

# 欧报春 (*Primula vulgaris*) 不同花色与色素关系及花色遗传初步分析

曹建军<sup>1</sup> 梁宗锁<sup>1,2\*</sup>

(1 西北农林科技大学生命科技学院, 杨凌 712100)

(2 中国科学院水利部水土保持研究所, 杨凌 712100)

**摘 要** 为了掌握欧报春各花色遗传规律服务于良种生产, 通过对欧报春各色花进行色素吸收光谱和薄层层析分析, 进行不同花色杂交研究, 分析了欧报春各色花所含色素类型及各花色遗传规律。结果显示欧报春群体含多种花色素, 单株也可含有多种花色素, 形成多变的粉色、红色及蓝色花。黄色深浅主要由类胡萝卜素含量决定。白色对粉色及黄色为隐性遗传, 黄色、粉色为显性遗传并有数量遗传特征, 黄色与粉色独立遗传。蓝色为多基因控制的隐性遗传, 并具有数量遗传特征。

**关键词** 欧报春; 花色; 花色素; 花色遗传

中图分类号: S682.1<sup>+</sup>5 文献标志码: A 文章编号: 1673-5102(2008)04-0426-07

## Preliminary Analysis on Flower Color Inheritance and Relations Between Flower Color and Pigments in *Primula vulgaris*

CAO JianJun<sup>1</sup> LIANG ZongSuo<sup>1,2</sup>

(1 Northwest SciTech University of Agriculture and Forestry Yangling 712100)

(2 Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources Yangling 712100)

**Abstract** Kinds of pigments in flowers and inheritance of flower color of *Primula vulgaris* were studied by analyzing absorption spectrum and thin layer chromatography (TLC) of pigments and by crossing analysis of different flower colors in order to get hereditary rules for seed production. The results show that there could be kinds of anthocyanins in colony or single primrose that forms various red, pink and blue colors of flowers. Depth of yellow was mainly determined by content of carotenoid. The color of white is recessive. Yellow and pink are dominant and they also have quantitative inheritance characteristics. The flower color of yellow and pink are independent in heredity. Color of blue was determined by recessive multi-genes and also had quantitative characteristics.

**Key words** *Primula vulgaris*, flower color, anthocyanin, inheritance of flower color

欧报春是报春花科著名的冬春开花的多年生草本花卉, 其花色有白、黄、红、粉、靛、蓝、橙、墨粉、复色等, 花色极为丰富。欧报春通常用种子繁殖, 其 F1 代杂交种子培育的植株花色均一、花径大、植株整齐、商品价值高。而普通种子培育的植株花色、花直径、株形等都很繁杂, 商品价值低。

花色遗传是花卉种子生产所必须了解的。国外对花卉花色遗传研究较多, 但欧报春等商品花卉花色遗传研究作为种子公司的专利技术及商业秘密很少公开发表, 国内仅见少量菊花、非洲菊、鸢尾等花色遗传报道<sup>[1~3]</sup>, 对欧报春花色素及花色遗传研究还不多见。本文通过对欧报春各种花色色

基金项目: 陕西省十五科技攻关项目 (2001KG012G15-03)

第一作者简介: 曹建军 (1971), 男, 硕士研究生, 主要从事植物学、植物学生理学研究。

\* 通讯作者: E-mail liangz@ms.isvc.ac.cn

素进行测定分析及对杂交子代花色观察分析, 阐述了欧报春各种花色的色素构成, 分析了各种花色的遗传规律, 可为欧报春优良种子的生产提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

材料为多年收集的各色欧报春, 经鉴定为 *Primula vulgaris* (*Primula acaulis*)。

### 1.2 方法

#### 1.2.1 花色分析

欧报春粉色系花中花色素的薄层色谱分析分别取 4 种红色 (鲜红、暗红、红、黄丝红)、墨粉、靛粉、靛蓝、蓝 (见花色对照图图 1) 8 种花色单株报春花的花冠 3~5 个, 除去黄色花心, 加 5 mL 酸化乙醇溶液 (浓盐酸: 无水乙醇体积比为 1:100) 研磨,  $15\ 000\ \text{m}\cdot\text{s}^{-2}$  下离心 20 min, 吸出上清液。用此上清液点板。

