

彩叶桂叶色变化及生理特征分析

金笑雨^{1,2}, 王艺光^{1,2}, 赵宏波^{1,2}, 董彬^{1,2}

(1. 浙江农林大学 风景园林与建筑学院, 浙江 杭州 311300; 2. 浙江农林大学 浙江省园林植物种质创新与利用重点实验室, 浙江 杭州 311300)

摘要: 【目的】探讨彩叶桂 *Osmanthus fragrans* Colour Group 在生长过程中叶色变化及相关生理特征, 为彩叶桂的品种分类、筛选和改良提供理论依据。【方法】选取 29 份彩叶桂种质材料, 运用量化标准并结合聚类分析方法对其进行分类。同时, 从中选择 2 个代表性品系 (‘罗彩 3 号’ ‘Luocai 3’ 和 ‘罗彩 28 号’ ‘Luocai 28’) 进行色素分布观察、组分定性、质量分数测定以及生理指标测定。【结果】基于叶片变色 30% 的叶色参数进行聚类分析, 将彩叶桂品系分为两大类共 3 个色系, 即红棕色系 (第 I 类第 1 亚类)、橙棕色系 (第 I 类第 2 亚类) 和紫粉色系 (第 II 类)。解剖结构显示: 花青素主要分布在幼嫩叶片的上下表皮细胞中, 并随着叶片生长逐渐减退。同时, 花青素质量分数逐渐下降, 叶绿素质量分数持续上升, 而类胡萝卜素质量分数虽逐渐上升但变化不显著。在叶片生长过程中, 2 个品系可溶性蛋白和可溶性糖质量分数的变化无明显规律, 但在叶片变色为 0 时相对较高; 过氧化物酶 (POD) 活性不断增加, 但 ‘罗彩 3 号’ 在每个时期均高于 ‘罗彩 28 号’; 叶片 pH 无显著变化且始终处于酸性范围。【结论】基于叶片变色 30% 的叶色参数可对彩叶桂进行色系划分。彩叶桂叶色变化主要受花青素质量分数减少和叶绿素质量分数增加的影响, 而 POD 在其中发挥了重要作用。红棕色系和橙棕色系之间的区别在于花青素和类胡萝卜素的质量分数及其比值。图 7 表 1 参 29

关键词: 彩叶桂; 聚类分析; 色素; 花青素; 生理特征

中图分类号: S685.13 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2024)00-0001-10

Color change and physiological characteristics in *Osmanthus fragrans* Colour Group

JIN Xiaoyu^{1,2}, WANG Yiguang^{1,2}, ZHAO Hongbo^{1,2}, DONG Bin^{1,2}

(1. College of Landscape and Architecture, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China; 2. Zhejiang Provincial Key Laboratory of Germplasm Innovation and Utilization of Garden Plants, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China)

Abstract: [Objective] This study, with an investigation of the classification of *Osmanthus fragrans* Colour Group and the changes of leaf color and related physiological characteristics during its growth, is aimed to provide theoretical basis for the classification, selection and improvement of Colour Group. [Method] With a total of 29 germplasm materials of Colour Group selected and classified by quantitative criteria and cluster analysis, two representative lines (‘Luocai 3’ and ‘Luocai 28’) were selected to observe the pigment distribution, component qualitative analysis, content determination and physiological index determination. [Result] Based on the cluster analysis at the stage of 30% leaf discoloration (S2), the cultivars were divided into two categories and three color series, namely the reddish brown series (the first subclass of Class I), the orange brown series (the second subclass of Class I), and the purple pink series (the second subclass of Class

收稿日期: 2024-02-01; 修回日期: 2024-05-16

基金项目: 浙江省农业 (花卉新品种选育) 新品种选育重大科技专项 (2021C02071-1)

作者简介: 金笑雨 (ORCID: 0009-0006-1708-1697), 从事彩叶桂育种研究。E-mail: 810380404@qq.com。通信作者: 赵宏波 (ORCID: 0000-0003-4714-8240), 教授, 博士, 从事观赏植物遗传育种研究。E-mail: zhaohb@zafu.edu.cn

II). The anatomical structures of the two strains showed that anthocyanins were mainly distributed in the upper and lower epidermal cells of young leaves, and gradually decrease with leaf growth with the content of anthocyanins gradually decreasing, the content of chlorophyll continuing to rise and the content of carotenoids gradually increasing insignificantly. During the growth process of leaves, there was no significant pattern in the changes of soluble protein and soluble sugar content between the two, but they were relatively high in the S1 stage. The POD activity continued to increase, with ‘Luocai 3’ being higher than ‘Luocai 28’ at each stage and the pH value of the leaves showed no significant change and remained within the acidic range. [Conclusion] Based on the leaf color parameters of the S2 period, a detailed color scheme division can be carried out for Colour Group. The color change of Colour Group leaves is mainly affected by the decrease in anthocyanin content and the increase in chlorophyll content, in which POD plays an important role. The difference between the reddish brown and orange brown series lies in the content and ratio of anthocyanins and carotenoids. [Ch, 7 fig. 1 tab. 29 ref.]

Key words: *Osmanthus fragrans* Colour Group; cluster analysis; pigment; anthocyanin; physiological characteristics

彩叶植物是指在整个生长季节或生长季节的某一阶段全部或部分叶片较稳定地呈现非绿色的植物^[1], 在园林中应用非常广泛。叶色作为观赏植物的重要性状之一, 其主要的呈色物质是叶绿素、类胡萝卜素和花青素^[2], 它们的类型、比例和分布是叶片颜色发生变化的基础^[3]。花青素是一类重要的类黄酮色素, 通常积聚在叶片的表皮或表皮细胞、栅栏组织和海绵组织中^[4], 彩叶植物叶片颜色的呈现在很大程度上受花青素含量的影响。花青素的合成、降解以及稳定性均会影响叶片和花瓣等组织的色泽变化^[5]。此外, 可溶性蛋白是植物体内重要渗透调节物质, 糖类是花青素合成的前体和信号物质, 它们也间接影响花青素的形成^[6]; 过氧化物酶 (POD) 是一种可能与花青素降解有关的酶, 能够促进花青素的降解^[7]; 液泡内 pH 值的变化可以影响液泡中花青素的稳定性进而改变植物颜色^[8]。因此, 植物的叶色变化涉及多种因素, 阐明植物叶色形成及变化机制有助于人们更好地选择和培育具有理想叶色的植物, 为园林绿化和观赏植物的应用提供更多可能性。

