

百合花色机理研究进展

孔 滢, 窦晓莹, 包 放, 郎利新, 白锦荣*

(北京市辐射中心, 北京 100875)

摘 要: 百合花色主要由花青苷和类胡萝卜素形成, 一般粉色和棕色花中主要成分是花青苷; 黄色和橙色花中主要成分是类胡萝卜素; 红色是由花青苷和类胡萝卜素共同组成。百合花色的遗传现象比较复杂。目前初步构建了几个群体, 通过遗传连锁图谱标记了花色相关位点。百合中花青苷和类胡萝卜素合成代谢途径中的大部分结构基因已经被克隆和研究。花青苷合成途径中的转录因子 LhMYB12 调控百合花被片中的花青苷的有无, 其转录水平调控花青苷的颜色强度和着色类型。本文总结了百合花朵的着色机理研究, 为进一步开展百合花色育种提供了理论参考。

关键词: 百合; 花色; 育种; 转录因子

中图分类号: S 682.2

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2015) 09-1747-13

Advances in Flower Color Mechanism of *Lilium*

KONG Ying, DOU Xiao-ying, BAO Fang, LANG Li-xin, and BAI Jin-rong*

(Beijing Radiation Center, Beijing 100875, China)

Abstract: Lily flower colors are derived mainly from anthocyanins and carotenoids, and anthocyanins are the major pigment in pink and chocolate brown cultivars, whilst carotenoids in yellow and orange cultivars, and both anthocyanins and carotenoids contribute to red ones. The genetic mechanism and biosynthetic pathway of pigments are complicated in lily. It is documented that several genetic linkage maps of lily populations have been preliminarily constructed, and several quantitative trait loci related with flower color were also mapped. Many structural genes involved in the biosynthesis of anthocyanin and carotenoid have been isolated and identified. The transcription factor LhMYB12 involved in anthocyanin pathway regulates anthocyanin biosynthesis and determines the presence or absence of anthocyanin pigmentation in tepals, its transcript level affects the intensity and pattern of anthocyanin color. The better understanding on pigment biosynthetic pathway is helpful for breeding to change flower color by engineering the pathways in lily cultivars.

Key words: *Lilium*; flower color; breeding; transcription factor

一般认为花色是植物提供给授粉者的视觉信号, 能够提高传粉和繁殖效率 (汤晓辛和黄双全, 2012)。在园艺上花色是观赏植物重要的观赏性状之一, 影响着花卉作物的商业价值 (Behe et al.,

收稿日期: 2015-05-20; **修回日期:** 2015-08-07

基金项目: ‘十二五’ 国家科技支撑计划项目 (2013BAD01B0706); 北京市科学技术研究院创新团队计划项目 (IG201404N); 北京市科学技术研究院青年骨干计划项目 (201416)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: bjr301@126.com)

1999; Kelley et al., 2001; Burchi et al., 2010; Yamagishi et al., 2014a)。类黄酮、类胡萝卜素和甜菜色素是形成花色的三大主要化合物类群 (Grotewold, 2006; Tanaka et al., 2008; 戴思兰 等, 2013)。类黄酮中的黄酮、二氢黄酮和查尔酮等化合物形成黄色, 花青苷形成红色、紫色和蓝色 (韩科厅 等, 2008)。类胡萝卜素形成黄色、橙色和红色等。甜菜色素形成黄色、橙色和红色, 但只存在于部分石竹科植物中且与花青苷不能共存 (Nishihara & Nakatsuka, 2010)。

百合是世界重要的切花和盆栽花卉, 其花色是指成熟花被片 (花瓣) 的颜色 (龙雅宜, 1999)。经过多年育种培育了很多百合新品种, 有着丰富的花色变异。本文从花色表型和生化合成机理方面对百合花色的研究进展进行阐述。

1 百合资源花色表型

百合属 (*Lilium*) 约有 100 个种, 花朵颜色丰富, 主要为红色、粉色、橙色、黄色和白色, 以及一些中间色系。还有一些特殊花色, 如绿色的绿花百合 (*L. fargesii*)、紫色的紫花百合等 (夏婷等, 2013)。有的百合花色随着开花时间发生变化, 如野百合的变种百合 (*L. brownii* var. *colchesteri*) 开花一天后从黄色变为白色 (Hai et al., 2012)。

通过开展百合种间杂交获得了大量的百合品种。英国皇家园艺学会 (Royal Horticulture Society) 根据百合品种特征将百合品种分为 9 个杂种系。其中亚洲百合杂种系的典型特点是有着广泛的花色变异, 有黄色、橙色、粉色、红色和白色等; 东方百合杂种系的主要花色是粉色和红紫色 (Yamagishi, 2013); 麝香百合杂种系则主要为白色。

百合在花朵着色模式上也有着很多变异, 例如双色 (bicolors) 和斑点 (spots) 等 (Yamagishi, 2013)。双色百合中不同种类和含量的花色素在花被片不同区域分别积累: 在岷江百合 (*L. regale*) 和一些喇叭百合中, 花色素在喉部区域累积; 亚洲百合有的花被片上下部颜色不一样; 在东方百合及其一些亲本中, 花被片维管束区域的花色素着色呈星形, 与花被片其他部分的颜色不一致。

在很多野生百合和百合品种中, 花被片内表面上着生红色或深色的斑点。这些斑点一般可被分为 3 种类型。一种是突起型斑点 (raised spots): 位于花被片的近轴面, 表皮细胞和薄壁细胞增多使得花被片表面隆起, 花色素在表皮细胞和薄壁细胞中均有积累, 细胞分裂增多可能发生在色素合成之前 (Yamagishi, 2013; Yamagishi & Akagi, 2013)。一种是溅泼状斑点 (splatters): 位于花被片下部的很多小斑点, 呈溅泼状, 如亚洲百合的 ‘Tango’ 品种系列, 斑点区域不隆起, 表面平滑。花青苷只在表皮细胞积累, 含有色素的细胞与其他不含色素的细胞形态没有差异 (Yamagishi & Akagi, 2013; Yamagishi et al., 2014b)。还有一种是刷状斑点 (brushmarks): 在花被片基部沿着维管束有着栗色条纹, 呈刷状, 如亚洲百合的 ‘Centrefold’ (Yamagishi, 2013)。

2 百合花的呈色物质

花朵色素的种类和含量是影响花色形成最重要的因素 (戴思兰, 2005; 韩科厅 等, 2008; Yamagishi et al., 2012)。已有的研究表明 (表 1), 橙红色的朝鲜百合 (*L. amabile*)、兰州百合 (*L. davidii* var. *willmottiae*) 和大花卷丹 (*L. leichtlinii* var. *maximowiczii*) 中, 花色成分是辣椒红素、辣椒玉红素、玉米黄素、紫黄质和花药黄质等 (Valadon & Mummery, 1977); 山丹橙红色花被片中的主要色素为辣椒玉红素, 占总类胡萝卜素的 80% (Partali et al., 1987; Jeknić et al., 2012); 卷丹花被片中