薄层层析用 5 cm @10 cm 薄层层析板, 固定相为加入 0.7% 聚乙烯醇溶液做粘合剂的硅胶 GF<sub>254</sub>, 105e 下活化。层析展开剂为酸化正丁醇 (正丁醇: 5 mol# L<sup>-1</sup> 盐酸为 2.5:3)。

报春花黄色花的色素分析按黄色由浅到深取单株为白色、乳黄、绿乳黄、淡黄、黄、深黄 6 种花色单株报春花的花冠 (图 1), 用打孔器 (直径为 0.7 cm) 在黄色花心以外的花冠上打出小圆片计数后放入研钵中, 加入 35 mL 丙酮) 无水乙醇 (体积比为 1:2.5) 溶液研磨。研磨液倒入具塞试管中静置沉淀。吸出上清液在  $15\ 000\ \text{m}\cdot\text{s}^{-2}$  下离心 20 min, 用紫外可见分光光度计在 330~700 nm 波长范围内对上清液进行吸光度扫描, 用丙酮) 无水乙醇溶液校正基线。向剩余的沉淀及约 3 mL 丙酮) 无水乙醇溶液中依次加 5 mL 异辛烷、10 mL 水, 振荡, 观察水及异辛烷层颜色。水层在  $15\ 000\ \text{m}\cdot\text{s}^{-2}$  下离心 20 min, 用紫外可见分光光度计在 330~700 nm 波长范围内对上清液进行吸光度扫描, 用随行空白水层校正基线。

#### 1.2.2 花色遗传

欧报春是天然的异花传粉植物, 花分长柱花与短柱花, 自花传粉, 长柱花与长柱花或短柱花与短柱花杂交不结实或结实不良; 长柱花与短柱花之间杂交结实良好。选择杂交组合 (表 2) 搭配好长短柱花。用防虫网隔离。在 3 月开花时清除已开的花, 在早晨花粉未开裂时把花冠撕成两半去除, 用

滤纸棒蘸取父本花粉涂满母本柱头完成授粉。果熟后采收。当年 5 月底播种。第二年春季开花后记录各杂交组合子代各色花的植株数。

## 2 结果与分析

### 2.1 粉色系欧报春花薄层层析

薄层层析色谱见图 2 1 鲜红, 2 暗红, 3 红, 4 黄丝红, 5 墨粉, 6 靛粉, 7 靛蓝, 8 蓝 (图 1)。

此色谱图可分上下两个区域, 两个区域被黄色条带分开, 上区域的展开剂在薄板取出后很快挥发干, 证明其含有较多的正丁醇, 极性小, 亲脂性大。下区域展开剂在薄板取出后干燥很慢亲脂性小。同一样品用  $0.5\ \text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  盐酸作展开剂时斑点的迁移率和正丁醇) 盐酸作展开剂时正好相反, 即鲜红、墨粉等用酸化正丁醇作展开剂的薄板上  $R_f$  值较大的斑点在用  $0.5\ \text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  盐酸作展开剂时  $R_f$  值小。而靛粉、靛蓝、蓝等用酸化正丁醇作展开剂的薄板上  $R_f$  值较小的斑点在用  $0.5\ \text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  盐酸作展开剂时  $R_f$  值很大且斑点扩散严重。因此图 2 中  $R_f$  值较大的花色色素比  $R_f$  值较小的极性小、亲脂性大。