彩叶桂 *Osmanthus fragrans* Colour Group 主要特点在于枝条或叶片呈现鲜明的色彩变异, 具有较高的观赏价值^[9]。目前对于彩叶桂品种的分类主要是根据成型叶片的颜色^[10], 然而这种分类方式相对宽泛, 对色系划分并不精确。对于彩叶桂叶片变色机制的研究集中在单个品种上^[11], 还未对不同品种之间的差异进行分析和比较。因此, 本研究选取 29 份彩叶桂种质材料, 运用量化标准并结合聚类分析方法对其进行分类^[12]。同时, 从中选择 2 个代表性品系 (‘罗彩 3 号’ ‘Luocai 3’ 和 ‘罗彩 28 号’ ‘Luocai 28’) 进行色素分布观察、组分定性、含量测定以及生理指标的测定, 明确彩叶桂色素积累特征及变化规律, 以期为彩叶桂的品种分类、筛选和改良提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 材 料

于 2023 年 3—6 月随机选择 29 个生长健壮、长势一致的彩叶桂品系进行调查。根据叶片的生长状态和变色情况, 划分为 S1 (0% 变色)、S2 (30% 变色)、S3 (50% 变色)、S4 (80% 变色) 和 S5 (100% 变色) 5 个时期。从中选取 2 个代表性品系 (‘罗彩 3 号’ 和 ‘罗彩 28 号’) 进行色素分布观察、组分定性、含量测定以及生理指标的测定。取样时每个品系选取 10 株以上, 每株植株取当年生枝条的第 2 至 3 轮叶片。

1.2 方 法

1.2.1 叶色参数测定 用便携式全自动色差仪 (CR-10, 日本) 测定叶片上表皮的明度 (L^*)、红度 (a^*)、黄度 (b^*)、彩度 (C^*) 和色相角 (h)。采用英国皇家园艺学会标准比色卡 (RHSCC) 对 29 个不同品系的彩叶桂叶片的不同时期进行比对。每个品系 5 个生物学重复。

1.2.2 叶片色素分布观察和质量分数测定 色素分布观察采用徒手切片法^[13]；色素组分定性参照白新祥等^[14]的方法；叶绿素测定采用体积分数为 80% 的丙酮浸提法^[15]；类胡萝卜素测定参照陈建等^[16]的方法；花青素的提取使用甲醇:水:甲酸:三氟乙酸=70:27:2:1(体积比)的提取液^[17]，采用 UPLC-Triple-TOF/MS 系统对叶片中花青素进行测定。色谱柱为 ACQUITY UPLC BEH-C₁₈ 柱 (1.7 μm, 2.1 mm×100.0 mm)，以体积分数为 1% 的甲酸水溶液 (A) 和 1% 的甲酸乙腈 (B) 为流动相，进样量为 3 μL，柱温为 40 °C，流速 0.4 mL·min⁻¹。洗脱程序为：0 min, 95%A 和 5%B (体积分数)；2 min, 90%A 和 10%B (体积分数)；12 min, 5%A 和 95%B (体积分数)；14 min, 5%A 和 95%B (体积分数)；15 min, 95%A 和 5%B (体积分数)；17 min, 95%A 和 5%B (体积分数)。花青素的检测波长为 520 nm，通过标准品半定量法计算叶片中花青素相对于标准品的含量。花青素标准品为矢车菊素-3-*O*-芸香糖苷。

1.2.3 叶片生理指标测定 可溶性蛋白测定采用考马斯亮蓝法^[15]；可溶性糖测定采用蒽酮比色法^[18]；POD 活性测定采用愈创木酚法^[19]；pH 值测定参照唐前瑞等^[20]的方法。

1.3 数据分析

叶片色素和生理指标测定均进行 3 个生物学重复。使用 Excel 2020、Origin 2021 以及 SPSS 27.0 软件进行数据统计分析和作图，采用邓肯新复极差法对不同时期各指标数据进行差异显著性分析，采用皮尔逊系数对叶色表型参数和影响因素进行相关性分析。

2 结果与分析

2.1 不同品系彩叶桂叶片生长过程中的叶色变化

在变色前期 (S1 和 S2 时期)，彩叶桂叶片颜色呈现多样性，包括紫粉色、红色、红棕色、红橙色、黄棕色和橄榄棕色等多种颜色；而在变色中后期 (S3 至 S5 时期)，叶片颜色相对趋于一致，普遍呈现从黄色、黄绿色到橄榄绿色的变化 (表 1)。从图 1A~B 可见：明度、红度、黄度在 S1 和 S2 时期相对接近，S3 和 S4 时期也相对接近。S1 和 S2 时期具有较高的红度，而 S4 和 S5 时期则具有较高的黄度。此外，S1、S2 和 S5 时期具有较高的重叠度，S3 则和 S4 时期具有较高的重叠度，同时 S3 和 S4 时期的明度和彩度均高于 S1、S2 和 S5 时期 (图 1C)。

在 S2 时期，彩叶桂的叶色呈现出丰富的色彩，而且叶片发育相对成熟。因此，基于 S2 时期的叶色参数，对 29 个彩叶桂品系进行聚类分析，将其分为两大类共 3 个色系 (图 2)：即红棕色系 (第 I 类第 1 亚类，包括‘罗彩 23 号’‘Luocai 23’至‘罗彩 34 号’‘Luocai 34’等 12 个品系)、橙棕色系 (第 I 类第 2 亚类，包括‘罗彩 47 号’‘Luocai 47’至‘罗彩 27 号’‘Luocai 27’等 14 个品系) 和紫粉色系 (第 II 类，包括‘罗彩 6 号’‘Luocai 6’至‘罗彩 46 号’‘Luocai 46’等 3 个品系)。彩叶桂叶色参数在红度、黄度坐标上均分布在正数范围内，且各色系之间可明显区分 (图 3A)。在以明度、红度和黄度构建的三维象限图中，各色系集中分布在 1 条主线附近，呈带状分布 (图 3B)。通过对 3 个色系的明度、红度和黄度分析发现：橙棕色系的明度和黄度最高，红棕色系次之，而紫粉色系最低。尽管橙棕色系与红棕色系部分样本的明度存在重叠，但是可以通过红度和黄度进行区分。

