



# 欧洲卫矛秋冬转色期叶色变化的生理机制

卓启苗, 丁彦芬\*, 余 慧, 朱贵珍

(南京林业大学 风景园林学院, 南京 210000)

**摘 要:**以 3 个欧洲卫矛(*Euonymus europaea*)品种‘矮生’(*Euonymus europaea* ‘Pumilis’), ‘八仙花’(*E. europaea* ‘Aldenhamensis’)和‘白果’(*E. europaea* ‘Albus’)为试验材料, 测定其秋冬转色期叶色参数及各项生理指标的变化, 分析色素与叶色参数、可溶性糖、相关酶的关系, 探讨欧洲卫矛转色期叶片的呈色机理, 为后期园林应用提供依据。结果表明: (1) ‘八仙花’、‘白果’叶片明度参数  $L^*$  值、色素参数  $b^*$  值(黄/蓝)呈先升后降的单峰曲线, ‘矮生’的  $L^*$  值、 $b^*$  值呈先降后升的单峰曲线, 3 个品种色素参数  $a^*$  值(红/绿)在转色期间均不断上升。(2) 各品种叶片叶绿素含量随生育期整体呈下降的趋势, 主要是叶绿素 a 减少, 叶绿素 b 与类胡萝卜素下降较为平稳; 花色素苷含量、花色素苷/叶绿素比值呈上升趋势, 类胡萝卜素/叶绿素比值整体呈下降的趋势。(3) 各品种叶片可溶性糖含量随生育期呈先升后降的单峰曲线, 它们的 PAL 活性呈波动上升趋势, POD 活性整体呈下降趋势, PPO 活性呈缓慢上升趋势。(4) 相关性分析显示, 3 个品种叶色参数  $a^*$  值与花色素苷含量均呈极显著正相关关系, ‘矮生’花色素苷含量与叶绿素、类胡萝卜素含量呈显著负相关关系, ‘八仙花’、‘白果花’的花色素苷含量与叶绿素、类胡萝卜素含量呈不显著负相关关系。研究发现, 影响欧洲卫矛秋冬转色期叶片变红的主要因素是叶绿素、花色素苷和可溶性糖相对含量及 PAL、PPO 活性, 类胡萝卜素含量对叶片变红的贡献不大, POD 活性对叶片变红无直接影响。

**关键词:** 欧洲卫矛; 转色期; 叶色参数; 生理指标

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

## Physiological Characters of *Euonymus europaea* Leaves during the Color-Changing Period in Autumn and Winter

ZHUO Qimiao, DING Yanfen\*, YU Hui, ZHU Guizhen

(College of Landscape Architecture, Nanjing Forestry University, Nanjing 210000, China)

**Abstract:** With three 3-year-old cutting seedlings of *Euonymus europaea* (*E. europaea* ‘Pumilis’, *E. europaea* ‘Aldenhamensis’, *E. europaea* ‘Albus’) varieties as test materials, changes of leaf color parameters and various physiological indicators were measured during the color-changing period in autumn and winter. The relationships between pigment and leaf color parameters, soluble sugar, and related enzymes during the color change were analyzed. The mechanism of leaf color development during the color transformation period of *Euonymus europaea* was discussed to provide a basis for the application of garden in the later period. The results showed: (1) during the color change, the value of  $L^*$  and  $b^*$  of ‘Aldenhamensis’ and ‘Albus’ presented a single peak curve that rose firstly and then fell. The value of  $L^*$  and  $b^*$  of ‘Pumilis’ presented a single peak curve that drops firstly and then rises. The value of  $a^*$  of three varieties rose continuously. (2) Chlorophyll showed a decreasing trend as a whole, mainly due to a decrease in chlorophyll a. Chlorophyll b and carotenoids decreased more steadily; Anthocyanin content and anthocyanin/chloro-

收稿日期: 2018-03-28; 修改稿收到日期: 2018-05-14

基金项目: 国家林业局“948”项目(2013-4-30)

作者简介: 卓启苗(1993—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事园林植物应用研究。E-mail: 1343004082@qq.com

\* 通信作者: 丁彦芬, 副教授, 硕士生导师, 主要从事园林植物应用研究。E-mail: 1281569022@qq.com

phyll ratio were on the rise. Carotenoid/chlorophyll ratio showed a decreasing trend as a whole. (3) Soluble sugar mass fraction showed a single peak curve that rose firstly and then fell; The activity of PAL in three varieties showed a rising trend; POD activity showed a downward trend; PPO activity is slowly rising. (4) The correlation analysis showed: The leaf color parameters  $a^*$  value and anthocyanin content of three varieties were both presented extremely significantly positive correlation. Anthocyanin was significantly negative correlation with chlorophyll and carotenoids in ‘Pumilis’. Anthocyanin was no significantly negative correlation with chlorophyll and carotenoids in ‘Aldenhamensis’ and ‘Albus’. All in all, the main factors that affect the changes of leaves during the color-changing period in autumn and winter in *Euonymus europaea* were the contents of chlorophyll, anthocyanin, soluble sugar and the activities of PAL and PPO. The content of carotenoid had minor effects while the POD activity had no direct effects.

**Key words:** *Euonymus europaea* ; color-changing period; leaf color parameter; physiological indicator

欧洲卫矛 (*Euonymus europaea*) 是卫矛科 (Celastraceae) 卫矛属 (*Euonymus*) 植物, 落叶灌木或小乔木, 原产欧洲及西亚地区。经过长期的园艺栽培与育种, 欧洲卫矛现如今已拥有丰富的园艺品种, 是欧洲及北美地区著名的秋季观果及色叶俱佳的植物。欧洲卫矛秋色叶观赏期从 9 月份开始直到 11 月份, 红叶满枝, 极具观赏特色和应用价值。在园林配置时, 可点缀于林缘, 或与其他小灌木丛植。目前, 欧洲卫矛在中国华东、华北地区均有引种, 值得进一步推广种植。