上区域的花色素斑点在展开剂未挥发干时除鲜红为粉红色以外全为靛蓝色。干后鲜红为砖红色, 其余为粉红色。下区域花色素斑点干燥前后均为粉红色。

需要指出的是在薄板上呈现某种颜色的花色素并不一定形成该种颜色的花。

图 2 显示不但报春花群体中存在多种花色素, 单株报春花花朵中也常含有多种花色素。

鲜红、暗红、红、黄丝红在溶剂前沿均有一条黄色谱带, 该谱带在展开剂挥发干后变为绿色, 其中暗红的该谱带颜色较浅, 该谱带可能是亲脂的类胡萝卜素。红色花均没有靛粉、靛蓝、蓝所具有的 F1 斑点。鲜红具有独特的位于色谱上区域的 F9 斑点, 该斑点在展开剂未挥发干时呈粉红色, 干后呈砖红色。而其他花色在此区域的斑点展开剂未挥发干时呈靛蓝色, 在干后呈粉红色。正是由于其所含的这种独特的花色素才使其花瓣呈现明艳的红色 (图 1)。

一般认为蓝色是长波吸收的花色素如矢车菊素、翠雀素、锦葵素等与辅色素、金属离子或高 pH 值等共同作用形成。图 2 显示靛粉、靛蓝、蓝都具有 F1 斑点, 靛粉、靛蓝具有很淡的 F8 斑点, 而蓝色无此斑点, 因此 F1 斑点的花色素是形成蓝色的花