2.2 彩叶桂叶片生长过程中色素分布变化及定性分析

对红棕色系和橙棕色系这 2 个颜色相近的色系进行研究发现：在叶片生长过程中，红棕色系的‘罗彩 3 号’叶片呈红色—红棕色—黄棕色—黄绿色—橄榄绿色的变化 (图 4A)，橙棕色系的‘罗彩 28 号’‘Luocai 28’叶片呈红色—红橙色—黄色—黄绿色—橄榄绿色的变化 (图 4B)。这 2 个色系在叶片生长过程中的颜色变化略有不同，其中‘罗彩 3 号’在颜色过渡中呈现出较多的红色和红棕色调，而‘罗彩 28 号’则有更多的橙色和橙棕色调。解剖结构发现：在 S1 和 S2 时期，2 个品系叶片的叶肉和叶脉横截面细胞中以红色色素为主，且主要分布在表皮细胞中。其中‘罗彩 3 号’细胞颜色逐渐加深，‘罗彩 28 号’的红色色素由多变少。随着叶片生长到 S3 至 S5 时期，叶肉细胞中的绿色色素逐渐增加，表皮细胞中红色色素逐渐减少。

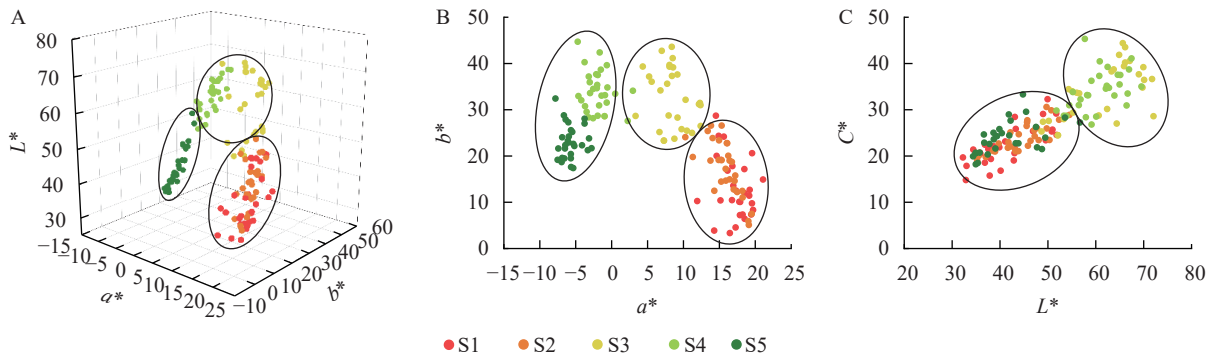
此外，显色反应表明：‘罗彩 3 号’和‘罗彩 28 号’在 S1 至 S3 时期石油醚的提取液呈接近透明的状态，推测叶片中可能不含或仅含少量类胡萝卜素；然而，在 S4 至 S5 时期，提取液逐渐呈现黄色，表明类胡萝卜素质量分数逐渐增加。在体积分数为 10% 的盐酸反应中，‘罗彩 3 号’和‘罗彩 28 号’

表1 不同彩叶桂品系叶色变化

Table 1 Leaf color changes of 29 cultivars of *O. fragrans* Colour Group

序号	品系	时期				
		S1	S2	S3	S4	S5
1	‘罗彩2号’ ‘Luocai 2’	紫粉色	红色	黄棕色	黄绿色	橄榄绿色
2	‘罗彩3号’ ‘Luocai 3’	红色	红棕色	黄棕色	黄绿色	橄榄绿色
3	‘罗彩4号’ ‘Luocai 4’	红棕色	红橙色	黄色	黄绿色	黄绿色
4	‘罗彩6号’ ‘Luocai 6’	红色	红色	黄绿色	黄绿色	橄榄绿色
5	‘罗彩7号’ ‘Luocai 7’	红橙色	红橙色	黄色	黄绿色	橄榄绿色
6	‘罗彩22号’ ‘Luocai 22’	红橙色	红橙色	黄色	黄绿色	黄绿色
7	‘罗彩23号’ ‘Luocai 23’	红棕色	红棕色	黄绿色	黄绿色	黄绿色
8	‘罗彩26号’ ‘Luocai 26’	红橙色	红色	橄榄棕色	黄绿色	橄榄绿色
9	‘罗彩27号’ ‘Luocai 27’	红橙色	黄棕色	橄榄棕色	黄绿色	橄榄绿色
10	‘罗彩28号’ ‘Luocai 28’	红色	红橙色	黄色	黄绿色	橄榄绿色
11	‘罗彩29号’ ‘Luocai 29’	红色	红棕色	橄榄棕色	黄绿色	橄榄绿色
12	‘罗彩30号’ ‘Luocai 30’	红色	红棕色	橄榄棕色	黄绿色	橄榄绿色
13	‘罗彩31号’ ‘Luocai 31’	红色	紫粉色	黄色	黄绿色	橄榄绿色
14	‘罗彩33号’ ‘Luocai 33’	红橙色	黄棕色	黄色	黄绿色	橄榄绿色
15	‘罗彩34号’ ‘Luocai 34’	红色	红色	黄色	黄绿色	橄榄绿色
16	‘罗彩36号’ ‘Luocai 36’	棕色	红橙色	橄榄棕色	黄绿色	橄榄绿色
17	‘罗彩37号’ ‘Luocai 37’	红色	红橙色	黄色	黄绿色	橄榄绿色
18	‘罗彩46号’ ‘Luocai 46’	红色	紫粉色	黄色	黄绿色	橄榄绿色
19	‘罗彩47号’ ‘Luocai 47’	红橙色	橄榄棕色	黄色	黄绿色	橄榄绿色
20	‘罗彩55号’ ‘Luocai 55’	红棕色	红棕色	黄色	黄绿色	橄榄绿色
21	‘罗彩59号’ ‘Luocai 59’	棕色	红棕色	黄棕色	黄绿色	橄榄绿色
22	‘罗彩62号’ ‘Luocai 62’	红色	红色	黄色	黄绿色	橄榄绿色
23	‘罗彩65号’ ‘Luocai 65’	红棕色	红棕色	黄色	黄绿色	黄绿色
24	‘罗彩66号’ ‘Luocai 66’	红橙色	红橙色	黄色	黄绿色	橄榄绿色
25	‘罗彩77号’ ‘Luocai 77’	红橙色	红橙色	黄色	黄绿色	黄绿色
26	‘罗彩82号’ ‘Luocai 82’	红棕色	红色	黄色	黄绿色	橄榄绿色
27	‘罗彩88号’ ‘Luocai 88’	红色	红棕色	黄色	黄绿色	黄绿色
28	‘罗彩151号’ ‘Luocai 151’	红棕色	橄榄棕色	黄色	黄绿色	黄绿色
29	‘罗彩153号’ ‘Luocai 153’	红色	红棕色	黄色	黄绿色	黄绿色