通常, 秋色叶植物秋季叶色变红是由于叶片中花色苷大量合成, 使得叶片中的色素种类和比例发生了变化<sup>[1]</sup>。研究认为, 可溶性糖与花色苷含量呈显著性正相关<sup>[2]</sup>, 同时花色苷合成相关酶 PAL(苯丙氨酸解氨酶)<sup>[3]</sup> 以及降解相关酶 POD(过氧化物酶)、PPO(过氧化物酶)<sup>[4]</sup> 均影响着花色苷的合成积累。前人对欧洲卫矛的研究主要集中于生态习性<sup>[5]</sup>、药用价值<sup>[6-7]</sup>、引种繁殖<sup>[8-9]</sup>、光合特性<sup>[10]</sup> 等方面, 尚未有关于欧洲卫矛叶片秋季变色机理方面的报道。因此, 本研究将以欧洲卫矛的 3 个品种 ‘矮生’ (*Euonymus europaea* ‘Pumilis’), ‘八仙花’ (*E. europaea* ‘Aldenhamensis’) 和 ‘白果’ (*E. europaea* ‘Albus’) 为试验材料, 测定 9 月中旬至 11 月中旬转色期内叶色参数、叶绿素、类胡萝卜素、花色苷、可溶性糖含量及 PAL、POD、PPO 等酶活性的变化, 分析各种色素与叶色参数、可溶性糖、相关酶的关系, 对欧洲卫矛在秋冬转色期间叶色变化的生理特性进行初步探讨, 为欧洲卫矛呈色机理的理论研究提供定量数据分析和理论指导, 最终为欧洲卫矛的园林应用提供依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验材料

试验地点位于江苏句容市乾景天园苗木有限公

司基地, 以欧洲卫矛 3 个品种 ‘矮生’ (*Euonymus europaea* ‘Pumilis’), ‘八仙花’ (*E. europaea* ‘Aldenhamensis’) 和 ‘白果’ (*E. europaea* ‘Albus’) 为试材, 各品种均为 3 年生扦插苗, 株高 2.5 m, 各品种长势一致, 无病虫害。

### 1.2 试验方法

每个品种选取 15 株作为样品, 每 5 株为 1 次重复, 共 3 个重复。各材料于 2017 年 9 月下旬至 11 月下旬, 每隔 10 d 取样 1 次。取样于每天上午 10:00 前后进行, 每次取树冠中部向阳面相同叶位的叶片。

叶片取回后, 立即洗净, 擦干, 去掉主脉后剪碎, 混匀, 用于叶绿素、花色苷、可溶性糖含量及酶活性的测定, 每个处理设 3 次重复。叶色参数的测定参照郭欢欢等<sup>[11]</sup> 的方法; 叶绿素和类胡萝卜素含量测定采用丙酮浸提法<sup>[12]</sup>; 花色苷含量测定采用盐酸甲醇浸提法<sup>[13]</sup>; 可溶性糖含量测定采用蒽酮比色法<sup>[12]</sup>; 苯丙氨酸解氨酶 (PAL)、过氧化物酶 (POD) 活性测定参照 Lister 等<sup>[14]</sup> 和李合生<sup>[15]</sup> 的方法; 多酚氧化酶 (PPO) 活性测定参照李明等<sup>[16]</sup>、杨暖<sup>[17]</sup> 的方法。

### 1.3 数据分析

采用 Excel 2010 和 SPSS 24.0 软件对数据进行统计分析, 使用 Excel 2010 作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 欧洲卫矛叶色参数变化特征

叶色参数是利用色差计来定量表征色泽在三维空间中变化的变量值。 $L^*$  用来表示光泽明亮度, 其值越大明亮度越高。 $a^*$  值是红/绿的比值, 正值表示偏红, 负值表示偏绿。 $b^*$  值是黄/蓝程度,  $b^*$  值越大, 呈现黄色越深; 反之, 蓝色越深。欧洲卫矛在整个转色期过程中, 品种 ‘八仙花’ 和 ‘白果’ 叶色参数  $L^*$  值的变化趋势相同, 均先上升后下降, 而品种 ‘矮生’ 的  $L^*$  值先下降后上升; 3 个品种  $L^*$  值总体上变

化幅度不大,‘矮生’品种叶色明亮度相较于‘八仙花’、‘白果’品种偏暗(图 1,A)。同时,3 个品种在转色期间的叶色参数  $a^*$  值均呈逐渐上升趋势,且品种间  $a^*$  值差异不大,叶片颜色也均逐渐由绿转红;其中,‘矮生’品种  $a^*$  值在 10 月 30 日前逐渐上升的趋势较平稳,10 月 30 日后急剧上升(图 1,B)。另外,3 个品种  $b^*$  值的变化趋势与  $a^*$  值变化规律相似;品种‘八仙花’、‘白果’ $a^*$  值始终高于同期品种,叶色较于‘矮生’偏黄(图 1,C)。

2.2 欧洲卫矛叶片质体色素含量的变化特征

由图 2 可见,3 个欧洲卫矛品种在叶色变红的过程中,质体色素含量整体呈一致的下降趋势;叶绿

素 a、叶绿素(a+b)含量明显下降,叶绿素 b、类胡萝卜素以及叶绿素 a/叶绿素 b 下降速率变化较为平稳,总体上变化不大。可见,欧洲卫矛叶片叶绿素总含量的下降主要是由于叶绿素 a 含量的下降,这与崔珂婉的结果相一致,认为是植物对降温、光照时间缩短等不利环境的适应<sup>[18]</sup>。

2.3 欧洲卫矛叶片花色素苷相对含量及花色素苷/叶绿素、类胡萝卜素/叶绿素比值的变化

3 个欧洲卫矛品种叶片中花色素苷的含量在整个转色期不断升高(图 3,A)。其中,花色素苷的含量在前期上升均较为缓慢,10 月 30 日‘八仙花’和‘白果’上升较前期略快,‘矮生’从 10 月 30 日起急