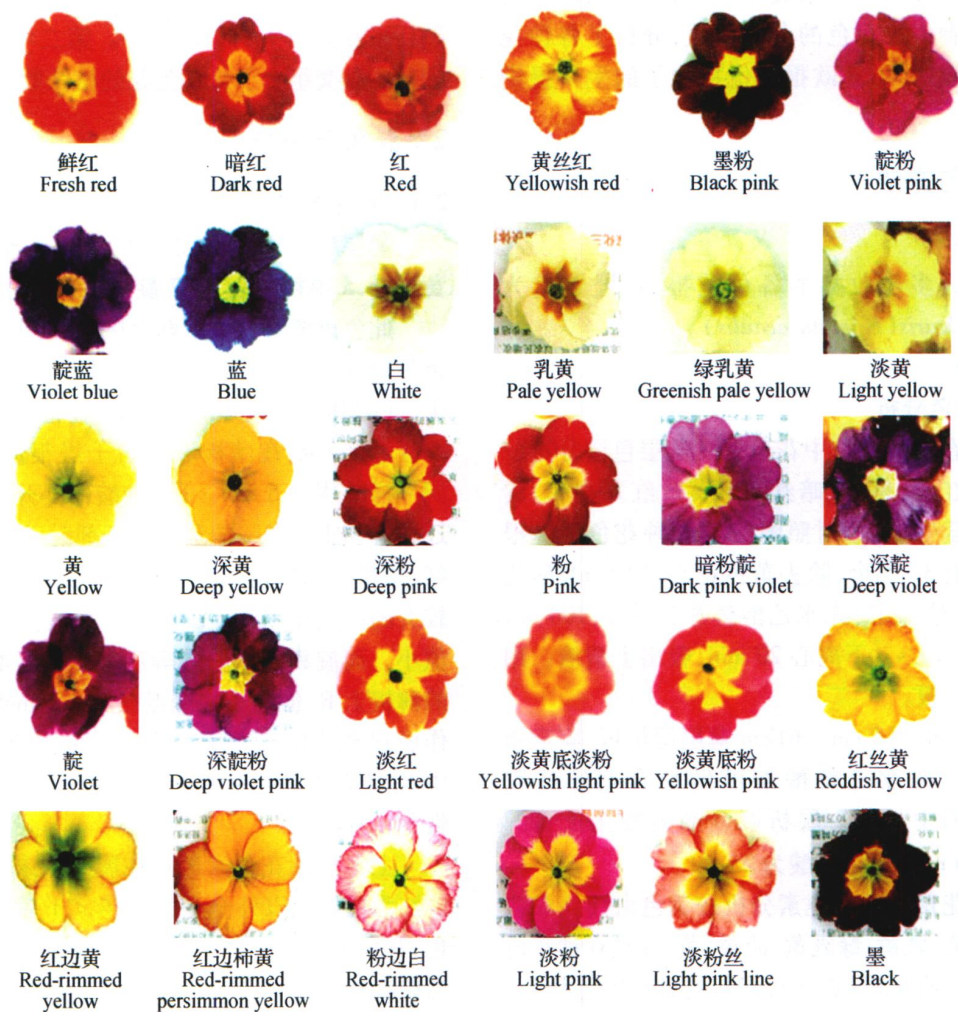


图 1 欧报春花色对照图

Fig 1 Correlated pictures of flower colors in *P. vulgaris*

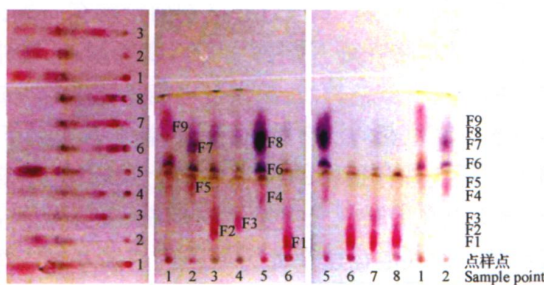


图 2 欧报春薄层析色谱图 左板完全干燥, 中间板未完全干燥, 右板为湿板

Fig 2 Thin layer chromatogram of some kinds of flowers of *P. vulgaris* The left piece is dry. The middle is not completely dry. The right is wet

呈蓝色。这进一步说明蓝色花的形成是花色素与其他因子共同作用的结果。靛粉色花缺乏这种因子。靛蓝色花具有该因子而呈现蓝色, 但因含有不与该因子作用、极性较小的亲脂性花色素, 此花色素使花呈粉红色, 蓝色与粉红色叠加形成靛蓝色花。蓝色花不含这种极性较小的花色素而呈现纯粹的蓝色。

粉色系中靛粉与粉含花色素不同, 图 2 显示靛粉有极性较大 F1 斑点, 几乎不含极性小的花色素。而粉相反, 具有极性较小的 F8 F6 斑点, 无 F1 斑点。当然从薄层色谱图可以看出应该存在含有其他花色素的粉色, 如含 F9 F2 F3 等或同时含有以上多种花色素的粉色系花。

2.2 欧报春黄色花色素分析

欧报春黄色花所含色素的性质及丙酮) 乙醇提取液、水提取液光吸收分别见表 1, 图 3, 4

色素。但仅有 F1 斑点的花色素并不一定使花呈现蓝色, 因为靛粉同样含有 F1 斑点的花色素但并不

表 1 用丙酮) 无水乙醇溶液、异辛烷及水提取花瓣色素过程中提取液及沉淀颜色

Table 1 Colors of extraction solutions and sediment in extraction with acetone) ethanol, isooctane and water

花色 Petal color	丙酮) 乙醇提取液颜色 Color of acetone) ethanol extraction solutions	沉淀颜色 Color of sediment	异辛烷层颜色 Color of isooctane layer	水层颜色 Color of water layer	异辛烷与水层之间沉淀颜色 Color of sediment between layers of isooctane and water
白 White	无色 Colorless	极淡的黄色 A little yellowish	无色 Colorless	极淡的黄色 A little yellowish	白色 White
乳黄 Pale yellow	很淡的黄色 Yellowish	黄色稍绿 Greenish yellow	无色 Colorless	淡黄绿色 Pale yellowish green	白色 White
绿乳黄 Greenish pale yellow	极淡的黄色 A little yellowish	黄色 Yellow	无色 Colorless	淡黄绿色 Pale yellowish green	白色 White
淡黄 Light yellow	淡黄 Pale yellow	深黄 Deep yellow	无色 Colorless	淡黄绿色 Pale yellowish green	白色 White
黄 Yellow	黄色 Yellow	深黄 Deep yellow	无色 Colorless	棕黄色 Brown yellow	白色 White
深黄 Deep yellow	黄色 Yellow	深黄 Deep yellow	绿黄色 Greenish yellow	棕黄色 Brown yellow	白色 White