说明：不同时期的叶色均是通过英国皇家园艺学会标准比色卡(RHSCC)测定得来。



A. 明度 (L^*)、红度 (a^*)、黄度 (b^*) 三维图; B. 红度 (a^*)、黄度 (b^*) 二维图; C. 明度 (L^*)、彩度 (C^*) 二维图。

图1 不同时期彩叶桂叶色参数的空间关系

Figure 1 Spatial relationship of color parameters of different strains of *O. fragrans* Colour Group

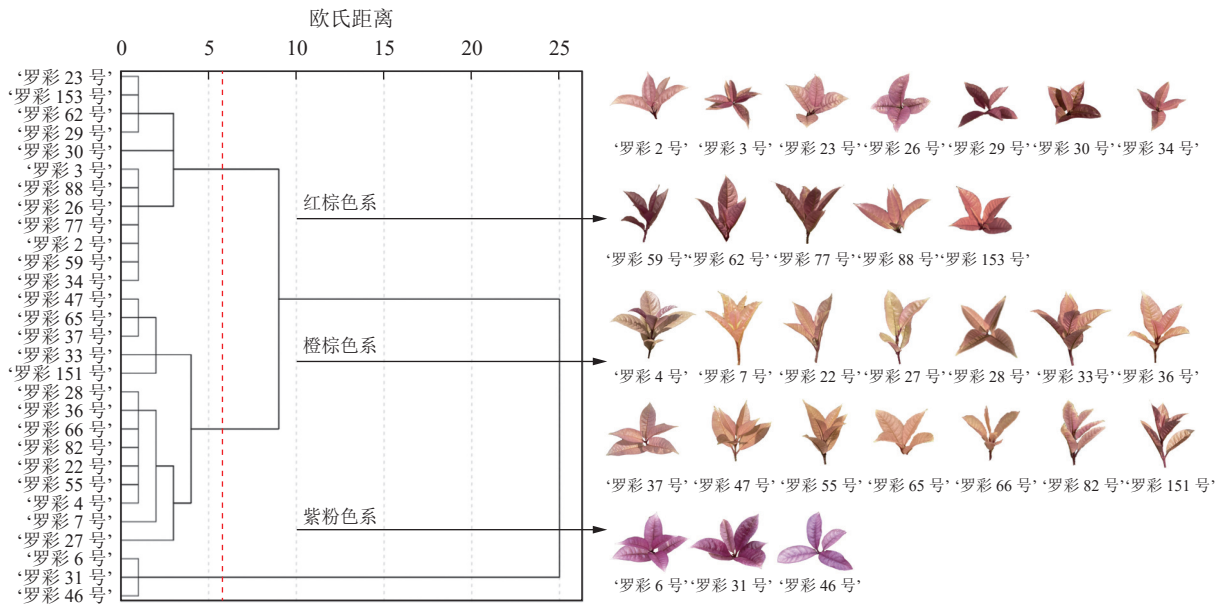
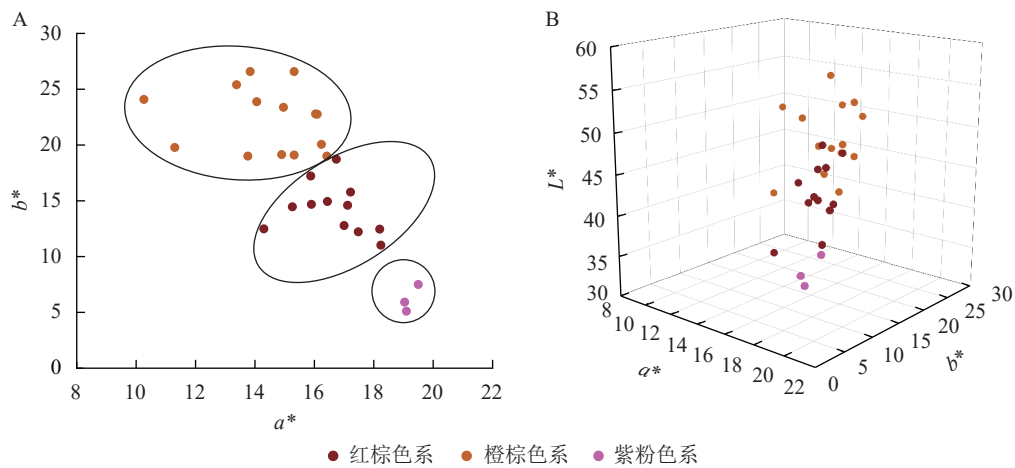


图 2 不同色系彩叶桂叶色表型聚类图

Figure 2 Cluster map of leaf color phenotype of different color series of *O. fragrans* Colour Group



A. 红度 (a^*)、黄度 (b^*) 二维图; B. 明度 (L^*)、红度 (a^*)、黄度 (b^*) 三维图。

图 3 彩叶桂各色系表型分布图

Figure 3 Phenotypic distribution map of different color series of *O. fragrans* Colour Group

在 S1 和 S2 时期的提取液呈现不同程度的红色，说明叶片中含有较多的花青素；然而，在 S3 至 S5 时期，提取液的颜色逐渐减淡，说明花青素质量分数逐渐减少。在体积分数为 30% 的氨水反应中，所有样品的提取液呈现浅棕色，表明叶片中均含有黄酮类或黄酮醇类化合物 (图 4C 和图 4D)。

2.3 彩叶桂叶片生长过程中色素的变化

色素测定 (图 5) 发现：在叶片生长过程中，‘罗彩 3 号’和‘罗彩 28 号’的叶绿素 a、叶绿素 b 呈明显的增加趋势，‘罗彩 3 号’在 S5 时期显著增加 ($P < 0.05$)，而‘罗彩 28 号’在 S4 时期显著增加 ($P < 0.05$)，这与叶片变绿的过程一致；同样，类胡萝卜素质量分数也随着叶片生长逐渐增加。相反的，花青素质量分数在叶片生长过程中显著减少 ($P < 0.05$)。2 个品系的花青素/叶绿素以及花青素/类胡萝卜素均呈下降趋势。‘罗彩 3 号’在 S1 和 S3 时期类胡萝卜素/叶绿素相对较高，而‘罗彩 28 号’则在 S1 时期相对较高。