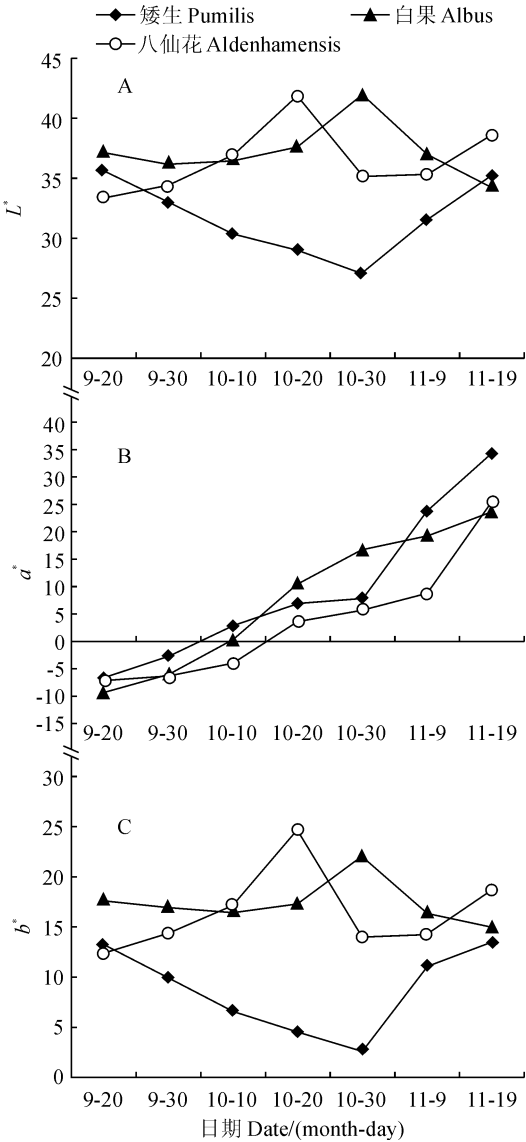


图 1 3 个欧洲卫矛品种叶色参数  $L^*$ 、 $a^*$ 、 $b^*$  值的变化  
Fig. 1 The changes of leaf color parameter  $L^*$ ,  $a^*$  and  $b^*$  in three *E. europaea* varieties

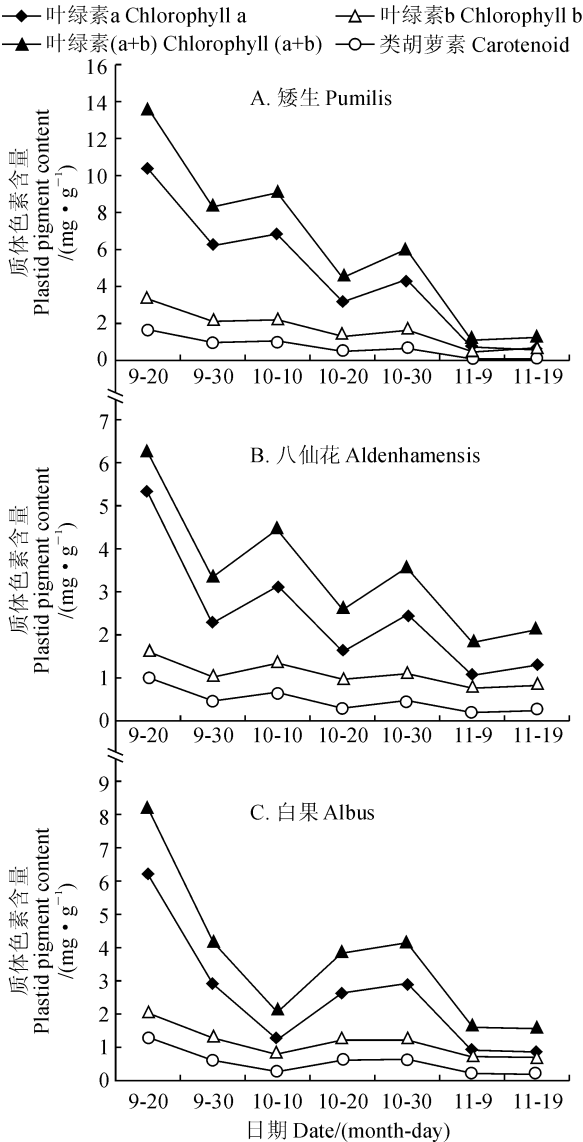


图 2 3 个欧洲卫矛品种叶片中质体色素含量的变化  
Fig. 2 The changes in plastid pigment content in leaves of three *E. europaea* varieties

剧上升,这与叶色参数  $a^*$  值变化趋势相似(图 1, B)。可见,欧洲卫矛转色初期叶色变化程度较小,后期随着花色素苷的大量合成叶色变化较为明显,并因花色素苷含量达到最大值而叶色相对保持不变。同时,在欧洲卫矛叶片整个转色过程中,花色素苷/叶绿素比值的表现上升趋势(图 3,B),这与花色素苷含量变化趋势基本一致,且后期上升速率增大。花色素苷含量增加在各色素比例中占有绝对优势是欧洲卫矛叶片变红的直接原因。另外,欧洲卫矛叶片类胡萝卜素含量在整个转色期间总体质量分数降低,但无明显的变化趋势(图 1),其类胡萝卜素/叶

