

牡丹花色形成影响因子及其调控研究进展

刘磊^{1,2,3}, 赵大球³, 陶俊^{2,3,*}

¹信阳农林学院园艺学院, 河南信阳464000

²扬州大学动物科学与技术学院, 江苏扬州225009

³扬州大学园艺与植物保护学院, 江苏扬州225009

摘要: 花色是决定牡丹观赏价值的关键表型特征。本文主要介绍了国内外牡丹资源花色表型多样性、花色形成影响因子、花色调控等最新研究进展, 分析了当前牡丹花色研究领域存在的不足, 并对今后的努力方向进行了展望, 以期为牡丹花色分子育种提供参考。

关键词: 牡丹; 花色; 调控

牡丹(*Paeonia suffruticosa*)花色艳丽, 雍容华贵, 被誉为“国色天香”“花中之王”, 在中国有1 600多年的栽培历史, 是中国的传统名花。经过长期的自然选择和人工繁育, 逐渐形成九大色系, 即红、粉、紫、黄、白、黑、蓝、绿和复色(Ji等2012; Cheng 2007; Hong和Pan 2005)。目前, 科研工作者对牡丹花色的研究主要集中在对一些品种的色素组成进行定性定量分析(Shi等2017; 华梅等2017; Fan等2012), 花青素苷合成的分子调控途径, 花青素苷生物合成相关的结构基因与调节基因的克隆和鉴定等方面(王毅等2017; Du等2015; 周琳等2011), 虽然取得了一些研究进展但尚未系统阐明牡丹花色成因。本文就近年来国内外牡丹花色研究进展做了系统整理, 希望为今后牡丹花色育种提供借鉴。

1 牡丹资源花色表型多样性与呈色的物质基础

牡丹野生原种花瓣颜色主要是粉红色、紫红色、白色和黄色, 经过长期栽培及人工选育, 花色实现了由简单到复杂的转变。隋朝时牡丹主要有红、白、黄色; 唐朝时增加了紫色, 有些品种花瓣上带有色斑; 宋朝时出现了一花两色的牡丹(如‘二色红’)和绿色牡丹(‘欧碧’); 明朝以后出现了过渡花色, 而后又出现了花瓣上有白色条纹、放射状线纹等变化(李嘉珏2005)。在现代牡丹的九大色系中又派生出不同近似色、过渡色, 如红色系中有桃红、脂红、肉红、紫红等。除了牡丹花瓣颜

色以外, 其基部的色斑也是牡丹重要观赏部位。在西北牡丹品种群中多数品种在花瓣基部具有大小不同的色斑, 其色斑主要呈深紫、棕红、紫红等色(Zhang等2007)。由于西北牡丹品种群中的紫斑牡丹直接或间接参与了中原牡丹品种群和其他品种群的形成, 因此在这些品种群的花瓣基部也出现了大小不同、颜色各异的色斑或色晕。

牡丹呈现出五彩缤纷的色彩, 与花瓣细胞中色素种类、细胞内生理环境、表皮细胞形状等密切相关, 其中最重要的因素是花瓣中色素物质的种类与含量。牡丹花中主要含有花青苷、黄酮、黄酮醇等类黄酮物质, 其中花青素苷在影响花色方面发挥主要作用(杨琴等2015)。花青素苷元在葡萄糖基转移酶(glycosyltransferases, GT)、甲基转移酶(methyltransferase, MT)作用下形成各种花青素苷(图1), 从而使花朵呈现出红色、紫色、蓝紫色和蓝色等不同颜色。研究证实在牡丹花瓣中主要有6种花青素苷, 分别为天竺葵素-3-*O*-葡萄糖苷(pelargonidin-3-*O*-glucoside, Pg3G)、天竺葵素-3, 5-*O*-二葡萄糖苷(pelargonidin-3,5-di-*O*-glucoside, Pg-3G5G)、矢车菊素-3-*O*-葡萄糖苷(cyanidin-3-*O*-glucoside, Cy3G)、矢车菊素-3,5-二葡萄糖苷(cyanidin-3,5-di-*O*-glucoside, Cy3G5G)、芍药花素-3-*O*-葡萄糖苷(peonidin-3-*O*-glucoside, Pn3G)、芍药花素-3,5-*O*-