也有辣椒红素和辣椒玉红素的积累（Märki-Fischer & Eugster, 1985; Deli et al., 1998）。

表 1 百合花被片中的类胡萝卜素化合物
Table 1 Carotenoids contained in lily tepals

类型 Type	百合名称 Name	花色 Flower color	主要化合物 Major component	参考文献 Reference
野生种 Species	朝鲜百合 <i>L. amabile</i>	橙红色花被片 Orange-red tepals	反式辣椒红素、顺式花药黄质、反式辣椒玉红素、反式隐黄质、顺式花药黄质、反式紫黄质 <i>trans</i> -Capsanthin, <i>cis</i> -antheraxanthin, <i>trans</i> -capsorubin, <i>trans</i> -cryptoxanthin, <i>cis</i> -antheraxanthin, <i>trans</i> -violaxanthin	Valadon & Mummery, 1977
	兰州百合 <i>L. davidii</i> var. <i>willmottiae</i>	橙红色花被片 Orange-red tepals	反式辣椒红素、反式紫黄质、反式花药黄质、反式辣椒玉红素、反式玉米黄素 <i>trans</i> -Capsanthin, <i>trans</i> -violaxanthin, <i>trans</i> -antheraxanthin, <i>trans</i> -capsorubin, <i>trans</i> -zeaxanthin	Valadon & Mummery, 1977
	大花卷丹 <i>L. leichtlinii</i> var. <i>maximowiczii</i>	橙红色花被片 Orange-red tepals	反式辣椒红素、反式花药黄质、辣椒红素-5,6-环氧化物、顺式花药黄质、反式辣椒玉红素、反式紫黄质 <i>trans</i> -Capsanthin, <i>trans</i> -antheraxanthin, capsanthin-5,6-epoxide, <i>cis</i> -antheraxanthin, <i>trans</i> -capsorubin, <i>trans</i> -violaxanthin	Valadon & Mummery, 1977
	山丹 <i>L. pumilum</i>	橙红色花被片 Orange-red tepals	辣椒玉红素 Capsorubin	Partali et al., 1987; Jeknić et al., 2012
	卷丹 <i>L. tigrinum</i>	橙红色花被片 Orange-red tepals	(9Z)-花药黄质、辣椒红素 (9Z)-antheraxanthin, capsanthin	Deli et al., 1998
	卷丹 <i>L. tigrinum</i> 'Red Night'	橙红色花被片 Orange-red tepals	辣椒红素、辣椒玉红素、(9Z)-花药黄质、橘黄质、新黄质、(9'Z)-辣椒红素、(13Z)-辣椒红素、 β -柠乌素、(9Z)-辣椒红素、(13'Z)-辣椒红素 Capsanthin, capsorubin, (9Z)-antheraxanthin, mutatoxanthin, neoxanthin, (9'Z)-capsanthin, (13Z)-capsanthin, β -citraurin, (9Z)-capsanthin, (13'Z)-capsanthin	Märki-Fischer & Eugster, 1985; Ohmiya, 2011; Jeknić et al., 2012
亚洲百合 Asiatic hybrid	Connecticut King	黄色花被片 Yellow tepals	花药黄质、(9Z)-紫黄质、顺-叶黄素、紫黄质、叶黄素、 β -胡萝卜素 Antheraxanthin, (9Z)-violaxanthin, <i>cis</i> -lutein, violaxanthin, lutein, β -carotene	Yamagishi et al., 2010a
	Montreux	粉色花被片 Pink tepals	紫黄质、叶黄素、花药黄质、 β -胡萝卜素、(9Z)-紫黄质、顺-叶黄素 Violaxanthin, lutein, antheraxanthin, β -carotene, (9Z)-violaxanthin, <i>cis</i> -lutein	Yamagishi et al., 2010a
	Sajia	红色花被片 Red tepals	辣椒红素、花药黄质 Capsanthin, antheraxanthin	Yamagishi et al., 2010a

在百合品种方面，主要对亚洲百合和东方百合的花色进行了研究。亚洲百合中粉色和棕色花中主要花色成分为花青苷；黄色和橙色花的主要花色成分为类胡萝卜素；红色花中是花青苷和类胡萝卜素都有（Yamagishi et al., 2010a, 2012）。东方百合花色的主要物质是花青苷，只有一小部分品种的花被片中有类胡萝卜素的积累。白色的亚洲百合、东方百合和麝香百合中未检测到花青苷（Nørbæk & Kondo, 1999; Yamagishi, 2011; Yamagishi et al., 2012）。在类胡萝卜素成分上（表 1），黄色花被片中有花药黄质、(9Z)-紫黄质、紫黄质、叶黄素等；橙色和红色花被片中有辣椒红素（Yamagishi et al., 2010a; Hai et al., 2012）。在类黄酮成分上（表 2），一些东方百合和亚洲百合的红色系品种中有大部分的矢车菊素 3-O- β -芸香糖苷和少部分的矢车菊素 3-O- β -芸香糖-7-O- β -葡萄糖苷的积累（Nørbæk & Kondo, 1999; Yamagishi et al., 2012）。花被片斑点处的主要成分也是矢车菊素 3-O- β -芸香糖苷（Abe et al., 2002）。

百合品种花色的差异是由于花青苷含量的差异造成的（Yamagishi et al., 2012）。在几种不同花色，如浅粉、粉红、深红和棕色百合的花被片中都只有一种花青苷即矢车菊素 3-O- β -芸香糖苷，但含量存在差异，花青苷含量为浅粉色 < 粉红色 < 深红色 < 棕色，说明色相差异和花青苷含量呈正相关（Yamagishi et al., 2012）。

表 2 百合花被片中的类黄酮（花青苷）化合物
Table 2 Flavonoids (anthocyanins) contained in lily tepals

类型 Type	百合名称 Name	花色 Flower color	主要化合物 Major component	参考文献 Reference
亚洲百合 Asiatic hybrid	Blackout	深红色花被片 Dark red tepals	矢车菊素 3-O-β-芸香糖苷 Cyanidin 3-O-β-rutinoside	Yamagishi et al., 2012
	Landini	巧克力棕红色花被片 Chocolate brown tepals	矢车菊素 3-O-β-芸香糖苷、黄酮醇 Cyanidin 3-O-β-rutinoside, Flavonol	Lai et al., 2012; Yamagishi et al., 2012
	Holean	紫红色花被片 Lavender red tepals	矢车菊素 3-O-β-芸香糖苷, 矢车菊素 3-O-β-芸香糖-7-O-β-葡萄糖苷 Cyanidin 3-O-β-rutinoside, Cyanidin 3-O-β-rutinoside-7-O-β-glucoside	Nørbæk & Kondo, 1999
	Monte Negro	紫红色花被片 Lavender red tepals	矢车菊素 3-O-β-芸香糖苷 Cyanidin 3-O-β-rutinoside	Nørbæk & Kondo, 1999
	Red Carpet	紫红色花被片 Lavender red tepals	矢车菊素 3-O-β-芸香糖苷, 矢车菊素 3-O-β-芸香糖-7-O-β-葡萄糖苷 Cyanidin 3-O-β-rutinoside, Cyanidin 3-O-β-rutinoside-7-O-β-glucoside	Nørbæk & Kondo, 1999
	Hollandicum	红色花被片 Red tepals	矢车菊素 3-O-β-芸香糖苷, 矢车菊素 3-O-β-芸香糖-7-O-β-葡萄糖苷 Cyanidin 3-O-β-rutinoside, Cyanidin 3-O-β-rutinoside-7-O-β-glucoside	Nørbæk & Kondo, 1999
	Côte d’Azur	红粉色花被片 Pink-red tepals	矢车菊素 3-O-β-芸香糖苷 Cyanidin 3-O-β-rutinoside	Yamagishi et al., 2012
	Montreux	粉色花被片具斑点 Pinktepals with spots	矢车菊素 3-O-β-芸香糖苷 Cyanidin 3-O-β-rutinoside	Nørbæk & Kondo, 1999; Abe et al., 2002; Yamagishi et al., 2012
	Montreux × Connecticut King	粉色花被片 Pink tepals	矢车菊素 3-O-β-芸香糖苷 Cyanidin 3-O-β-rutinoside	Abe et al., 2002
	Panorama	浅粉色花被片 Light pink tepals	矢车菊素 3-O-β-芸香糖苷 Cyanidin 3-O-β-rutinoside	Yamagishi et al., 2012
	Vivaldi	浅粉色花被片 Light pink tepals	矢车菊素 3-O-β-芸香糖苷 Cyanidin 3-O-β-rutinoside	Yamagishi et al., 2012
	Renoir	浅粉色花被片 Light pink tepals	矢车菊素 3-O-β-芸香糖苷 Cyanidin 3-O-β-rutinoside	Yamagishi et al., 2012
	Avignon	橘红色花被片 Reddish orange tepals	矢车菊素 3-O-β-芸香糖苷 Cyanidin 3-O-β-rutinoside	Nørbæk & Kondo, 1999
	Compas	橙色具斑点花被片 Orange tepals with spots	矢车菊素 3-O-β-芸香糖苷 Cyanidin 3-O-β-rutinoside	Nørbæk & Kondo, 1999
	Las Vegas	黄色具斑点花被片 Yellow tepals with spots	矢车菊素 3-O-β-芸香糖苷 Cyanidin 3-O-β-rutinoside	Nørbæk & Kondo, 1999
	Mirella	橙色花被片 Orange tepals	无花青素或黄酮醇 No anthocyanin or flavonol	Lai et al., 2012
	Connecticut King	黄色花被片 Yellow tepals	无花青苷或黄酮醇 No anthocyanin or flavonol	Abe et al., 2002; Lai et al., 2012
	Nanova	白色花被片 White tepals	无花青苷或黄酮醇 No anthocyanin or flavonol	Yamagishi et al., 2012
	Silver Stone	白色花被片 White tepals	无花青苷或黄酮醇 No anthocyanin or flavonol	Yamagishi et al., 2012
东方百合 Oriental hybrid	Star Gazer	粉色花被片 Pink tepals	矢车菊素 3-O-β-芸香糖苷, 矢车菊素 3-O-β-芸香糖-7-O-β-葡萄糖苷 Cyanidin 3-O-β-rutinoside, cyanidin 3-O-β-rutinoside-7-O-β-glucoside	Nørbæk & Kondo, 1999
	Le Reve	粉色花被片 Pink tepals	矢车菊素 3-O-β-芸香糖苷 Cyanidin 3-O-β-rutinoside	Nørbæk & Kondo, 1999
麝香百合 Longiflorum hybrid	<i>Lilium longiflorum</i>	白色花被片 White tepals	无花青苷 No anthocyanin	Nørbæk & Kondo, 1999