2.4 彩叶桂叶片生长过程中生理指标变化

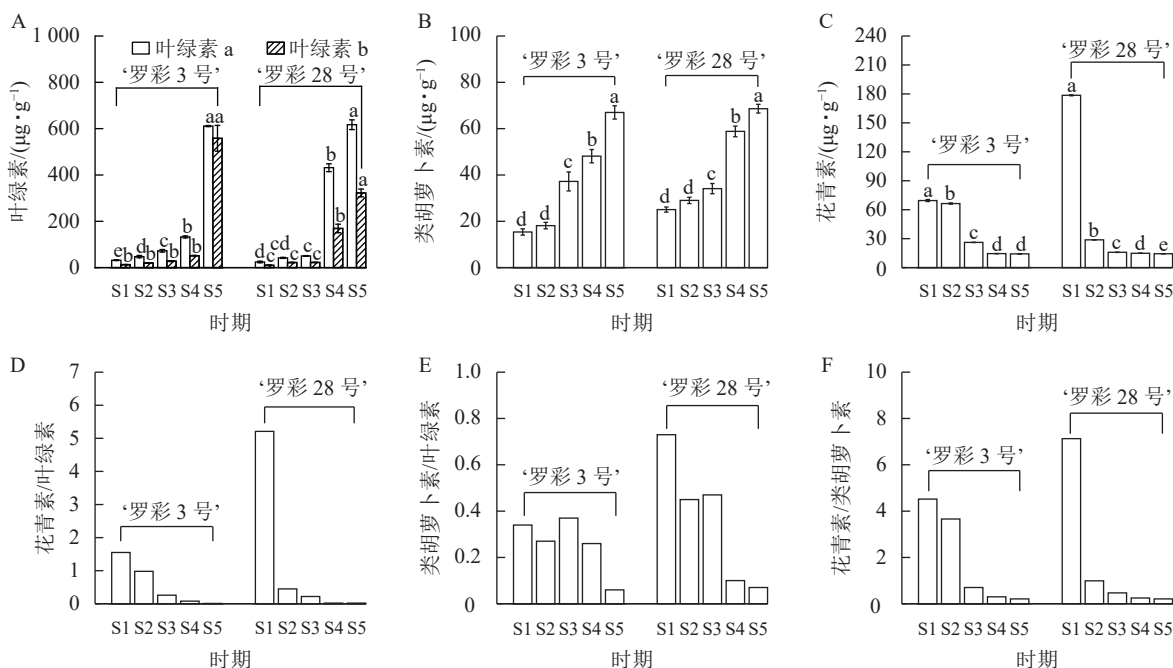
生理指标测定发现：在叶片生长过程中，可溶性蛋白质量分数没有明显的变化规律 (图 6A)，但可溶性糖质量分数整体上呈先下降后上升的趋势。从 S3 时期开始，2 个品系叶片中的可溶性糖质量分数开始增加，但‘罗彩 3 号’在 S5 时期出现轻微下降趋势 (图 6B)。此外，POD 活性在叶片生长过程中呈上



A、C表示‘罗彩3号’的表型和显色反应；B、D表示‘罗彩28号’的表型和显色反应。

图4 彩叶桂在不同叶色期的表型和显色反应

Figure 4 Phenotype and color response of *O. fragrans* Colour Group at different leaf color stages



A、B、C图中不同字母表示同一品系不同时期差异显著 ($P < 0.05$)。

图5 彩叶桂在不同叶色期的色素质量分数及比例变化

Figure 5 Changes in pigment content and ratio of *O. fragrans* Colour Group during different leaf color stages

升趋势，‘罗彩3号’的POD活性持续增加，而‘罗彩28号’的POD活性前期上升较小，中后期上升幅度较大(图6C)。2个品系叶片细胞液的pH在整个生长过程中保持弱酸性水平，整体无明显变化(图6D)。

2.5 彩叶桂叶色变化相关性分析

相关性分析(图7)显示：彩叶桂叶片的明度、色相角与各色素及生理指标间均无显著相关；红色与花青素、花青素/叶绿素、类胡萝卜素/叶绿素间呈显著正相关($P < 0.05$)，与花青素/类胡萝卜素间呈极显著正相关($P < 0.01$)，与叶绿素和POD活性呈显著负相关($P < 0.05$)，与类胡萝卜素呈极显著负相关($P < 0.01$)；黄色与花青素、花青素/叶绿素、花青素/类胡萝卜素间呈极显著负相关($P < 0.01$)；彩度与可溶性糖呈显著负相关($P < 0.05$)。此外，叶绿素与类胡萝卜、POD活性呈极显著正相关($P < 0.01$)，与类