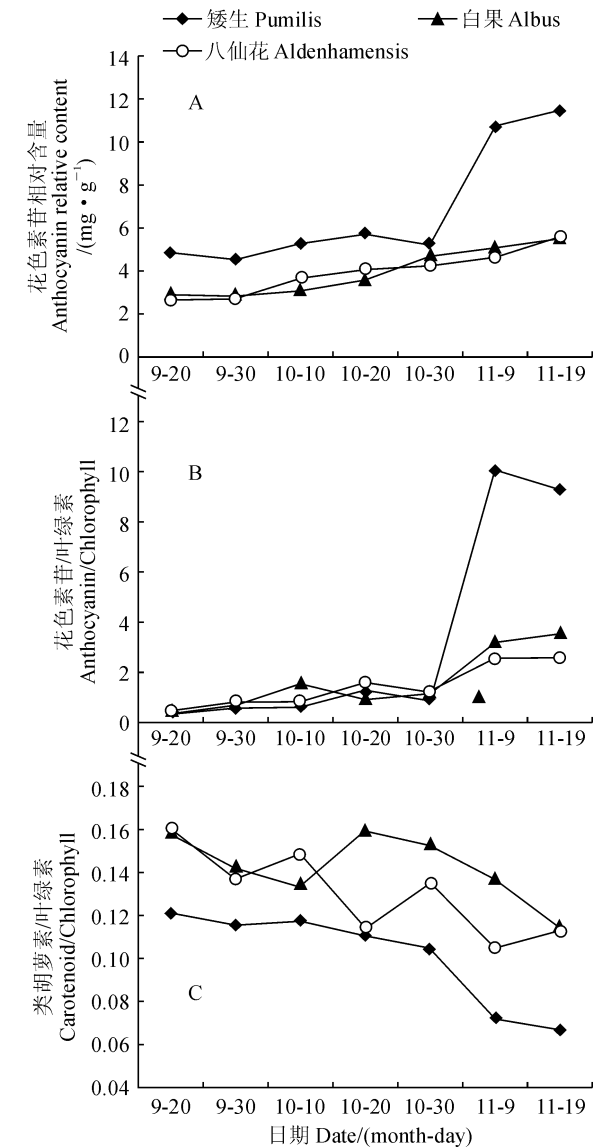


图 3 欧洲卫矛叶片花色素苷含量及花色素苷/叶绿素、类胡萝卜素/叶绿素比值的变化

Fig. 3 The changes in anthocyanin relative content, anthocyanin/chlorophyll, carotenoid/chlorophyll in leaves of three *E. europaea* varieties

绿素比值总体呈下降趋势(图 3,C),从而可知类胡萝卜素对欧洲卫矛叶片变红影响不大。

## 2.4 欧洲卫矛叶片可溶性糖含量的变化特征

在秋冬叶片转色期,3 个欧洲卫矛品种叶片中可溶性糖质量分数呈现先升后降的单峰曲线(图 4),这与楚爱香等<sup>[19]</sup>结果相一致。其中,叶片可溶性糖含量在转色初期增幅明显,推测可能是由于初期气温骤降,诱导可溶性糖含量大幅增加。

在 10 月 20 日,各品种欧洲卫矛叶片的可溶性糖质量分数均达到峰值(图 4)。相应的‘八仙花’、‘白果的’品种叶片花色素苷相对含量在 10 月 20 日后上升幅度较之前略大,‘矮生’叶片花色素苷相对含量从 10 月 30 日起则急剧上升。可见,各品种欧洲卫矛叶片花色素苷的大量合成出现在其可溶性糖含量达到峰值后,说明可溶性糖的积累可能有利于花色素苷的合成。

## 2.5 欧洲卫矛品种叶片相关酶活性的变化特征

PAL(苯丙氨酸解氨酶)是花色素苷合成途径中关键性的酶,其活性高低决定花色素苷含量高低,间接决定植物叶色的呈现<sup>[20]</sup>;同时,它在类黄酮类、木质素等的合成过程中也发挥着重要的调节作用<sup>[21]</sup>,能有效抵抗外界环境的干扰。由图 5, A 可知,3 个品种欧洲卫矛叶片 PAL 活性在转色过程中呈波动上升趋势。其中,‘矮生’和‘白果’的 PAL 活性在叶片转色初期增幅明显,转色中期呈下降趋势,转色中后期继续增大,而后保持平稳;而‘八仙花’品种 PAL 活性在 10 月 20 日达到最大值,之后酶活性基本保持平稳。整体上 3 个品种欧洲卫矛叶片的 PAL 活性在转色期间均变化不大。

POD 和 PPO 活性与花色素苷的降解有关,花色素苷不能直接作为 PPO 或 POD 的底物,PPO 和 POD 需依赖具邻二酚结构的其他酚类的存在才能氧

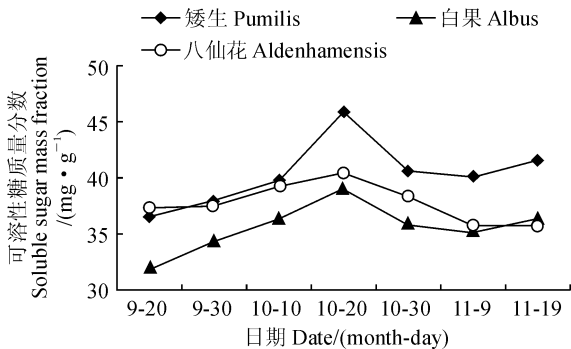


图 4 各品种欧洲卫矛叶片可溶性糖质量分数的变化  
Fig. 4 The changes in soluble sugar mass fraction in leaves of three *E. europaea* varieties

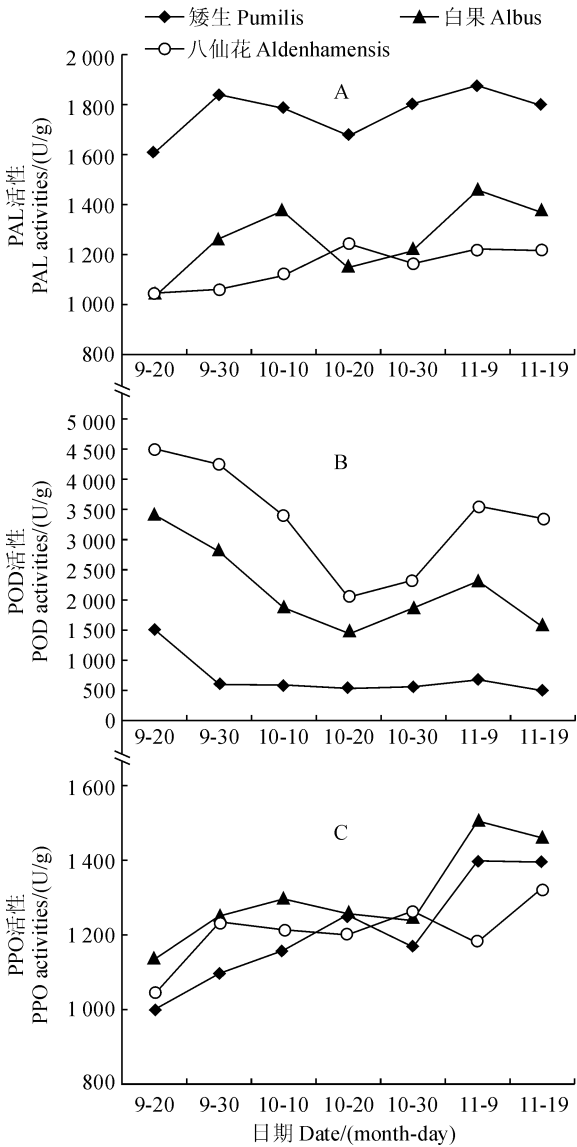


图 5 3 个欧洲卫矛品种叶片 PAL、POD、PPO 酶活性的变化

Fig. 5 The changes in PAL, POD and PPO activities in leaves of three *E. europaea* varieties

