出，图文并茂，资料丰富，内容新颖。本书专门为有生物学背景的读者精心设计；对内容的讲解极为清晰，并配有大量图示；用自然的语言讲解算法与理论，避免了大量使用复杂的公式与符号；用生物学问题及其解决方案来作为理论支撑；充分利用表格，一目了然地提供各种最新的生物信息学资源，是从事和即将从事生物信息学研究的科研人员、技术人员、研究生的重要参考书和入门书。

定价：82元（含邮费）

## 基因工程原理（第二版）上、下册 吴乃虎著译

本书由科学出版社出版。全书共十二章，分上下两册，书末附有基因工程名词术语解释及索引。

上册：一至六章（基因与基因工程、基因操作的主要技术原理、基因克隆的酶学基础、基因克隆的质粒载体、噬菌体载体和柯斯载体、基因的分离与鉴定）。定价 58元（含邮费）。

下册：七至十二章（基因的表达与调节、真核基因在大肠杆菌中的表达、植物基因工程、哺乳动物基因工程、重组 DNA 与现代生物技术、重组 DNA 与医学研究）。定价 78元（含邮费）。

购书者请汇款至北京中关村南大街 12号中国农科院蔬菜花卉所《园艺学报》编辑部，邮编 100081。