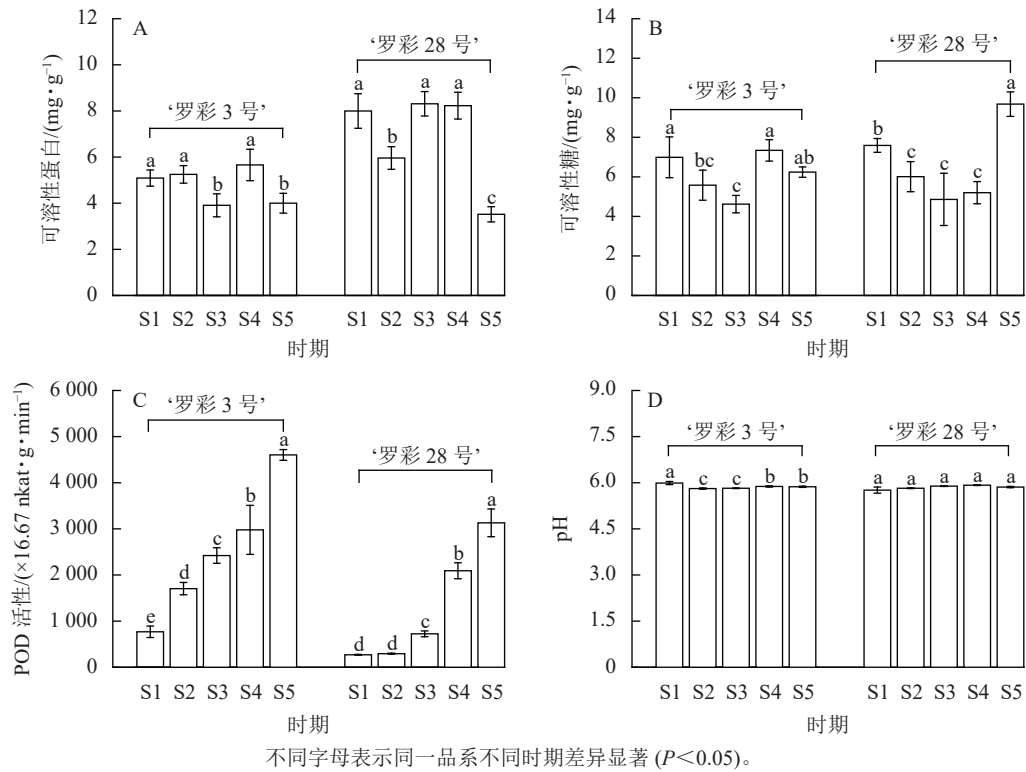
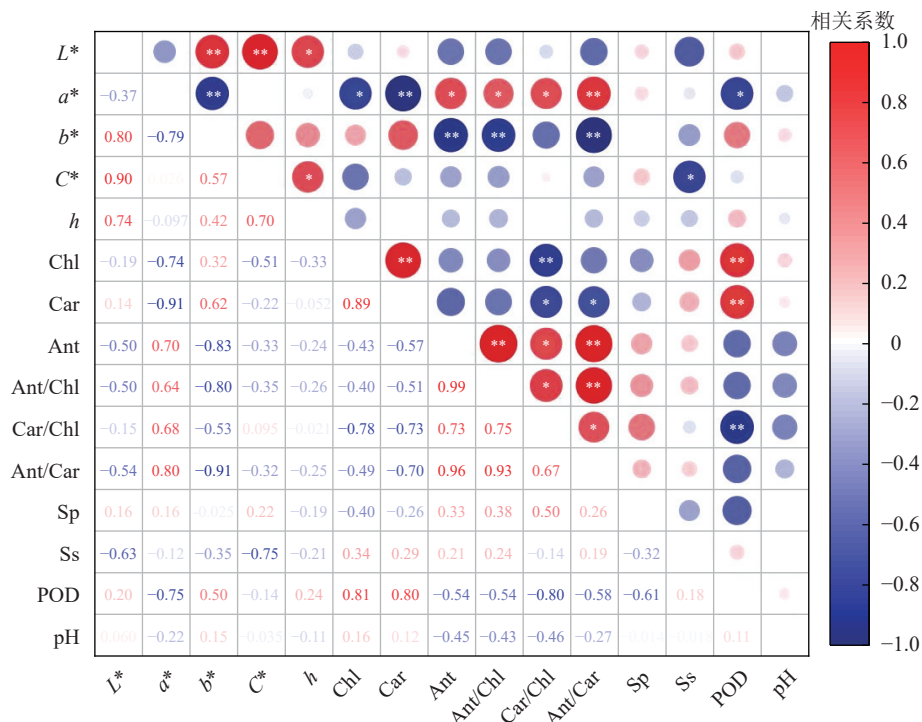


图 6 彩叶桂在不同叶色期的叶片生理指标变化

Figure 6 Changes in leaf physiological indicators of *O. fragrans* Colour Group during different leaf color stages



L^* : 明度, a^* : 红度, b^* : 黄度, C^* : 彩度, h : 色相角, Chl. 叶绿素, Car. 类胡萝卜素, Ant. 花青素, Sp. 可溶性蛋白, Ss. 可溶性糖, POD. 过氧化物酶。* 表示显著相关 ($P < 0.05$); ** 表示极显著相关 ($P < 0.01$)。

图 7 彩叶桂叶片变色过程中各指标间的相关性分析

Figure 7 Correlation analysis of various parameters during leaf coloration process in *O. fragrans* Colour Group

胡萝卜素/叶绿素呈极显著负相关 ($P < 0.01$); 类胡萝卜素与 POD 活性呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 与类胡萝卜素/叶绿素、花青素/类胡萝卜素间呈显著负相关 ($P < 0.05$); 花青素与类胡萝卜素/叶绿素呈显著正相关 ($P < 0.05$), 与花青素/叶绿素、花青素/类胡萝卜素间呈极显著正相关 ($P < 0.01$)。

3 讨论

彩叶桂以其丰富的叶色变化而备受青睐,具有较高的观赏价值。冯园园^[10]根据成型叶叶片颜色将彩叶桂划分为红色系和黄色系,其中红色系在特定时期转为黄色。然而,这种分类方式相对宽泛,对色系划分不够精细。本研究通过对S2时期叶片颜色变化分析发现:叶片不仅呈色丰富,而且发育相对成熟。通过聚类分析将彩叶桂划分为两大类共3个色系,即红棕色系(第I类第1亚类)、橙棕色系(第I类第2亚类)和紫粉色系(第II类)。其中,橙棕色系具有较高的明度和黄度,红棕色系次之,而紫粉色系则具有较高的红度。以上结果表明:彩叶桂整体上可分为2个明显的颜色类别,但第I类可以进一步区分,这表明即使在同一主色系下,彩叶桂叶色仍存在差异。

叶片中的色素种类、质量分数、比例及分布位置等的差异都是影响叶色变化的关键因素^[1]。叶绿素、类胡萝卜素和花青素变化时将导致叶片颜色发生改变^[21]。在本研究中,2个品系的花青素主要分布在彩叶桂幼嫩叶片的上、下表皮细胞中。随着叶片的生长,红色色素逐渐减少,而绿色色素不断增加,最终导致成熟叶片呈现出稳定的绿色形态。通过对不同变色时期叶片的色素质量分数比较发现:花青素的减少伴随着叶绿素的持续上升,这可能是叶片颜色变化的重要因素之一;与此同时,虽然类胡萝卜素质量分数逐渐上升,但其变化并不显著,可能在叶片颜色形成过程中的作用相对较小。类似的变化也在其他植物如芍药 *Paeonia lactiflora*^[22]、岭南槭 *Acer tutcheri*^[23] 和红枫 *Acer palmatum* ‘Atropurpureum’^[24] 中观察到。在S2时期,‘罗彩3号’和‘罗彩28号’叶片的叶绿素质量分数分别为67.42、64.04 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$;类胡萝卜素质量分数分别为18.14、29.01 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$;花青素质量分数分别为66.40、28.81 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ 。2个品系的叶绿素质量分数相对接近,但花青素和类胡萝卜素的质量分数和比值存在差异。‘罗彩3号’的花青素/类胡萝卜素大于‘罗彩28号’,表明红棕色系和橙棕色系的区别在于花青素和类胡萝卜素的质量分数和比值。