表 1 叶色参数与叶绿素、类胡萝卜素、花色苷间的相关系数

品种 Variety	叶色参数与叶绿素 Leaf color parameters and chlorophyll			叶色参数与类胡萝卜素 leaf color parameters and carotenoid			叶色参数与花色苷 leaf color parameters and anthocyanin		
	<i>L</i> <sup>*</sup>	<i>a</i> <sup>*</sup>	<i>b</i> <sup>*</sup>	<i>L</i> <sup>*</sup>	<i>a</i> <sup>*</sup>	<i>b</i> <sup>*</sup>	<i>L</i> <sup>*</sup>	<i>a</i> <sup>*</sup>	<i>b</i> <sup>*</sup>
矮生 <i>Pumilis</i>	0.392	0.663	0.331	0.212	−0.896**	0.049	0.323	0.952**	0.498
八仙花 <i>Aldenhamensis</i>	−0.514	−0.700	−0.448	−0.538	−0.694	−0.473	0.505	0.948**	0.373
白果 <i>Albus</i>	0.284	−0.688	0.380	0.311	−0.666	0.395	0.025	0.956**	−0.028

注：\*\*表示相关系数达到 0.01 的显著水平

Note:\*\* denote correlation coefficients is significant at 0.01 level

化、降解花色苷<sup>[4]</sup>。由图 5,B 可知,欧洲卫矛在叶片转色期间 POD 活性整体呈下降趋势,但 3 个品种间有所差别,其中,‘矮生’品种 POD 活性在初期下降明显,中后期基本保持平稳;‘八仙花’、‘白果’品种 POD 活性在转色前期不断下降,于 10 月 20 日后有所上升,最后仍呈下降趋势。同时,由图 5,C 可知,3 个品种叶片的 PPO 活性在转色期间变化平稳,呈缓慢上升趋势,且 3 个品种的 PPO 活性差异不大。

2.6 欧洲卫矛品种叶色参数与色素的相关性分析

由表 1 可知,各欧洲卫矛品种叶色参数 *L*<sup>\*</sup>、*b*<sup>\*</sup> 值与叶绿素、类胡萝卜素、花色苷含量无明显相关性。各品种叶色参数 *a*<sup>\*</sup> 值与叶绿素含量均无明显相关性;‘矮生’品种 *a*<sup>\*</sup> 值与类胡萝卜素含量呈极显著负相关,‘八仙花’、‘白果’品种的 *a*<sup>\*</sup> 值与类胡萝卜素无明显相关性;各品种 *a*<sup>\*</sup> 值与花色苷含量均呈极显著正相关。以上结果说明花色苷是叶色变红的主导因素。

3 讨论

高等植物叶片中的色素主要是叶绿素(叶绿素 a、叶绿素 b)、类胡萝卜素和花色苷<sup>[22]</sup>。叶片的呈色与叶片细胞内色素的种类、含量以及在叶片中的分布有关<sup>[21]</sup>。叶片色素含量的变化和比例直接影响了秋色叶树种秋季叶色的表达。通常植物叶片呈现为绿色是由于叶绿素含量较高而其他的色素含量较低。随着秋季日照时间的缩短与温度的下降,植物叶片开始自然衰老,从而启动叶绿素降解机制,而类胡萝卜素含量相对较稳定,所以秋季叶色多呈黄色。秋季昼夜温差的增大,日照时间的缩短以及温度的下降等环境因素,促进了部分树木花青素的合成和积累,导致其叶片变成红色<sup>[23-24]</sup>。前人研究结果表明,火炬树<sup>[19]</sup>、五叶地锦<sup>[25]</sup>、红枫<sup>[26]</sup>、落羽杉<sup>[27]</sup>、榉

树<sup>[28]</sup>等植物秋季叶片中花色素苷相对含量明显增加,在各类色素比例中占有绝对优势,是叶片变红的直接原因。本试验结果认为,转色期间温度降低,欧洲卫矛叶片光合作用受阻,使得叶绿素含量不断下降,主要是叶绿素 a 含量的减少,类胡萝卜素含量无明显变化,花色素苷含量逐渐升高,且花色素苷/叶绿素的比值不断上升,直接影响欧洲卫矛叶色转红。此外,3 个品种叶色参数  $a^*$  值不断上升, $a^*$  值与花色素苷呈极显著正相关,也说明花色素苷显著影响着叶片的变红。

研究表明,花色素苷的合成与碳水化合物的代谢有关<sup>[29-30]</sup>,特别是与可溶性糖呈显著正相关<sup>[30]</sup>,可溶性糖还可以作为花色素苷代谢过程中的前体物质或信号分子,促进花色素苷的形成。本试验中,欧洲卫矛各品种花色素苷的大量合成出现在可溶性糖达到峰值后,说明可溶性糖的积累可能有利于花色素苷的合成。转色初期可能由于气温骤降,促使可溶性糖大量积累,后期花色素苷的大量合成消耗部分可溶性糖,致使可溶性糖呈现先升后降的单峰曲线。这与楚爱香等<sup>[19, 29]</sup>在火炬树、小叶鸡爪槭、三角枫等植物上得到的结果一致。本试验结果同时表明欧洲卫矛 3 个品种的花色素苷与可溶性糖无显著相关性,姜琳等<sup>[31]</sup>、许鑫科等<sup>[32]</sup>分别对栎属植物、紫叶加拿大紫荆的研究也得出了相同的结论。而胡静静<sup>[2]</sup>、荣立苹等<sup>[33]</sup>对黄连木、三角枫的研究结果则显示花色素苷与可溶性糖呈显著正相关。由此可知可溶性糖对于花色素苷合成的调控较为复杂,可溶性糖对于花色素苷的合成可能并不是决定性的因素,今后可以在分子水平对于欧洲卫矛可溶性糖是否作为信号分子方面进行进一步的探究。