3 百合花色的遗传规律

子代的性状可以追溯到其亲本，亚洲百合主要来自卷瓣组的种间杂交，例如卷丹、柠檬色百合（*L. leichtlinii*）、川百合（*L. davidii*）、毛百合（*L. dauricum*）、斑点百合（*L. maculatum*）等，这些亲本花色多为橙色，少数黄色，并有着突起斑点，推测亚洲百合中的全橙色和全黄色性状、突起斑点特征是来自这些亲本。卷瓣组中的垂花百合（*L. cernuum*）有着全粉色的花被片，推测亚洲百合

中全粉花性状是遗传自垂花百合 (McRae, 1998)。最近研究发现, 亚洲百合粉花品种中重要花色调控基因 *MYB12* 与垂花百合中的 *MYB12* 基因一致或相似, 说明垂花百合确实对亚洲百合中的粉色着色有着贡献 (Yamagishi et al., 2014a)。东方百合全粉花品种中的 *MYB12* 基因与亲本美丽百合 (*L. speciosum*) 和乙女百合 (*L. rubellum*) 中的相似, 说明花色遗传自它们; 还有两个品种的 *MYB12* 与天香百合 (*L. auratum*) 中的一致或相似; 但日本百合 (*L. japonicum*) 的 *MYB12* 基因没有在东方百合品种中检测到 (Yamagishi et al., 2014a)。

植物杂交时不同花色的遗传力不同。不同花色的亲本杂交产生的后代花色上有着广泛的变异。了解百合花色的遗传规律, 可以帮助育种者选择合适的亲本, 从而获得想要的目标性状 (Balode, 2007)。通常有色花为显性, 白色花为隐性; 东方百合中深粉色相对白色是显性 (Lim & van Tuyl, 2006); 亚洲百合粉色 ‘Montreux’ × 粉色 ‘Renoir’ 的 F_1 群体中粉色: 白色为 27: 13; 说明白色是隐性性状。有些花色杂交表现为无显性、超显性或不完全显性 (程金水, 2000; 赵昶灵 等, 2005)。例如亚洲百合粉色的 ‘Montreux’ 和浅橙色的 ‘Orange Aristo’ 的杂交后代 F_1 代都为橙粉色, 花色表现为共显性; 橙色具斑点的 ‘Herold’ 和黄色无斑点的 ‘Lime Ice’ 的杂交后代 F_1 中都具有斑点, 花色都表现为双亲的中间性状, 表现为不完全显性; 花色为柠檬黄的 ‘Ekzotika’ 和黄色具斑点的 *L. henryi* var. *citrinum* 的杂交后代 F_1 中都有斑点, 花色都与父本或母本花色一致 (Balode, 2007)。

花被片中突起斑点的有无是质量性状, 突起斑点数量是数量性状 (Nakano et al., 2005; Shahin et al., 2011)。白色无斑点麝香百合 ‘White Fox’ 与黄色无斑点亚洲百合 ‘Connecticut King’ 杂交获得的 LA 群体中, 花色都为白色, 斑点分离比, 无斑点: 有斑点为 29: 61, 说明生成斑点是由隐性基因控制的 (Shahin et al., 2011)。日本学者对无斑点的 ‘Connecticut King’ 与具突起和溅泼斑点的 ‘Lativa’ 的杂交 F_1 群体进行遗传分析, 发现 F_1 群体中有突起斑点、溅泼斑点、突起斑点及溅泼斑点和没有斑点这 4 种性状, 表现出 1: 1: 1: 1 的分离比例, 说明这两种类型的斑点是独立遗传的 (Yamagishi & Akagi, 2013)。

4 百合遗传图谱构建和花色位点定位

育种中分子连锁图谱对性状分析很重要, 但由于百合的基因组过于庞大, 目前已经发表的百合基因遗传图谱只有 4 个。由于用到的分子标记和构建的连锁群体较少, 都只是初步研究 (Abe et al., 2002; van Heusden et al., 2002; Nakano et al., 2005; Shahin et al., 2011)。

通过对亚洲百合 F_1 群体 (粉花具斑点 ‘Montreux’ × 黄花无斑点 ‘Connecticut King’) 进行分子连锁图谱分析, 发现花被片中花青苷的有无分离比为 1: 1, 说明其受到单一显性位点 LAP 的控制, 标记在了 ‘Montreux’ 的第一张连锁图谱上; 斑点数量是数量性状, 两个可能抑制斑点形成的 QTL 标记在 ‘Connecticut King’ 的连锁图谱上。说明尽管花被片和斑点中的花青苷成分一样, 却是受到独立控制的 (Abe et al., 2002)。对 ‘Montreux’ × ‘Connecticut King’ 群体进行花被片类胡萝卜素含量分析, 发现类胡萝卜素含量是数量性状。在 ‘Montreux’ 图谱中定位了一个 QTL 位点 *qCARmon6*, 能解释总表型变异的 58.2%, 该位点在类胡萝卜素积累上有着显性抑制作用 (Nakano et al., 2005)。

Shahin 等 (2011) 通过两个杂交群体 AA 和 LA 对花色、花朵斑点等观赏性状进行了分析, 定位了花色相关位点 *LFCc* (*Lilium* flower colour carotene) 和花朵斑点相关位点 *lfs* (*Lilium* flower spot)。控制斑点有无和控制斑点数量的 QTL 定位在图谱的同样位置上, 说明可能单个基因控制了这两个性状, 或者是紧密连锁的几个基因。