糖类不仅是花青素合成的前体,还扮演着信号物质的角色;可溶性蛋白质在植物体内被认为是重要的渗透调节物质,通过一定生理代谢来调节花青素的形成^[6]。聂庆娟等^[25]对美国红栎 *Cotinus coggygria* ‘Royal Purple’研究发现:变色期的红色叶片中具有较高的可溶性蛋白和可溶性糖。类似地,本研究2个品系在S1时期的红色叶片中也显示出相对较高的可溶性蛋白和可溶性糖。然而,两者均与叶片内花青素的相关性不显著,这与唐生森等^[26]在枫香 *Liquidambar formosana* 中的研究结果相似。POD是以花青素为底物的酶,其作用是催化花青素的氧化过程,导致花青素失去颜色^[7]。在本研究中,2个品系的POD活性均呈上升趋势。与此同时,POD活性与叶绿素和类胡萝卜素呈显著正相关,但与花青素的相关性则不显著,这与枫香^[27]的研究结果相似。这暗示着POD可能不是彩叶桂叶片中影响花青素降解的主要酶,但对叶绿素和类胡萝卜素质量分数的积累具有正向促进作用,作用强弱因品系不同而略有差异。pH是液泡环境的重要特征,对水溶性色素的稳定性和活性产生影响;随着pH的升高,花色苷稳定性降低^[28]。以红罗宾石楠 *Photinia × fraseri* ‘Red Robin’^[29]为例,其叶色变绿主要与叶片细胞液中的pH上升引起的花青素质量分数下降有关。然而,在整个变色期内,2个品系彩叶桂叶片的pH基本保持稳定,且始终保持在弱酸性水平,与叶色参数及色素间均不存在显著相关,这说明彩叶桂的叶色变化与pH无关。

4 结论

综上所述,基于S2时期的叶色参数可对彩叶桂进行详细的色系划分。彩叶桂叶色变化主要受花青素质量分数减少和叶绿素质量分数增加的影响,而POD在其中发挥了重要作用。花青素和类胡萝卜素的质量分数及其比值可区分红棕色系和橙棕色系,不同品种的彩叶桂叶色变化受其自身特性的影响。

5 参考文献

- [1] 姜卫兵,庄猛,韩浩章,等.彩叶植物呈色机理及光合特性研究进展[J].*园艺学报*,2005,32(2):352-358.
JIANG Weibing, ZHUANG Meng, HAN Haozhang, et al. Progress on color emerging mechanism and photosynthetic characteristics of colored-leaf plants [J]. *Journal of Horticulture*, 2005, 32(2): 352-358.

- [2] ZHANG Qiong, WANG Lili, LIU Zhiguo, *et al.* Transcriptome and metabolome profiling unveil the mechanisms of *Ziziphus jujuba* Mill. peel coloration [J/OL]. *Food Chemistry*, 2020, **312**: 125903 [2024-01-15]. doi:10.1016/j.foodchem.2019.125903.
- [3] LEE W D, O'KEEFE J, HOLBROOK M N, *et al.* Pigment dynamics and autumn leaf senescence in a New England deciduous forest, eastern USA [J]. *Ecological Research*, 2003, **18**(6): 677 – 694.
- [4] ZHAO Minghui, LI Xiang, ZHANG Xinxin, *et al.* Mutation mechanism of leaf color in plants: a review [J/OL]. *Forests*, 2020, **11**(8): 851 [2024-01-15]. doi: 10.3390/f11080851.
- [5] HUGHES N M, MORLEY C B, SMITH W K. Coordination of anthocyanin decline and photosynthetic maturation in juvenile leaves of three deciduous tree species [J]. *The New Phytologist*, 2007, **175**(4): 675 – 685.
- [6] 梁玲, 江洁蓓, 张腾驹, 等. 不同色彩珙桐苞片与叶片的生理特性研究[J]. *植物研究*, 2020, **40**(4): 505 – 513.
LIANG Ling, JIANG Jiebei, ZHANG Tengju, *et al.* Physiological characteristics of *Davidia involucreta* bracts and leaves with different colors [J]. *Plant Research*, 2020, **40**(4): 505 – 513.
- [7] ZHU H, ZHANG T J, ZHANG P, *et al.* Pigment patterns and photoprotection of anthocyanins in the young leaves of four dominant subtropical forest tree species in two successional stages under contrasting light conditions [J]. *Tree Physiology*, 2016, **36**(9): 1092 – 1104.
- [8] REHMAN U N R, YOU Yaohua, YANG Chengquan, *et al.* Characterization of phenolic compounds and active anthocyanin degradation in crabapple (*Malus orientalis*) flowers [J]. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 2017, **58**(4): 324 – 333.
- [9] 向民, 段一凡, 向其柏. 木犀属品种国际登录中心年报(1): 彩叶桂品种植群的建立[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2014, **38**(1): 2, 187.
XIANG Min, DUAN Yifan, XIANG Qibai. Annual report of the international registration center for *Osmanthus* species (1): establishment of a new group-*Osmanthus fragrans* Colour Group [J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition)*, 2014, **38**(1): 2, 187.
- [10] 冯园园. 彩叶桂种质资源调查与分类研究[D]. 杭州: 浙江理工大学, 2020.
FENG Yuanyuan. *Taxonomy and Germplasm Resources of Osmanthus fragrans Color* [D]. Hangzhou: Zhejiang University of Technology, 2020.
- [11] 崔祺, 吴昀, 李东泽, 等. 彩叶桂叶片发育过程中叶色表型与色素成分变化[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2023, **47**(2): 79 – 86.
CUI Qi, WU Yun, LI Dongze, *et al.* Changes of coloration and pigment compositions during leaf development of *Osmanthus fragrans* colour group cultivar [J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition)*, 2023, **47**(2): 79 – 86.
- [12] GUO Peng, HUANG Ziqi, ZHAO Wei, *et al.* Mechanisms for leaf color changes in *Osmanthus fragrans* ‘Ziyan Gongzhu’ using physiology, transcriptomics and metabolomics [J]. *BMC Plant Biology*, 2023, **23**(1): 453 – 453.
- [13] 杜庆鑫, 庆军, 朱景乐, 等. 7个变异红叶杜仲叶片色素及活性成分分析[J]. *植物研究*, 2017, **37**(3): 468 – 473.
DU Qingxin, QING Jun, ZHU Jingle, *et al.* Pigments and active ingredients in leaves of seven *Eucommia ulmoides* variation-types [J]. *Plant Research*, 2017, **37**(3): 468 – 473.
- [14] 白新祥, 胡可, 戴思兰, 等. 不同花色菊花品种花色素成分的初步分析[J]. *北京林业大学学报*, 2006, **28**(5): 84 – 89.
BAI Xinxiang, HU Ke, DAI Silan, *et al.* Components of flower pigments in the petals of different color *Chrysanthemum morifolium* Ramat. cultivars [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2006, **28**(5): 84 – 89.
- [15] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
LI Hesheng. *Principles and Techniques of Plant Physiological and Biochemical Experiments* [M]. Beijing: Higher Education Press, 2000.
- [16] 陈建, 吕长平, 陈晨甜, 等. 不同花色非洲菊品种花色素成分初步分析[J]. *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 2009, **35**(增刊 1): 73 – 76.
CHEN Jian, LÜ Changping, CHEN Chentian, *et al.* Components of flower pigments in the petals of different color *Gerbera jamesonii* [J]. *Journal of Hunan Agricultural University (Natural Science Edition)*, 2009, **35**(suppl 1): 73 – 76.
- [17] 宋洋, 雷霆, 金雪花, 等. 蓝亚麻花瓣中类黄酮化合物及代谢途径分析[J]. *广西植物*, 2017, **37**(11): 1368 – 1377.
SONG Yang, LEI Ting, JIN Xuehua, *et al.* Flavonoid related compounds and their biosynthesis pathways in *Linum perenne*