花色素苷的合成是在一系列酶的催化下形成的,而苯丙氨酸解氨酶(PAL)是花青素合成的第一个关键酶<sup>[3]</sup>。前人对红栎<sup>[3]</sup>、红花檵木<sup>[34]</sup>、鹅耳枥<sup>[35]</sup>、紫叶稠李<sup>[36]</sup>等植物研究发现,PAL 活性与花色素苷含量呈正相关性。而 Lister 等<sup>[14]</sup>、王惠聪等<sup>[37]</sup>发现 PAL 活性与荔枝果皮中的花色素苷合成无关。本试验中,欧洲卫矛 3 个品种的 PAL 活性在转色期间缓慢波动上升,花色素苷的含量也在上升;

相关分析表明‘八仙花’品种 PAL 活性与花色素苷含量呈显著正相关,‘矮生’、‘白果’品种 PAL 活性与花色素苷含量呈中等水平正相关,但未达到显著水平,可见 PAL 活性升高有利于欧洲卫矛叶片变红。

研究表明,POD 在过氧化氢( $H_2O_2$ )存在时能氧化多种酚类成褐色产物<sup>[38]</sup>,促进叶片呈色,因此 POD 活性越高,叶片红色素积累越多<sup>[3, 25]</sup>。吴驭帆等<sup>[35]</sup>研究发现鹅耳枥花色素苷含量与 POD 活性呈极显著正相关,且红叶植株的花色素苷含量、POD 活性高于绿叶植株,认为 POD 可能参与并促进了叶片花色素苷的积累,进而影响鹅耳枥叶片的呈色。而在本试验中欧洲卫矛 3 个品种的 POD 活性在叶片转色期间呈下降趋势,且初期下降明显,转色后期略有上升,后趋于平稳;相关分析表明,POD 活性与花色素苷含量呈负相关,但不显著,推测 POD 参与了花色素苷的降解,但影响不大。相反,POD 活性与叶绿素含量在转色期间均呈下降趋势,推测 POD 活性与叶绿素含量有一定的关系,这与文国琴等<sup>[39]</sup>、李力等<sup>[40]</sup>的研究结果相似,认为 POD 在叶片转色期间,不仅影响叶片中多酚含量的变化,同时参与了叶绿素的降解。另外,张元慧等<sup>[41]</sup>对李果皮研究发现,PPO 活性与花色素苷含量具有明显的正相关,认为 PPO 可能将果皮中的酚类物质氧化成醌,促进了果皮呈紫色。本试验中,在叶片转色期间,欧洲卫矛 3 个品种的 PPO 活性呈缓慢上升趋势,‘矮生’、‘白果’PPO 与花色素苷含量呈显著正相关,‘八仙花’PPO 活性与花色素苷含量呈不显著正相关,这与张元慧的研究结果相似。说明 PPO 有利于欧洲卫矛叶片花色素苷的合成与积累。

综上所述,通过对 3 个欧洲卫矛品种在秋冬转色期间的叶色参数及各项生理指标含量的比较分析,欧洲卫矛秋季叶色转红主要是由于花色素苷相对含量大量增加,在色素中所占比值占优势。可溶性糖有利于花色素苷在转色后期的大量合成。PAL、PPO 有利于花色素苷的合成与积累,POD 与花色素苷无显著相关性,可能与叶绿素的降解存在一定的关系。今后可在可溶性糖及各类酶的分子水平上进一步探讨欧洲卫矛叶片呈色机理。

参考文献:

[1] 洪 丽,王金刚,龚束芳. 彩叶植物叶色变化及相关影响因子研究进展[J]. 东北农业大学学报, 2010, **41**(6): 152-156.  
HONG L, WANG J G, GONG S F. Progress in color changes and its influencing factors of color leaf plants[J]. *Journal of*

*Northeast Agricultural University*, 2010, **41**(6): 152-156.  
[2] 胡静静,沈 向,李雪飞,等. 黄连木秋季叶色变化与可溶性糖和矿质元素的关系[J]. 林业科学, 2010, **46**(2): 80-86.  
HU J J, SHEN X, LI X F, *et al.* Relationships of leaf color changes and soluble sugars and mineral elements in leaves of

*Pistacia chinensis* in autumn[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2010, **46**(2): 80-86.

[3] 聂庆娟, 史宝胜, 孟朝, 等. 不同叶色红栎叶片中色素含量、酶活性及内含物差异的研究[J]. 植物研究, 2008, **28**(5): 599-602.

NIE Q J, SHI B S, MENG Z, *et al.* The enzyme activities, pigment and inclusion contents in different leaves color of *Cotinus coggygia* ‘Royal Purple’ in autumn[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2008, **28**(5): 599-602.

[4] 赵昶灵, 李云, 陈中坚, 等. 花色苷的酶降解[J]. 热带亚热带植物学报, 2011, **19**(6): 576-584.

ZHAO C L, LI Y, CHEN Z J, *et al.* Enzymatic degradation of anthocyanins[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2011, **19**(6): 576-584.

[5] THOMAS P A, EL-BARGHATHI M, POLWART A. Biological flora of the British Isles: *Euonymus europaeus* L[J]. *Journal of Ecology*, 2011, **99**(1): 345-365.

[6] 方振峰, 华会明. 卫矛属植物化学成分及药理活性研究进展[J]. 国外医药(植物药分册), 2007, **22**(1): 6-11.

FANG Z F, HUA H M. Advances in research on chemical constituents and pharmacological activities of *Euonymus*[J]. *Foreign Medicine (plant Pharmacopoeia)*, 2007, **22**(1): 6-11.

[7] 钱又宇, 薛隽. 世界著名观赏树木欧洲卫矛·富兰克林树[J]. 园林, 2009, (12): 76-77.