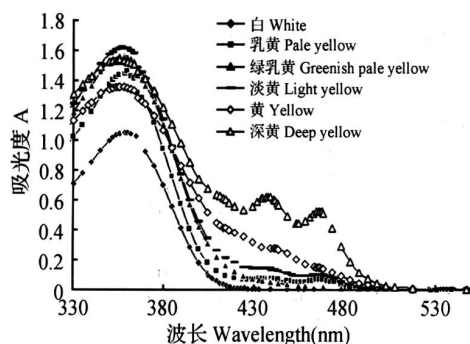


图 3 欧报春黄色花丙酮-无水乙醇提取液的光吸收曲线

Fig. 3 Light absorption curves of acetone-ethanol extraction solutions from yellow petals of *P. vulgaris*

表 1 显示黄色系花含脂溶性和水溶性两种黄色素。在提取过程中脂溶性黄色素在丙酮) 乙醇溶液中十分稳定, 呈现黄色; 水溶性黄色素在水溶液中不稳定, 呈黄绿色, 颜色逐渐变浅。

图 3 显示深黄在 439 及 467 nm 具有类胡萝卜素所特有的双吸收峰。证明这种脂溶性黄色素为类胡萝卜素。其他除白色、绿乳黄外, 乳黄、淡黄、黄在类胡萝卜素所特有的双吸收峰位置均有吸收峰或隐含吸收峰, 证明乳黄、淡黄、黄含类胡萝卜素。绿乳黄隐含吸收峰不明显, 不含或含极少量的类胡萝卜素。白色吸收曲线下平滑, 无隐含吸收峰, 因此不含类胡萝卜素。

在图 4 中水溶性黄色素吸收可见光范围内的紫色和靛色光, 因而呈黄绿色。加入 NaOH 溶液黄色加深, 表明这种水溶性黄色素可能是黄酮类。已有研究证明欧报春花中含有黄色的黄酮类槲皮苷<sup>[4]</sup>。

根据物质呈色理论, 物质呈现黄色是由于吸收了黄色的互补色即靛色光的原因。物质在溶液中

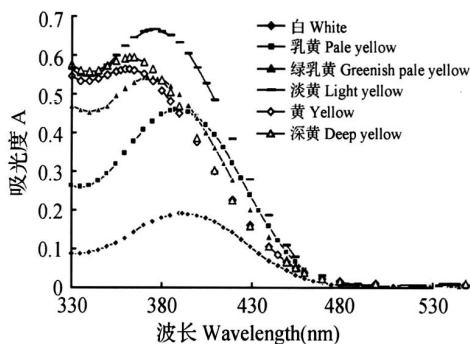


图 4 欧报春黄色花水提取液的光吸收曲线

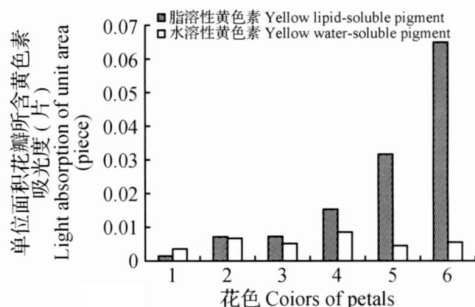
Fig. 4 Light absorption curves of water extraction solutions from yellow petals of *P. vulgaris*

图 5 欧报春单位面积花瓣黄色素的相对含量 1

白; 2 乳黄; 3. 绿乳黄; 4. 淡黄; 5 黄; 6 深黄

Fig 5 Relative content of yellow pigments in yellow petals of *P. vulgaris* 1 White, 2 Pale yellow, 3. Greenish pale yellow, 4. Light yellow, 5 Yellow, 6 Deep yellow