- [J]. *Guangxi Plant*, 2017, **37**(11): 1368 – 1377.
- [18] 郭玉华, 杨伟华, 郁有祝, 等. 蒽酮比色法测定棉花成熟纤维中水溶性总糖含量[J]. *中国棉花*, 2011, **22**(12): 23 – 26.
GUO Yuhua, YANG Weihua, YU Youzhu, *et al.* Determination of total sugar content in mature cotton fibers using anthrone colorimetry [J]. *China Cotton*, 2011, **22**(12): 23 – 26.
- [19] 孔祥生, 易现峰. 植物生理学实验技术[M]. 北京: 中国农业出版社, 2008: 124 – 243.
KONG Xiangsheng, YI Xianfeng. *Experimental Techniques for Plant Physiology* [M]. Beijing: China Agricultural Publishing House, 2008: 124 – 243.
- [20] 唐前瑞, 陈德富, 陈友云, 等. 红檵木叶色变化的生理生化研究[J]. *林业科学*, 2006, **42**(2): 111 – 115.
TANG Qianrui, CHEN Defu, CHEN Youyun, *et al.* Changes of physiology and biochemistry during leaf color transformation in *Loropetalum chinense* var. *rubrum* [J]. *Forestry Science*, 2006, **42**(2): 111 – 115.
- [21] LI Wenji, LI Huigen, SHI Lisha, *et al.* Leaf color formation mechanisms in *Alternanthera bettzickiana* elucidated by metabolite and transcriptome analyses [J]. *Planta*, 2022, **255**(3): 59 – 59.
- [22] TANG Yuhan, FANG Ziwen, LIU Mi, *et al.* Color characteristics, pigment accumulation and biosynthetic analyses of leaf color variation in herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.) [J/OL]. *3 Biotech*, 2020, **10**: 76[2024-01-15]. doi: 10.1007/s13205-020-2063-3.
- [23] XIE Yating, PEI Nancai, HAO Zezhou, *et al.* Juvenile leaf color changes and physiological characteristics of *Acer tutcheri* (Aceraceae) during the spring season [J/OL]. *Forests*, 2023, **14**(2): 328[2024-01-15]. doi: 10.3390/f14020328.
- [24] 黄可, 王小德, 柳翼飞, 等. 红枫春季叶色变化与色素含量的相关性[J]. *浙江农林大学学报*, 2012, **29**(5): 734 – 738.
HUANG Ke, WANG Xiaode, LIU Yifei, *et al.* Leaf color changes in *Acer palmatum* ‘Atropurpureum’ and relations to pigment content. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2012, **29**(5): 734 – 738.
- [25] 聂庆娟, 史宝胜, 孟朝, 等. 不同叶色红栌叶片中色素含量、酶活性及内含物差异的研究[J]. *植物研究*, 2008, **28**(5): 599 – 602.
NIE Qingjuan, SHI Baosheng, MENG Chao, *et al.* The enzyme activities, pigment and inclusion contents in different leaves color of *Cotinus coggygia* ‘Royal Purple’ in autumn [J]. *Plant Studies*, 2008, **28**(5): 599 – 602.
- [26] 唐生森, 陈虎, 覃永康, 等. 枫香秋季变色期叶色变化及其生理基础[J]. *广西植物*, 2021, **41**(12): 2061 – 2068.
TANG Shengsen, CHEN Hu, QIN Yongkang, *et al.* Physiological basis of *Liquidambar formosana* leaves during leaf color transformation in autumn [J]. *Guihaia*, 2021, **41**(12): 2061 – 2068.
- [27] YIN Guoping, WANG Yong, XIAO Yufei, *et al.* Relationships between leaf color changes, pigment levels, enzyme activity, photosynthetic fluorescence characteristics and chloroplast ultrastructure of *Liquidambar formosana* Hance [J]. *Journal of Forestry Research*, 2022, **33**(5): 1559 – 1572.
- [28] SCHMITZER V, VEBERIC R, OSTERC G, *et al.* Color and phenolic content changes during flower development in ground cover rose [J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2010, **135**(3): 195 – 202.
- [29] 万仁平, 罗德义, 张少露, 等. 红罗宾石楠叶色变化及色素含量动态[J]. *应用与环境生物学报*, 2023, **29**(4): 954 – 960.
WAN Renping, LUO Deyi, ZHANG Shaolu, *et al.* Changes in color and pigment content of the *Photinia×fraseri* ‘Red Robin’ [J]. *Journal of Applied and environmental biology*, 2023, **29**(4): 954 – 960.