5 百合花色合成途径及相关基因

5.1 花青苷生化合成途径

花青苷是类黄酮物质，类黄酮生化合成途径是高等植物次生代谢中研究得比较清楚的一大类，合成途径中的结构基因已被阐明（图 1，Nishihara & Nakatsuka，2011；Tanaka & Brugliera，2013），百合中一些花青苷合成相关基因已经被分离和鉴定（Nakatsuka et al.，2003；杨丽 等，2006；Liu et al.，2011；陈洁 等，2012；Lai et al.，2012；王瑜 等，2013）。

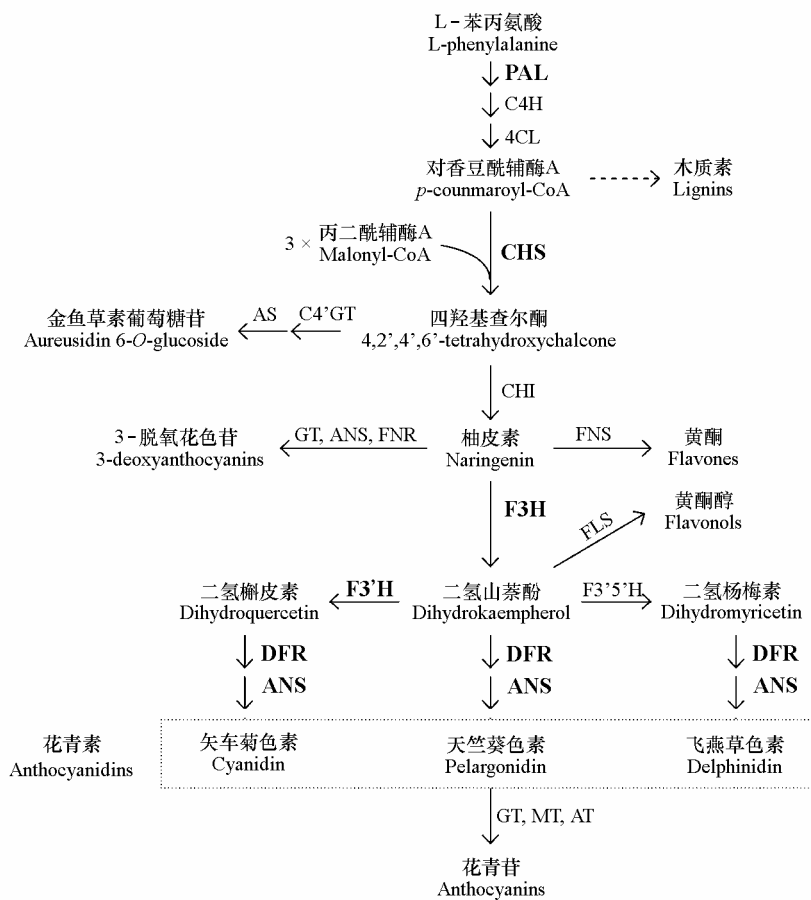


图 1 植物中花青苷生化合成途径

百合中已鉴定出的相关酶加粗显示。PAL: 苯丙氨酸解氨酶; C4H: 肉桂酸 4-羟化酶; 4CL: 4-香豆酰辅酶 A 连接酶;
CHS: 查尔酮合成酶; AS: 金鱼草素合酶; C4'GT: 查尔酮 4'-O-葡萄糖基转移酶; CHI: 查尔酮异构酶;
GT: 糖基转移酶; ANS: 花青苷合酶; FNR: 黄烷酮 4-还原酶; FNS: 黄酮合酶; F3H: 黄烷酮 3-羟化酶;
FLS: 黄酮醇合酶; F3'H: 类黄酮 3'-羟化酶; F3'5'H: 类黄酮 3'5'-羟化酶; DFR: 二氢黄酮醇 4-还原酶;
MT: 甲基转移酶; AT: 酰基转移酶。

Fig. 1 The biosynthesis pathway of anthocyanins and related compounds in plants

Biosynthesis enzymes isolated from lilies are written in bold. PAL: Phenylalanine ammonia-lyase; C4H: Cinnamate-4-hydroxylase;
4CL: 4-coumarate:CoA ligase 4; CHS: Chalcone synthase; AS: Aureusidin synthase; C4'GT: Chalcone 4'-O-glucosyltransferase;
CHI: Chalcone isomerase; GT: Glycosyltransferase; ANS: Anthocyanidin synthase; FNR: Flavanone 4-reductase;
FNS: Flavone synthase; F3H: Flavanone 3-hydroxylase; FLS: Flavonol synthase; F3'H: Flavonoid 3'-hydroxylase;
F3'5'H: Flavonoid 3'5'-hydroxylase; DFR: Dihydroflavonol 4-reductase;
MT: Methyltransferase; AT: Acyltransferase.

在亚洲百合（‘Montreux’ 和 ‘Landini’）花苞刚显色的阶段，苯丙氨酸解氨酶基因 *LhPAL1* 和 *LhPAL2* 的转录水平较高，但花青苷合成相关基因转录水平很低，说明 *LhPAL1* 和 *LhPAL2* 在控制类黄酮和肉桂酸衍生物合成的代谢通路上有着重要作用 (Lai et al., 2012)。查尔酮合成酶基因 (chalcone synthase, *CHS*) 是花青苷合成途径中的上游基因，多组成一个多基因家族，经常在花器官上空间特异表达 (Durbin et al., 2000)；二氢黄酮醇 4 - 还原酶 (dihydroflavonol 4-reductase, *DFR*) 是花青苷合成途径中最后一步中的酶。在亚洲百合（‘Montreux’）中克隆了 3 个 *CHS* 基因和 1 个 *DFR* 基因，在花青苷着色部位有着 *DFR* 和部分或所有 *CHS* 的表达，说明这些基因都参与了花青苷生成。*DFR* 只在花青苷积累的器官表达，而 *CHS* 在一些没有花青苷积累的部位也有表达，说明亚洲百合中 *DFR* 比 *CHS* 与花青苷着色更加密切相关。3 个 *CHS* 基因在花器官着色上作用不同，*LhCHSa* 和 *LhCHSb* 在花被片、花丝、雌蕊中表达；*LhCHSc* 在花药中特异表达 (Nakatsuka et al., 2003; Lai et al., 2012)。通过对杂交后代的着色分析发现，*CHS* 和 *DFR* 独立控制花被片和斑点着色 (Nakatsuka et al., 2003)。

5.2 类胡萝卜素生化合成途径

植物中的类胡萝卜素生化途径已经比较清楚 (图 2)，基本上参与类胡萝卜素生化合成途径的所有基因已经被分离和鉴定 (Giuliano et al., 2008; Tanaka et al., 2008; Zhu et al., 2010; Ohmiya,