的含量与吸光度成正比 (同一波长、相同光程下), 因此可以用吸光度表示物质的相对含量。从图 3 图 4 可见脂溶性黄色素在 400~ 490 nm, 水溶性黄色素在 400~ 450 nm 范围内均有光吸收。用 430 nm (靛色光) 下光吸收表示单位面积花瓣两种黄色

表 2 欧报春杂交亲本及子代花色分布

Table 2 Parents and distribution of flower color in F<sub>1</sub> generations

亲本 Parents	各色子代数量 F <sub>1</sub> generation quantities of all kinds of colors					
	靛粉 Violet pink	深粉 Deep pink	粉 Pink	黄 Yellow	淡黄 Light yellow	暗粉靛 Dark pink violet
靛蓝 @ Violet blue @Others	10	12	22	2	1	1
蓝 @靛蓝 F <sub>1</sub> Blue @Violet blue F <sub>1</sub>	17	31	29	150	4	
靛蓝 F <sub>1</sub> @靛蓝 F <sub>1</sub> Violet blue F <sub>1</sub> @Violet blue F <sub>1</sub>	5	31	1	4	267	
深黄 @深黄 Deep yellow @Deep yellow	50	11	8	1	1	
淡粉 @淡粉 Light pink @Light pink	47	6	14	2	7	1
淡黄 @淡黄 Light yellow @Light yellow	10	95	38	2	5	
淡粉 @白 Light pink @White	39	8	51	25	1	1
靛粉 @靛粉 Violet pink @Violet pink	2	73	45	4		
淡黄 @白 Light yellow @White	16	32	6	1	1	1
深粉 @白 Deep pink @White	33	64	22			
白 @白 White @White	84	4	9			
黄丝红 @黄丝红 Yellowish red @Yellowish red	3	2	1	9	15	8
深黄 @白 Deep yellow @White	51	74	9	3		

素相对含量即对花瓣呈现黄色贡献的大小, 结果见图 5。

图 5 显示除绿乳黄外随着黄色由浅到深, 单位面积花瓣脂溶性黄色素相对含量增加, 充分说明类胡萝卜素是形成深浅不同的黄色的最主要色素, 而水溶性黄色素与黄色深浅关系不大。但淡黄、乳黄、绿乳黄花中水溶性黄色素光吸收与脂溶性黄色素相差不多, 可能是淡黄、乳黄等浅黄色花的重要显色色素。

### 2.3 欧报春花杂交结果与分析

各组合杂交结果见表 2, 花色见花色对照图 1, 花色遗传分析:

深粉 @白子代中全为粉色, 无白色说明粉色对白色是显性。同样在深黄 @白子代中几乎全含黄色色素, 无白色出现, 说明黄色对白色也为显性。白色为隐性遗传, 粉色及黄色为显性遗传。

在深粉 @白子代中出现淡粉、粉、深粉等不同深浅的粉色且中间色粉色比例最高; 在淡粉 @淡粉子代中出现从墨粉到不含花色素的乳黄等深浅不同的粉色, 说明粉色为数量遗传。同样在淡黄 @淡黄子代中出现深黄、黄、淡黄、乳黄、白等说明黄色也为数量遗传。深黄 @白中有淡黄、乳黄, 可能是母本深黄还不全包括所有黄色微效基因, 从深黄 @深黄中出现黄、淡黄、乳黄等可看出确有这种情况。

从欧报春花色看并没有黄色与粉色连锁遗传现象。在黄丝红 @黄丝红子代中出现即含花色素又含类胡萝卜素的红、红丝黄、黄丝红等且占多数; 还出现只含黄色素的黄、淡黄等及只含有花色素的粉、淡粉等, 证明黄色与粉色为独立遗传。而从色素合成的生化途径看, 形成黄色的主要色素类胡萝卜素是经甲羟戊酸途径合成的; 花色素则由莽草酸途径合成的。两者合成途径不同, 两者合成酶基因不在同一对同源染色体上。