QIAN Y Y, XUE J. The world famous ornamental plants *Euonymus europaea*, *Franklinia alatamaha* [J]. *Landscape Architecture*, 2009, (12): 76-77.

[8] 陈舒博, 丁彦芬, 赵天鹏, 等. 卫矛属植物扦插繁殖研究进展[J]. 北方园艺, 2015, (12): 193-197.

CHEN S B, DING Y F, ZHAO T P, *et al.* Research progress on cutting propagation of *Euonymus* plants[J]. *Northern Horticulture*, 2015, (12): 193-197.

[9] 赵天鹏, 丁彦芬, 陈舒博. 欧洲卫矛嫁接技术[J]. 东北林业大学学报, 2016, **44**(7): 1-3.

ZHAO T P, DING Y F, CHEN S B. Grafting techniques for *Euonymus europaea* [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2016, **44**(7): 1-3.

[10] 邢歆, 丁彦芬, 余义亮. 不同品种欧洲卫矛光合特性[J]. 东北林业大学学报, 2018, **46**(1): 12-16, 26.

XING X, DING Y F, YU Y L. Photosynthetic characteristics of different *Euonymus europaea* varieties[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2018, **46**(1): 12-16, 26.

[11] 郭欢欢, 刘勇, 姚飞, 等. 不同种源黄连木秋季色素含量与叶色参数的关系[J]. 西北植物学报, 2017, **37**(10): 2 003-2 009.

GUO H H, LIU Y, YAO F, *et al.* Relationship between pigment contents and leaf color parameters of *Pistacia chinensis* Bunge of different provenances in autumn[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*, 2017, **37**(10): 2 003-2 009.

[12] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006: 73-77.

[13] 刘晓东, 于晶. 紫叶风箱果叶片花色苷的提取及其稳定性[J]. 东北林业大学学报, 2011, **39**(2): 38-39.

LIU X D, YU J. Extraction of anthocyanin from *Physocarpus opulifolius* ‘Diabolo’ and its stability[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2011, **39**(2): 38-39.

[14] LISTER C E, LANCASTER J E, WALKER J R L. Phenylalanine ammonialyase (PAL) activity and its relationship to anthocyanin and flavonoid levels in New Zealand-grown apple cultivars[J]. *American Society for Horticultural Science*, 1996, **121**(2): 281-285.

[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.

[16] 李明, 黄卓烈, 谭绍满, 等. 难易生根桉树多酚氧化酶、吡哆乙酸氧化酶活性及其同工酶的比较研究[J]. 林业科学研究, 2000, **13**(5): 493-500.

LI M, HUANG Z L, TAN S M, *et al.* Comparison on the activities and isoenzymes of polyphenol oxidase and indoleacetic acid oxidase of difficult- and easy-to-root *Eucalyptus* species[J]. *Forest Research*, 2000, **13**(5): 493-500.

[17] 杨暖. 北美豆梨叶色变化及生理特性研究[D]. 山东泰安: 山东农业大学, 2016.

[18] 崔珂婉, 林梅, 朴楠, 等. 元宝枫秋季转色期叶色变化与生理特性的关系[J]. 中国园艺文摘, 2015, (3): 5-7.

CUI K W, LIN M, PIAO N, *et al.* The Relationship between leaf color expression and physiological characteristics in autumn foliage during color change of *Acer truncatum* [J]. *Chinese Horticulture Abstracts*, 2015, (3): 5-7.

[19] 楚爱香, 张要战, 田永芳. 几种秋色叶树种秋冬转色期叶色变化的生理特性[J]. 东北林业大学学报, 2012, **40**(11): 40-43.

CHU A X, ZHANG Y Z, TIAN Y F. Physiological changes of leaves of several fall color trees during color changing period in autumn and winter[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2012, **40**(11): 40-43.

[20] 程龙霞, 祝遵凌, 徐惠群, 等. 欧洲鹅耳枥秋冬变色期叶色变化的生理特性研究[J]. 西部林业科学, 2014, **43**(6): 143-147.

CHENG L X, ZHU Z L, XU H Q, *et al.* Physiological characteristics of leaf color changes of *Carpinus betulus* in autumn and winter [J]. *Journal of West China Forestry Science*, 2014, **43**(6): 143-147.

[21] 何奕昆, 代庆阳, 苏学辉. 雁来红叶色转变与超微结构及色素含量的关系[J]. 四川师范学院学报(自然科学版), 1995, **16**(3): 195-198.

HE Y K, DAI Q Y, SU X H. The Relationship between leaf discoloration and the leaf ultrastructure and pigments in *Amaranthus tricolor* L[J]. *Journal of Sichuan Teachers College (Natural Science)*, 1995, **16**(3): 195-198.

[22] 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 W B, ZHUANG M, HAN H Z, *et al.* Progress on color emerging mechanism and photosynthetic characteristics of colored-leaf plants[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2005, **32**(2): 352-358.

[23] 汤努尔·瓦力拜, 李厚华, 李果, 等. 不同叶色三叶海棠叶片成色色素分析[J]. 广西植物, 2017, **37**(12): 1 572-1 578.

WALIBAI T N E, LI H H, LI G, *et al.* Analysis of pigments responsible for different colors of leaves in *Malusiebaldii* [J]. *Guihaia*, 2017, **37**(12): 1 572-1 578.

[24] SAKATA Y, AOKI N, TSUNEMATSU S, *et al.* Petal coloration and pigmentation of tree peony bred and selected in