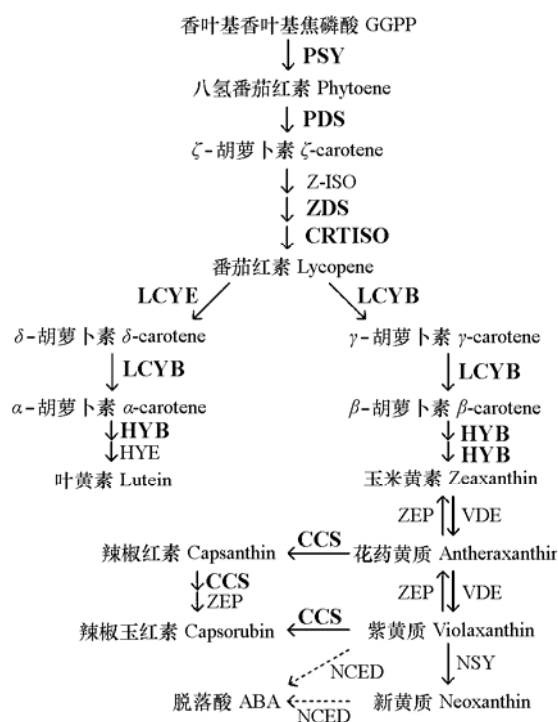


图 2 植物中类胡萝卜素生化合成途径

百合中已鉴定出的相关酶加粗显示。PSY: 八氢番茄红素合成酶; PDS: 八氢番茄红素脱氢酶; Z-ISO: ζ-胡萝卜素异构酶;
ZDS: ζ-胡萝卜素脱氢酶; CRTISO: 类胡萝卜素异构酶; LCYE: 番茄红素 ε 环化酶; LCYB: 番茄红素 β 环化酶;
HYB: β-环羟化酶; HYE: ε-环羟化酶; ZEP: 玉米黄素环氧化酶; VDE: 紫黄质脱环氧化酶; NSY: 新黄质合成酶;
CCS: 辣椒红素-辣椒玉红素合成酶; NCED: 9-顺式环氧类胡萝卜素双加氧酶。

Fig. 2 The biosynthesis pathway of carotenoid in plants

Biosynthesis enzymes isolated from lilies are written in bold. PSY: Phytoene synthase; PDS: Phytoene desaturase; Z-ISO: ζ-carotene isomerase;
ZDS: ζ-carotene desaturase; CRTISO: Carotenoid isomerase; LCYE: Lycopene ε-cyclase; LCYB: Lycopene β-cyclase; HYB: β-ring hydroxylase;
HYE: ε-ring hydroxylase; ZEP: Zeaxanthin epoxidase; VDE: Violaxanthin deepoxidase; NSY: Neoxanthin synthase;
CCS: Capsanthin-capsorubin synthase; NCED: 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase.

2011, 2013)。一般来说,类胡萝卜素含量和组成受到类胡萝卜素生化合成酶的转录水平的调控 (Ohmiya, 2013)。亚洲百合中的番茄红素合酶 PSY, 番茄红素去饱和酶 PDS, 胡萝卜素去饱和酶 ZDS, 类胡萝卜素异构酶 CRTISO, 番茄红素环化酶 LCYB 和 LCYE, β 羟化酶 HYB, 卷丹 (*L. lancifolium* ‘Splendens’) 中的辣椒红素/辣椒玉红素合酶 CCS 的基因已经被分离 (Yamagishi et al., 2010a; Jeknić et al., 2012)。

这些基因在花被片发育中的转录时间不完全相同, *LhPSY*、*LhPDS*、*LhZDS*、*LhCRTISO*、*LhHYB* 和 *LhCCS* 随着花发育转录水平升高, 在花期前几天达到顶峰; 但随着花被片发育, *LhLCYB* 的转录水平是稳定的, *LhLCYE* 的转录水平下降; 说明百合中存在着不同的调控系统来激活这些生化合成酶 (Yamagishi et al., 2010a)。在高水平类胡萝卜素积累的亚洲百合黄花和红花品种中, 类胡萝卜素含量与合成基因的转录水平密切相关, 说明转录水平决定这些品种中的类胡萝卜素的积累。但在类胡萝卜素含量很低的白花或粉花亚洲百合品种中, 类胡萝卜素合成基因的转录水平与红花品种接近, 说明不是由于合成基因的下调导致的低含量类胡萝卜素 (Yamagishi et al., 2010a)。抑制类胡萝卜素积累的候选基因是类胡萝卜素裂解双加氧酶 (carotenoid cleavage dioxygenase) 基因 *CCD4* (Ohmiya et al., 2006)。在百合中分离了 1 个 *LbCCD4* 基因, 开花后 *LbCCD4* 的转录水平升高, 并在开花后 12 h 达到最高水平, 使得花被片中的黄色类胡萝卜素降解为无色的化合物, 导致花色从黄色变成白色 (Hai et al., 2012)。

6 百合花色转录因子研究

随着研究的不断深入, 发现还有一类调节基因通过调控结构基因的表达, 在转录水平上参与花色的形成 (Hichri et al., 2011)。目前已知 R2R3-MYB、bHLH (basic helix-loop-helix, 碱性螺旋-环-螺旋) 和 WDR 等 3 个转录因子参与花青苷合成途径中的基因调控 (Quattrocchio et al., 2006; 史倩倩 等, 2014)。这些转录因子形成一个复合体, 在不同植物中激活多个不同的目标基因。转录因子倾向于调控多个代谢步骤, 是植物中调控复杂代谢途径的有力工具。在类胡萝卜素和甜菜色素合成途径中还没发现关键转录因子。在东方百合和亚洲百合中, 花青苷合成酶的活性主要受到转录水平调控, *R2R3-MYB* 基因和 *LhbHLH2* 协调控制花青苷的合成, 形成花被片的粉色系着色 (表 3), (Nakatsuka et al., 2009; Yamagishi et al., 2010b; Yamagishi, 2011)。

每个物种中一般有几个 R2R3-MYB 基因来调控花色素形成, 植物用不同的 R2R3-MYB 基因和位点在不同时期对花朵不同部位进行着色。这些 R2R3-MYB 基因的时空独特转录调控花青苷的着色, 形成了花色种类和着色类型的多样性 (Yamagishi et al., 2014b)。MYB 转录因子常分为两个亚组: AN2 亚组调控双子叶中花青苷合成的下游基因; C1 亚组调控单子叶植物中花青苷合成的上游和下游基因 (Allan et al., 2008)。

亚洲百合 ‘Montreux’ 中分离了参与花青苷合成调控的两个转录因子: *LhMYB12* 控制花被片、花丝和柱头的花青苷着色; *LhMYB6* 控制突起斑点的着色 (Yamagishi et al., 2010b)。在具溅泼状斑点的亚洲百合 ‘Latvia’ 中分离了 *LhMYB12* 基因的新位点 *LhMYB12-Lat*, 决定花被片中的溅泼状斑点的生成 (Yamagishi et al., 2014b)。在东方百合 ‘Sorbonne’ 中, *LhSorMYB12* 调控花被片和斑点的花青苷着色。由于转录因子在亚洲百合和东方百合斑点着色上的差异, 也解释了为什么白色、黄色和橙色的亚洲百合中有斑点; 白色的东方百合中一般没有斑点, 而有花青素积累的花被片上则常有红色斑点 (Yamagishi, 2011)。

表 3 从百合花被片中克隆的花青素途径相关转录因子基因
Table 3 Cloned and identified transcription factor genes involved in anthocyanin biosynthesis of lily tepals

类型 Type	材料名称 Name	转录因子基因 Cloned transcription factor gene	功能描述 Function description	参考文献 Reference
亚洲百合 Asiatic hybrid	‘Montroux’	<i>LhMonMYB6</i>	调控突起斑点和叶子受光诱导的着色 Regulates spots anthocyanin pigmentation in tepals and light-induced pigmentation in leaves	Yamagishi et al., 2010b
		<i>LhMonMYB12</i>	调控花被片、花丝和柱头的花青苷着色。LhMYB12/LhbHLH2 能直接激活 <i>LhCHSa</i> 和 <i>LhDFR</i> 的启动子，不能激活 <i>LhF3H</i> 的启动子 Regulates anthocyanin pigmentation in tepals, filaments and styles LhMYB12/LhbHLH2 directly activate <i>LhCHSa</i> and <i>LhDFR</i> promoters, but not <i>LhF3H</i> promoter	Yamagishi et al., 2010b; Lai et al., 2012
		<i>LhbHLH1</i>	在花被片、茎、叶中有表达，在叶片中的表达受到光诱导 Expresses in tepals, stems and leaves. The expression is induced by light only in leaves	Nakatsuka et al., 2009
		<i>LhbHLH2</i>	在花被片、茎、叶、花丝和雌蕊中表达，在花被片及叶片中的表达受到光诱导，与花青苷合成密切相关 Expresses in tepals, stems, leaves, filaments and pistils. The expression is increased by light in leaves and tepals, strongly correlated with anthocyanin biosynthesis	Nakatsuka et al., 2009
东方百合 Oriental hybrid	‘Sorbonne’	<i>LhSorMYB12</i>	调控花青素合成，负责东方百合品种间花色差异 Regulates anthocyanin biosynthesis and is responsible for the tepal color difference between oriental hybrid lily cultivars	Yamagishi, 2011
	‘Rialto’	<i>LhRiaMYB12</i>	序列变异的 MYB12 导致没有花青素的着色 Mutation of MYB12 causes no accumulation of anthocyanins in tepals	Yamagishi, 2011
	‘Lativa’	<i>LhMYB12-Lat</i>	决定溅泼状斑点的有无，不调控花被片着色和突起斑点着色 Determines the presence or absence of splatters, not contributes to anthocyanin pigmentation of tepals and raised spots	Yamagishi et al., 2014