在靛蓝做母本的杂交组合 (靛蓝 @) 产生的子代中没出现靛蓝个体。蓝作母本, 靛蓝的子代靛蓝  $F_1$  (颜色为靛粉及粉) 做父本的杂交组合产生的子代中, 蓝仅占 7.36%; 蓝、靛蓝所占的比例为 20.78%, 蓝、靛蓝、靛占总体的比例仅约为 1/3。从此可见蓝不是显性遗传。靛蓝  $F_1$  @靛蓝  $F_1$  和靛粉 @靛粉杂交组合子代中均无蓝、靛蓝色花, 只有少量靛色花植株, 靛色花植株所占的比例分别为 1/61.6 及 1/62。按极端表现型个体占总体的比例计算控制极端表现型的基因数量的方法可估算出控制靛、靛蓝、蓝等的基因个数。

$$\left(\frac{1}{4}\right)^n = A, n \text{ 为基因对数, } A \text{ 极端基因型占总}$$

体的比例。

$$A = 1/61.6 \text{ 或 } A = 1/62 \text{ 则 } n \geq 3$$

所以靛色可能由 3 对基因控制, 而控制靛蓝、蓝的基因可能超过 3 对。因此欧报春蓝色花为多基因控制的隐性遗传。而蓝 @靛蓝  $F_1$  子代中出现蓝、靛蓝、靛、靛粉等花色, 又表明蓝色具有数量遗传的特性。

白色为隐性遗传, 白 @白子代应全为白色, 但白 @白子代中出现含黄色素及粉色素的子代。其中含黄色素的子代占 18.18%, 含粉色素的子代占 19.83%。这可能是基因互补造成的。欧报春各显色色素的合成是多基因控制的, 在长期栽培繁育过程中, 这些色素合成基因突变、纯合形成不同基因型的白色花。而不同基因型的白色花杂交, 很有可能使不同的突变合成酶基因互补而打通色素合成链, 形成含相应色素的有色花。这是白 @白子代中有黄色及粉色花的原因。而黄色花及粉色花出现的高比例可以确定是基因间互补而非基因内交换互补。

同样在靛蓝  $F_1$  @靛蓝  $F_1$ 、淡粉 @淡粉、淡粉 @白子代中出现黄、红、黄丝红等含黄色素的子代; 在深黄 @深黄、淡黄 @淡黄、淡黄 @白、深黄 @白子代中出现淡粉、粉、深粉、红、红边黄等含花色素的子代也是基因互补的原因。在淡粉 @白子代中出现粉、深粉, 淡黄 @白、深黄 @白子代中出现深黄也可能是由于基因互补使等位数量遗传基因增加而出现超亲现象。而蓝 @靛蓝  $F_1$ 、靛粉 @靛粉、深粉 @白子代中无黄色花出现可能是由于它们亲本的黄色素合成的系列基因中突变的基因相同而不能互补造成的。

### 3 讨论

研究显示, 花色的形成与呈色色素、辅色素、液泡 pH 值、金属离子、色素 - 辅色素聚集方式、花解剖结构等有关, 相同的色素不一定形成相同颜色的花, 而不同的色素可能形成相同颜色的花<sup>[5]</sup>。也正因为多因素共同作用, 植物的花色形成及花色遗传十分复杂。

单株植物花中含多种花色色素十分普遍, 但在某些商品花卉中要求单株花中所含色素成分单一<sup>[6]</sup>, 这样花色才能纯正, 本研究显示硅胶薄层层析可有效分离花色色素, 这种方法操作简单, 可用于