- Ddaikon Island (*Shimane Prefecture*) [J]. *Engei Gakkai Zasshi*, 2008, **64**(2): 351-357.
- [25] 史宝胜, 孟建朝, 刘冬云, 等. 秋季不同色泽五叶地锦叶片生理生化特性的研究[J]. 华北农学报, 2009, **24**(S2): 172-175. SHI B S, MENG J C, LIU D Y, *et al.* The Study on physiological and biochemical characteristics in different color leaves of *Parthenocissus quinquefolia* in autumn[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2009, **24**(S2): 172-175.
- [26] 陈继卫, 沈朝栋, 贾玉芳, 等. 红枫秋冬转色期叶色变化的生理特性[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2010, **36**(2): 181-186. CHEN J E, SHEN C D, JIA Y F, *et al.* Physiological changes of maple (*Acer palmatum* Atropurpureum) leaves during the color-changing period in autumn and winter[J]. *Journal of Zhejiang University (Agric. & Life Sci.)*, 2010, **36**(2): 181-186.
- [27] 孙苏南, 王小德, 徐 腾, 等. 落羽杉秋冬季叶色变化的生理生态研究[J]. 浙江农林大学学报, 2014, **31**(2): 302-307. SUN S N, WANG X D, XU T, *et al.* Ecological physiology of *Taxodium distichum* leaves color changes in autumn and winter[J]. *Journal of Zhejiang A & F University*, 2014, **31**(2): 302-307.
- [28] 张 敏, 黄利斌, 周 鹏, 等. 榉树秋季转色期叶色变化的生理生化[J]. 林业科学, 2015, **51**(8): 44-51. ZHANG M, HUANG L B, ZHOU P, *et al.* Physiological and biochemical changes in *Zelkova serrata* leaves during leaf color transformation in autumn[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2015, **51**(8): 44-51.
- [29] 楚爱香, 张要战, 王萌萌. 四种槭树属(*Acer*)植物秋色叶变化与色素含量和可溶性糖的关系[J]. 江西农业大学学报, 2013, **35**(1): 108-111. CHU A X, ZHANG Y Z, WANG M M. Relationships between leaf color changes, the contents of pigment and soluble sugars in leaves of four species of *Acer* in autumn[J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2013, **35**(1): 108-111.
- [30] SCHABERG P G, BERG A K V D, MURAKAMI P F, *et al.* Factors influencing red expression in autumn foliage of sugar maple trees[J]. *Tree Physiology*, 2003, **23**(5): 325.
- [31] 姜 琳, 杨 暖, 姜官恒, 等. 栎属 4 个树种秋冬叶色与生理变化的关系[J]. 中国农学通报, 2015, **31**(19): 13-18. JIANG L, YANG N, JIANG G H, *et al.* Relationship between leaf color in autumn and winter and physiological changes of four species of *Quercus*[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2015, **31**(19): 13-18.
- [32] 许鑫科, 苑兆和, 冯立娟, 等. 紫叶加拿大紫荆叶色表达期相关物质的研究[J]. 中国农学通报, 2010, **26**(1): 154-157. XU X K, YUAN Z H, FENG L J, *et al.* Studies on the leaf Color expression related substances of *Cercis canadensis* 'Forest pansy'[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2010, **26**(1): 154-157.
- [33] 荣立苹, 李倩中, 李淑顺, 等. 三角枫及其变异株转色期叶色变化生理[J]. 江苏农业学报, 2011, **27**(5): 1 089-1 092. RONG L P, LI Q Z, LI S S, *et al.* Physiological changes of leaf color of *Acer buergerianum* and mutant plants during color-changing period[J]. *Jiangsu J. of Agr. Sci.*, 2011, **27**(5): 1 089-1 092.
- [34] 唐前瑞, 陈德富, 陈友云, 等. 红木叶色变化的生理生化研究[J]. 林业科学, 2006, **42**(2): 111-115. TANG Q R, CHEN D F, CHEN Y Y, *et al.* Changes of Physiology and Biochemistry during Leafcolor Transformation in *Loropetalum chinense* var. *rubrum* [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2006, **42**(2): 111-115.
- [35] 吴驭帆, 于 萍, 祝遵凌. 春季不同叶色鹅耳枥叶片生理生化特性的研究[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2016, **44**(5): 120-126. WU Y F, YU P, ZHU Z L. Physiological and biochemical characteristics of *Carpinus turczaninowii* leaves with different colors in spring[J]. *Journal of Northwest A&F University (Nat. Sci. Ed)*, 2016, **44**(5): 120-126.
- [36] 王庆菊, 李晓磊, 王 磊, 等. 紫叶稠李叶片花色苷及其合成相关酶动态[J]. 林业科学, 2008, **44**(3): 45-49. WANG Q J, LI X L, WANG L, *et al.* Dynamic changes of anthocyanin and the relevant biosynthesis enzymes in *Padus virginiana* 'Schubert' leaves[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2008, **44**(3): 45-49.
- [37] 王惠聪, 黄旭明, 胡桂兵, 等. 荔枝果皮花青苷合成与相关酶的关系研究[J]. 中国农业科学, 2004, **37**(12): 2 028-2 032. WANG H C, HUANG X M, HU G B, *et al.* Studies on the relationship between anthocyanin biosynthesis and related enzymes in Litchi Pericarp[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2004, **37**(12): 2 028-2 032.
- [38] NICOLAS J J, RICHARD-FORGET F C, GOUPY P M, *et al.* Enzymatic browning reactions in apple and apple products [J]. *C R C Critical Reviews in Food Technology*, 1994, **34**(2): 109-157.
- [39] 文国琴, 何道文, 何 震. 南天竹不同叶色与若干生理生化指标关系的研究[J]. 亚热带植物科学, 2005, **34**(4): 38-40. WEN G Q, HE D W, HE Z. Relationships between colors and some physiological and biochemical indexes of leaves from *Nandina domestica* [J]. *Subtropical Plant Science*, 2005, **34**(4): 38-40.
- [40] 李 力, 张盛楠, 刘亚敏, 等. 基于 Lab 模型的北美红枫呈色生理因素探究[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2017, **45**(9): 87-94. LI L, ZHANG S N, LIU Y M, *et al.* Lab model based analysis on physiological factors affecting color of *Acer rubrum* L [J]. *Journal of Northwest A&F University (Nat. Sci. Ed)*, 2017, **45**(9): 87-94.
- [41] 张元慧, 关军锋, 杨建民, 等. 李果实发育过程中果皮色素、糖和总酚含量及多酚氧化酶活性的变化[J]. 果树学报, 2004, **21**(1): 17-20. ZHANG Y H, GUAN J F, YANG J M, *et al.* Study on the changes of contents of pigments, total phenolic, sugars and polyphenol Oxidase (PPO) activity in the fruit skin of plum cultivars during fruit development[J]. *Journal of Fruit Science*, 2004, **21**(1): 17-20.