对 ‘Montreux’ × ‘Connecticut King’ 和 ‘Montreux’ × ‘Renoir’ 杂交群体中花色基因和表型分离的研究后发现，*LhMYB12* 决定花被片的花青苷着色，说明 *LhMYB12* 在 LAP 位点中（Yamagishi et al., 2010b, 2012）。功能研究发现 *LhMYB12* 能直接激活 *LhCHSa* 和 *LhDFR* 的启动子，但不能激活 *LhF3H* 的启动子；说明尽管 *LhMYB12* 是单子叶植物中目前分离出唯一属于 AN2 亚组的 R2R3-MYB 基因，但能直接调控百合中的上游基因 *LhCHSa* 和下游基因 *LhDFR*，不直接调控 *LhF3H*（Lai et al., 2012）。

不同花色的百合品种中，*LhMYB12* 的转录水平不同。研究发现，百合中花青苷含量与 *LhMYB12* 基因的转录水平成正相关，花青苷含量越高的品种中 *LhMYB12* 的转录水平越高（Yamagishi et al., 2012），白色品种中没有 *LhMYB12* 的转录（如 ‘Siberia’）或有着序列变异的 *LhRiaMYB12*，如 ‘Rialto’（Yamagishi, 2011）。‘Sorbonne’ 的花被片粉色具白边，白边处只有少量花青苷的积累；且 *LhSorMYB12* 转录水平也低，说明 *LhSorMYB12* 的转录调控导致了白边的生成（Yamagishi, 2011）。这些说明 *LhMYB12* 基因不仅决定花青苷的有无，其转录水平还决定花青苷的颜色强度和着色类型（Yamagishi, 2013）。通过抑制 MYB12 的转录例如高温（35 °C），导致合成基因转录积累降低，从而花青苷积累减少（Lai et al., 2011）。

在亚洲百合 ‘Montreux’ 花被片中分离了两个 bHLH 基因 *LhbHLH1* 和 *LhbHLH2*，都参与了花青苷的合成，其中 *LhbHLH2* 的时空转录与花青苷的着色关系更为密切，说明 *LhbHLH2* 是调控花青苷合成的主要 bHLH 基因。但是，*LhbHLH2* 在粉色和浅白色花被片中都有转录，说明有 *LhbHLH2*

以外的其他因子决定百合花被片中的颜色差异。*LhbHLH1* 基因在百合中的作用还有待进一步研究 (Nakatsuka et al., 2009)。

7 展望

新花色的创制是观赏植物育种的重要目标之一 (王小菁和杨玉萍, 2013)。但在一些植物中, 传统育种已经无法获得新花色, 诱变育种中诱变率又太低, 只有转基因技术是花色创新育种中切实可行的方法 (Nishihara & Nakatsuka, 2011)。通过基因工程首次在矮牵牛中实现了花色改造 (Meyer et al., 1987), 其后越来越多的转基因技术用来对园艺植物进行花色改造, 获得了蓝紫色的香石竹 (*Dianthus caryophyllus*)、月季 (*Rosa hybrida*) 和菊花 (*Chrysanthemum × morifolium*) 等 (Fukui et al., 2003; Chandler & Tanaka, 2007; Katsumoto et al., 2007; Nishihara & Nakatsuka, 2010; Brugliera et al., 2013)。但在单子叶植物中还没有成功改造花色的案例, 可能是因为其难度比双子叶植物高 (Nishihara & Nakatsuka, 2010)。在过去的 10 年中, 百合中的很多花青苷及类胡萝卜素的合成基因被分离鉴定, 对它们的主要合成途径有了更多理解, 目前通过基因水平改造百合花色也开展了有益的探索 (Qi et al., 2013)。了解百合花色着色机理, 对进一步开展百合花色育种有着重要指导意义。

References

- Abe H, Nakano M, Nakatsuka A, Nakayama M, Koshioka M, Yamagishi M 2002. Genetic analysis of floral anthocyanin pigmentation traits in Asiatic hybrid lily using molecular linkage maps. *Theoretical and Applied Genetics*, 105 (8): 1175 - 1182.
- Allan A C, Hellens R P, Laing W A 2008. MYB transcription factors that colour our fruit. *Trends in Plant Science*, 13 (3): 99 - 102.
- Balode A. 2007. Color analysis of flowers in *Lilium* sp. breeding. *Acta Horticulturae*, 755: 213 - 218.
- Behe B, Nelson R, Barton S, Hall C, Safley C D, Turner S. 1999. Consumer preferences for geranium flower color, leaf variegation, and price. *HortScience*, 34 (4): 740 - 742.
- Brugliera F, Tao G Q, Tems U, Kalc G, Mouradova E, Price K, Stevenson K, Nakamura N, Stacey I, Katsumoto Y, Tanaka Y, Mason J G. 2013. Violet/blue chrysanthemums - Metabolic engineering of the anthocyanin biosynthetic pathway results in novel petal colors. *Plant and Cell Physiology*, 54 (10): 1696 - 1710.
- Burchi G, Prisa D, Ballarin A, Menesatti P. 2010. Improvement of flower color by means of leaf treatments in lily. *Scientia Horticulturae*, 125 (3): 456 - 460.
- Chandler S, Tanaka Y. 2007. Genetic modification in floriculture. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 26 (4): 169 - 197.
- Chen Jie, An Li-qing, Wang Tao, Yao Na, Li Lu-bin, Yang Kai. 2012. Cloning of chalcone synthase gene in *Lilium* and expression analysis of flower colour changes in transgenic tobacco. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 32 (8): 1511 - 1517. (in Chinese)
- 陈洁, 安利清, 王涛, 姚娜, 李璐滨, 杨凯. 2012. 百合查尔酮合成酶基因克隆及其转化烟草的花色表达分析. *西北植物学报*, 32 (8): 1511 - 1517.
- Cheng Jin-shui. 2000. The genetics and breeding of garden plants. Beijing: China Forestry Publishing House. (in Chinese)
- 程金水. 2000. 园林植物遗传学. 北京: 中国林业出版社.
- Dai Si-lan. 2005. Genetics of ornamental plants. Beijing: China Forestry Publishing House. (in Chinese)
- 戴思兰. 2005. 园林植物遗传学. 北京: 中国林业出版社.
- Dai Si-lan, Huang He, Fu Jian-xin, Hong Yan. 2013. Advances in molecular breeding of ornamental plants. *Chinese Bulletin of Botany*, 48 (6): 589 - 607. (in Chinese)
- 戴思兰, 黄河, 付建新, 洪艳. 2013. 观赏植物分子育种研究进展. *植物学报*, 48 (6): 589 - 607.