快速鉴定杂交亲本及子代花色,选择纯色杂交亲本等。

同时含有花色素和黄色素的花,如果花色素含量较多时则黄色素被遮盖而显示不出来,只能显示花色素颜色。但除颜色较深的墨粉、墨外与只含花色素的花仍有区别,呈红、淡黄底粉等色。含花色素极高的墨粉、墨可完全遮盖黄色而与不含黄色素的墨粉、墨色花花色相似。由此可见粉色对黄色有一定的上位效应。国内花色遗传研究很少考虑这种上位效应,红与粉不分。而国外研究花色遗传时多以色素分析为基础<sup>[6-10]</sup>。

本研究在白色 @白色子代中产生花色素基因互补现象,这在其他花色遗传研究中有报道,陈发棣、李绅崇等分别在小菊、非洲菊杂交中在深黄 @淡黄、白 @黄组合中产生红及白 红复色<sup>[2,3]</sup>,可见花色素基因互补在花色遗传中较常见,而类胡萝卜素等黄色素基因互补还不多见。

Quintana等在研究 *Anagallis monelli* 花色时发现,锦葵素是 *A. monelli* 形成纯蓝色花的单一色素,而翠雀素形成红色,靛及靛蓝形成则是由于花中除含有大量锦葵素外还含有少量翠雀素造成的<sup>[6]</sup>。这与欧报春蓝色和靛蓝的形成原因相似,靛蓝是含有少量不形成蓝色的花色素造成的。有文献指出在矮牵牛等花卉中蓝色为显性遗传<sup>[11]</sup>,而 Griesbach等研究认为矮牵牛蓝色花由色素和液泡 pH 值共同控制,尽管合成呈现蓝色的花色素由显性基因控制,但使色素呈现蓝色的液泡高 pH 值则是由隐性多基因 (ph1, ph2) 控制<sup>[7]</sup>。而欧报春的蓝色为多基因控制的隐性遗传,这种隐性基因可能也是控制花色素外的其他因子而不是控制花色素的合成,这种隐性遗传的原因有待进一步研究。

## 参 考 文 献

- 1 栗茂腾,余龙江,王丽梅,等. 菊花花色遗传及花色嵌合体发现 [J]. 遗传, 2005, 27(6): 948- 952
- 2 陈发棣,蒋甲福,郭维明. 小菊花器若干性状在 F1 代的表现 [J]. 园艺学报, 2003, 30(2): 175- 182
- 3 李绅崇,李淑斌,蒋亚莲,等. 非洲菊品种间杂交主要观赏性状在 F1 代的遗传表现 [J]. 云南农业大学学报, 2007, 22(2): 197- 201
- 4 Harbome J B Comparative biochemistry of the flavonoids × Correlations between flavonoid pigmentation and systematic in the family Primulaceae [J]. Phytochemistry, 1968, 7(8): 1215- 1230
- 5 Ando T, Tatsuzawa E, Saito N, et al Differences in the floral anthocyanin content of red petunias and *Petunia exserta* [J]. Phytochemistry, 2000, 54: 495- 501
- 6 Quintana A, Abrechtova J, Griesbach R J et al Anatomical and biochemical studies of anthocyanins in flowers of *Anagallis monelli* L (Primulaceae) hybrids [J]. Scientia Horticulturae, 2007, 112: 413- 421
- 7 Griesbach R J The inheritance of flower color in *Petunia hybrida* Vilm [J]. The Journal of Heredity, 1996, 87(3): 241- 245
- 8 Freyre R, Griesbach R J Inheritance of flower color in *Anagallis monelli* L [J]. HortScience, 2004, 39(6): 1220- 1223
- 9 Holton T A, Comish E C Genetics and biochemistry of anthocyanin biosynthesis [J]. The Plant Cell, 1995, 7: 1071- 1083
- 10 安田齐,傅玉兰. 花色的生理生物化学 [M]. 北京,中国林业出版社, 1989
- 11 程金水. 园林植物遗传育种学 [M]. 北京,中国林业出版社, 2000