- Deli J, Molnár P, Matus Z, Tóth G, Steck A, Pfander H. 1998. Isolation and characterization of 3,5,6-trihydroxy-carotenoids from petals of *Lilium tigrinum*. *Chromatographia*, 48 (1 – 2): 27 – 31.
- Durbin M, McCaig B, Clegg M. 2000. Molecular evolution of the chalcone synthase multigene family in the morning glory genome. *Plant Molecular Biology*, 42 (1): 79 – 92.
- Fukui Y, Tanaka Y, Kusumi T, Iwashita T, Nomoto K. 2003. A rationale for the shift in colour towards blue in transgenic carnation flowers expressing the flavonoid 3',5'-hydroxylase gene. *Phytochemistry*, 63 (1): 15 – 23.
- Giuliano G, Tavazza R, Diretto G, Beyer P, Taylor M A. 2008. Metabolic engineering of carotenoid biosynthesis in plants. *Trends in Biotechnology*, 26 (3): 139 – 145.
- Grotewold E. 2006. The genetics and biochemistry of floral pigments. *Annual Review of Plant Biology*, 57 (1): 761 – 780.
- Hai N T L, Masuda J I, Miyajima I, Thien N Q, Mojtahedi N, Hiramatsu M, Kim J H, Okubo H. 2012. Involvement of carotenoid cleavage dioxygenase 4 gene in tepal color change in *Lilium brownii* var. *colchesteri*. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 81 (4): 366 – 373.
- Han Ke-ting, Hu Ke, Dai Si-lan. 2008. Flower color breeding by molecular design in ornamentals. *Molecular Plant Breeding*, 6 (1): 16 – 24. (in Chinese)
- 韩科厅, 胡 可, 戴思兰. 2008. 观赏植物花色的分子设计. *分子植物育种*, 6 (1): 16 – 24.
- Hichri I, Barrieu F, Bogs J, Kappel C, Delrot S, Lauvergeat V. 2011. Recent advances in the transcriptional regulation of the flavonoid biosynthetic pathway. *Journal of Experimental Botany*, 62 (8): 2465 – 2483.
- Jeknić Z, Morré J T, Jeknić S, Jevremović S, Subotić A, Chen T H H. 2012. Cloning and functional characterization of a gene for capsanthin-capsorubin synthase from tiger lily (*Lilium lancifolium* Thunb. 'Splendens'). *Plant and Cell Physiology*, 53 (11): 1899 – 1912.
- Katsumoto Y, Fukuchi-Mizutani M, Fukui Y, Brugliera F, Holton T A, Karan M, Nakamura N, Yonekura-Sakakibara K, Togami J, Pigeaire A, Tao G Q, Nehra N S, Lu C Y, Dyson B K, Tsuda S, Ashikari T, Kusumi T, Mason J G, Tanaka Y. 2007. Engineering of the rose flavonoid biosynthetic pathway successfully generated blue-hued flowers accumulating delphinidin. *Plant and Cell Physiology*, 48 (11): 1589 – 1600.
- Kelley K M, Behe B K, Biernbaum J A, Poff K L. 2001. Consumer preference for edible-flower color, container size, and price. *HortScience*, 36 (4): 801 – 804.
- Lai Y S, Shimoyamada Y, Nakayama M, Yamagishi M. 2012. Pigment accumulation and transcription of *LhMYB12* and anthocyanin biosynthesis genes during flower development in the Asiatic hybrid lily (*Lilium* spp.). *Plant Science*, 193 – 194: 136 – 147.
- Lai Y S, Yamagishi M, Suzuki T. 2011. Elevated temperature inhibits anthocyanin biosynthesis in the tepals of an Oriental hybrid lily via the suppression of *LhMYB12* transcription. *Scientia Horticulturae*, 132: 59 – 65.
- Lim K B, van Tuyl J M. 2006. Lily // Anderson N. Flower breeding and genetics. Dordrecht: Springer Netherlands: 517 – 537.
- Liu Y, Lou Q, Xu W, Xin Y, Bassett C, Wang Y. 2011. Characterization of a chalcone synthase (*CHS*) flower-specific promoter from *Lilium oriental* 'Sorbonne'. *Plant Cell Reports*, 30 (12): 2187 – 2194.
- Long Ya-yi. 1999. Lily – the king of bulb flowers. Beijing: Jindun Publishing House.
- 龙雅宜. 1999. 百合——球根花卉之王. 北京: 金盾出版社.
- Märki-Fischer E, Eugster C H. 1985. Das Carotinoidspektrum der Antheren und Petalen von *Lilium tigrinum* cv. 'Red Night'. *Helvetica Chimica Acta*, 68 (6): 1708 – 1715.
- McRae E A. 1998. Lilies: A guide for growers and collectors. Portland: Timber Press.
- Meyer P, Heidmann I, Forkmann G, Saedler H. 1987. A new petunia flower colour generated by transformation of a mutant with a maize gene. *Nature*, 330 (6149): 677 – 678.
- Nørbaek R, Kondo T. 1999. Anthocyanins from flowers of *Lilium* (Liliaceae). *Phytochemistry*, 50 (7): 1181 – 1184.
- Nakano M, Nakatsuka A, Nakayama M, Koshioka M, Yamagishi M. 2005. Mapping of quantitative trait loci for carotenoid pigmentation in flower tepals of Asiatic hybrid lily. *Scientia Horticulturae*, 104 (1): 57 – 64.
- Nakatsuka A, Izumi Y, Yamagishi M. 2003. Spatial and temporal expression of chalcone synthase and dihydroflavonol 4-reductase genes in the Asiatic hybrid lily. *Plant Science*, 165 (4): 759 – 767.

- Nakatsuka A, Yamagishi M, Nakano M, Tasaki K, Kobayashi N. 2009. Light-induced expression of basic helix-loop-helix genes involved in anthocyanin biosynthesis in flowers and leaves of Asiatic hybrid lily. *Scientia Horticulturae*, 121 (1): 84 - 91.
- Nishihara M, Nakatsuka T. 2010. Genetic engineering of novel flower colors in floricultural plants: Recent advances via transgenic approaches//Jain S. Mohan, Ochatt Sergio J. Protocols for in vitro propagation of ornamental plants. New York: Humana Press: 325 - 347.
- Nishihara M, Nakatsuka T. 2011. Genetic engineering of flavonoid pigments to modify flower color in floricultural plants. *Biotechnology Letters*, 33 (3): 433 - 441.
- Ohmiya A. 2011. Diversity of carotenoid composition in flower petals. *Japan Agricultural Research Quarterly*, 45 (2): 163 - 171.
- Ohmiya A. 2013. Qualitative and quantitative control of carotenoid accumulation in flower petals. *Scientia Horticulturae*, 163: 10 - 19.
- Ohmiya A, Kishimoto S, Aida R, Yoshioka S, Sumitomo K. 2006. Carotenoid cleavage dioxygenase (CmCCD4a) contributes to white color formation in chrysanthemum petals. *Plant Physiology*, 142 (3): 1193 - 1201.
- Partali V, Liaaen Jensen S, Huneck S, Khaidav T. 1987. Carotenoids from the flowers of *Lilium pumilum*. *Pharmazie*, 42 (3): 208.
- Qi Y, Lou Q, Quan Y, Liu Y, Wang Y. 2013. Flower-specific expression of the Phalaenopsis flavonoid 3',5'-hydroxylase modifies flower color pigmentation in *Petunia* and *Lilium*. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 115 (2): 263 - 273.
- Quattrocchio F, Baudry A, Lepiniec L, Grotewold E. 2006. The regulation of flavonoid biosynthesis //Grotewold E. The science of flavonoids. New York: Springer: 97 - 122.
- Shahin A, Arens P, van Heusden A W, van Der Linden G, van Kaauwen M, Khan N, Schouten H J, van De Weg W E, Visser R G F, van Tuyl J M. 2011. Genetic mapping in *Lilium*: Mapping of major genes and quantitative trait loci for several ornamental traits and disease resistances. *Plant Breeding*, 130 (3): 372 - 382.
- Shi Qian-qian, Zhou Lin, Li Kui, Wang Yan. 2014. The transcriptional regulation involved in anthocyanin bioynthesis//Zhang Qi-xiang. *Advances in Ornamental Horticulture of China*. Beijing: China Forestry Publishing House: 263 - 272.
- 史倩倩, 周琳, 李奎, 王雁. 2014. 植物花色素合成的转录调控研究进展//张启翔. *中国观赏园艺研究进展*. 北京: 中国林业出版社: 263 - 272.
- Tanaka Y, Brugliera F. 2013. Flower colour and cytochromes P450. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 368 (1612): 20120432.
- Tanaka Y, Sasaki N, Ohmiya A. 2008. Biosynthesis of plant pigments: Anthocyanins, betalains and carotenoids. *The Plant Journal*, 54 (4): 733 - 749.
- Tang Xiao-xin, Huang Shuang-quan. 2012. Research progress diversity and variation in flower color. *Plant Diversity and Resources*, 34 (3): 239 - 247. (in Chinese)
- 汤晓辛, 黄双全. 2012. 花色多样性与变异的研究进展. *植物分类与资源学报*, 34 (3): 239 - 247.
- Valadon L R G, Mummery R S. 1977. Carotenoids of lilies and of red pepper: Biogenesis of capsanthin and capsorubin. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*, 82 (5): 407 - 416.
- van Heusden A W, Jongerius M C, van Tuyl J M, Straathof Th P, Mes J J. 2002. Molecular assisted breeding for disease resistance in lily. *Acta Horticulturae*, 572: 131 - 138.
- Wang Xiao-jing, Yang Yu-ping. 2013. Progress in the functional research of flower-quality-related genes in ornamental flowers in China. *Chinese Bulletin of Botany*, 48 (5): 471 - 480. (in Chinese)
- 王小菁, 杨玉萍. 2013. 我国观赏花卉品质形成的功能基因研究进展. *植物学报*, 48 (5): 471 - 480.
- Wang Yu, Cui Jin-teng, Zhang Ke-zhong, Jia Yue-hui. 2013. Molecular cloning and expression analysis of anthocyanidin synthase gene fragment in *Lilium*. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 29 (10): 162 - 166. (in Chinese)
- 王瑜, 崔金腾, 张克中, 贾月慧. 2013. 百合花青素苷合成酶基因片段的克隆与表达分析. *中国农学通报*, 29 (10): 162 - 166.
- Xia Ting, Geng Xing-min, Luo Feng-xia. 2013. Components of flower pigments in the petals of wild *Lilium* in China. 2013. *Journal of Northeast Forestry University*, 41 (5): 109 - 113, 166. (in Chinese)
- 夏婷, 耿兴敏, 罗凤霞. 2013. 不同花色野生百合色素成分分析. *东北林业大学学报*, 41 (5): 109 - 113, 166.
- Yamagishi M. 2011. Oriental hybrid lily Sorbonne homologue of LhMYB12 regulates anthocyanin biosyntheses in flower tepals and tepal spots. *Molecular Breeding*, 28 (3): 381 - 389.

- Yamagishi M. 2013. How genes paint lily flowers: Regulation of colouration and pigmentation patterning. *Scientia Horticulturae*, 163: 27 - 36.
- Yamagishi M, Akagi K. 2013. Morphology and heredity of tepal spots in Asiatic and Oriental hybrid lilies (*Lilium* spp.). *Euphytica*, 194 (3): 325 - 334.
- Yamagishi M, Ihara H, Arakawa K, Toda S, Suzuki K. 2014a. The origin of the *LhMYB12* gene, which regulates anthocyanin pigmentation of tepals, in Oriental and Asiatic hybrid lilies (*Lilium* spp.). *Scientia Horticulturae*, 174: 119 - 125.
- Yamagishi M, Kishimoto S, Nakayama M. 2010a. Carotenoid composition and changes in expression of carotenoid biosynthetic genes in tepals of Asiatic hybrid lily. *Plant Breeding*, 129 (1): 100 - 107.
- Yamagishi M, Shimoyamada Y, Nakatsuka T, Masuda K. 2010b. Two *R2R3-MYB* genes, homologs of petunia *AN2*, regulate anthocyanin biosyntheses in flower tepals, tepal spots and leaves of Asiatic hybrid lily. *Plant and Cell Physiology*, 51 (3): 463 - 474.
- Yamagishi M, Toda S, Tasaki K. 2014b. The novel allele of the *LhMYB12* gene is involved in splatter-type spot formation on the flower tepals of Asiatic hybrid lilies (*Lilium* spp.). *New Phytologist*, 201 (3): 1009 - 1020.
- Yamagishi M, Yoshida Y, Nakayama M. 2012. The transcription factor *LhMYB12* determines anthocyanin pigmentation in the tepals of Asiatic hybrid lilies (*Lilium* spp.) and regulates pigment quantity. *Molecular Breeding*, 30 (2): 913 - 925.
- Yang Li, Liu Ya-li, Wang Yue-jin, Xu Wei-rong. 2006. Cloning and analysis of chalcone synthase genes in *Lilium*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 26 (5): 933 - 936. (in Chinese)
- 杨 丽, 刘雅莉, 王跃进, 徐伟荣. 2006. 百合查尔酮合成酶 (CHS) 基因的克隆与分析. *西北植物学报*, 26 (5): 933 - 936.
- Zhao Chang-ling, Guo Wei-ming, Chen Jun-yu. 2005. Formation and regulation of flower color in higher plants. *Chinese Bulletin of Botany*, 22 (1): 70 - 81. (in Chinese)
- 赵昶灵, 郭维明, 陈俊愉. 2005. 植物花色形成及调控机理. *植物学通报*, 22 (1): 70 - 81.
- Zhu C, Bai C, Sanahuja G, Yuan D, Farré G, Naqvi S, Shi L, Capell T, Christou P. 2010. The regulation of carotenoid pigmentation in flowers. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 504 (1): 132 - 141.

征 订

欢迎订阅 2016 年《河北果树》

《河北果树》是河北省果树学会主办的果树专业技术期刊, 中国核心期刊(遴选)数据库、中国学术期刊综合评价数据库统计源期刊、中国期刊全文数据库、中文科技期刊数据库收录期刊、河北省优秀科技期刊。主要刊登落叶果树的品种资源、栽培管理、病虫害防治、储藏加工等方面的新成果、新技术、新知识和新信息, 开设栏目有专题论述、试验研究、经验交流、百花园、工作历、广告与信息。本刊特色是通俗易懂、科学实用、技术先进、内容丰富、信息量大、可读性强、发行面广。读者对象为果树科研和推广人员、农林院校师生、各级涉农领导和广大果农。本刊国内外公开发行, 双月刊, 单月 15 日出版, 国际标准大 16 开 64 页, 彩色四封, 每期定价 5.00 元, 全年 6 期共 30.00 元。欢迎广大果农和果树科技工作者到当地邮局(所)订阅, 邮发代号 18-247。未能从邮局订上本刊的读者, 全年都可随时直接汇款至编辑部订阅, 免费邮寄。编辑部尚有 2004—2015 年期刊可邮购。同时真诚欢迎投稿和发布广告。地址: 河北省昌黎果树研究所 《河北果树》编辑部, 邮编: 066600, 联系电话: 0335-2987632 (兼传真), 电子邮箱: hbgsbjb@sohu.com; 2567147533@qq.com。