收稿 2019-02-25 修定 2019-06-26

资助 国家重点研发计划(2018YFD1000405)和江苏省林业科技创新与推广项目(LYKJ[2018]26)。

* 通讯作者(taojun@yzu.edu.cn)。

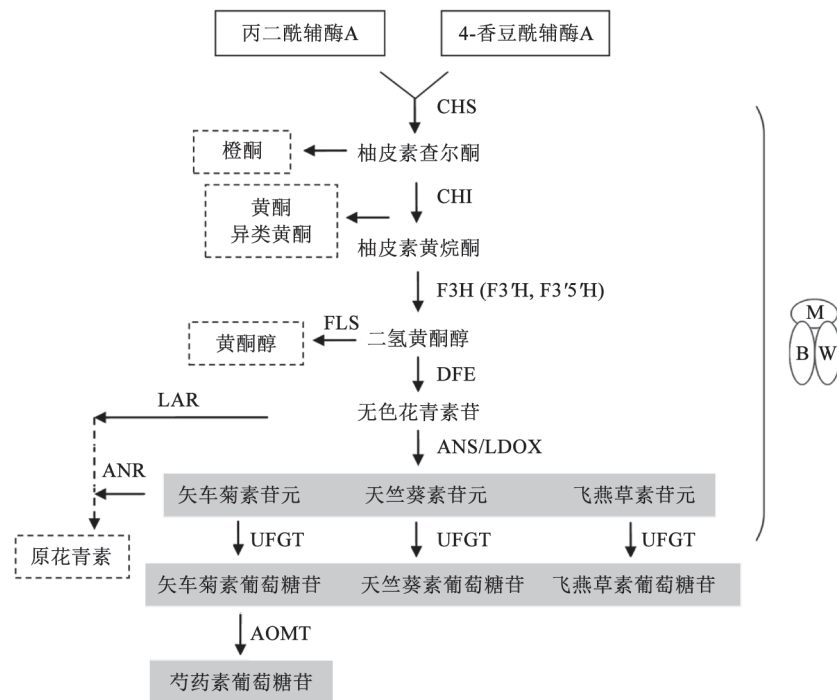


图1 花青素苷生物合成途径及关键节点

Fig.1 The biosynthetic pathway of anthocyanins and key nodes

参照Zhang等(2018)、Jaakola (2013)的文献修改。M: MYB类转录因子; B: bHLH类转录因子; W: WD40类转录因子; MBW: MYB-bHLH-WD40转录复合体; CHS: 查尔酮合酶; CHI: 查尔酮-黄烷酮异构酶; F3H: 黄烷酮-3-羟基化酶; F3'H: 类黄酮-3'-羟基化酶; F3'5'H: 类黄酮-3',5'-羟基化酶; FLS: 黄酮醇合成酶; DFR: 二氢黄酮醇还原酶; LAR: 无色花青素还原酶; ANR: 花青素还原酶; ANS: 花青素合成酶; LDOX: 无色花青素双加氧酶; UFGT: 尿苷二磷酸葡萄糖-类黄酮葡萄糖基转移酶; AOMT: 花青素O-甲基转移酶。

二葡萄糖苷(peonidin-3,5-di-O-glucoside, Pn3G5G) (Wang等2004)。牡丹不同花色品种中各花青素苷的含量不同, 樊金玲等(2007)在对6个牡丹品种的花青素苷组成分析后, 发现紫红色的品种均不含天竺葵素苷, 且单糖苷的含量相对较高, 粉色和红色的四个品种中, 均存在天竺葵素苷, 且单糖苷含量较低, 此外即使花瓣颜色同为红色, 因品种不同其所含的花青素苷主成分亦不同。牡丹呈现黄色主要是因为其花瓣含有丰富的类黄酮化合物, 如黄酮、黄酮醇和查尔酮等, Li等(2009)采用HPLC-DAD和HPLC-ESI-MSⁿ技术从6种黄色系牡丹花瓣中分离和鉴定了26种类黄酮化合物。

2 环境因子对牡丹花色形成的影响

花色呈现是内在因素与外在因素综合作用的结果, 除了植物体内的一些结构基因与调控基因参与花色形成外, 光照、温度、外源糖类等外在

因素(Wang等2018; Hong等2015; Patra等2013)也影响着花色的变化。

光照强度在花青素苷形成过程中发挥重要作用(Jaakola 2013), 直接影响牡丹花色的表型。在光照强度较弱的条件下, 植物光合速率降低, 光合作用产生的碳水化合物减少, 而碳水化合物则是植物花青素苷形成的物质基础。如在20%自然光照条件下, 牡丹‘洛阳红’光合能力下降使花青素苷含量减少, 花色变浅, 观赏品质降低(杨秋生等2005)。此外, 在全光照条件下天彭牡丹‘丹景红2号’花瓣内苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL)活性提高, 使其花色得以充分表达; 而在遮光条件下, 其花瓣内的多酚氧化酶(polyphenol oxidase, PPO)活性升高, 花青素苷的降解加速, 使花色变浅(周文雯等2012)。另外, 在温室内进行牡丹促成栽培时, 透光率高的棚膜或生长期光照充足适中, 牡丹花色较深, 透光率差的棚膜或生长

期内阴雨时间长, 牡丹花色则较浅(刘改秀2009)。

温度不仅影响花青素苷的合成, 也影响花青素苷的稳定性(胡可等2010)。低温通过诱导花青素苷合成基因及调节基因的表达, 使花青素苷含量升高, 同时低温也可抑制花青素苷的降解。牡丹妮等(2016)研究发现低温影响牡丹‘洛阳红’切花花青素苷的合成与积累, 推测低温主要通过调控花青素苷上游合成途径中的*PsCHS1*和*PsCHI1*来影响花青素苷的积累, 同时调节基因*PsbHLH3*、*PsMYB2*分别正调控花青素苷下游合成途径中的结构基因*PsDFR1*和*PsANS1*的表达, 从而导致牡丹切花花青素苷含量增加、花色加深。

葡萄糖可调控牡丹切花花色, 促进花青素苷的生物合成。葡萄糖在植物体内除作为能量来源, 构成细胞结构材料外, 也是诱导花青素苷生物合成的信号分子(Zheng等2009; Solfanelli等2006)。大量研究表明, 在高等植物体内, 己糖激酶催化己糖发生磷酸化启动植物体内的己糖信号通路。Zhang等(2015)用333 mmol·L⁻¹的葡萄糖处理牡丹‘洛阳红’切花枝, 通过磷酸己糖信号诱发*PsWD40-2*、*PsMYB2*、*PsCHS1*、*PsCHI1*、*PsF3'H1*等基因的表达, 从而显著增加花瓣中花青素苷含量。

3 结构基因及调控基因对牡丹花色形成的影响

花青素苷合成途径是植物次生代谢中研究得较为清楚的代谢途径之一, 它的合成首先取决于类黄酮代谢途径的生成, 花青素苷种类的多样性则源于其不同分支途径的形成, 在花青素苷元基本骨架上不同位置取代基的差异形成了多种多样的花青素苷(戴思兰和洪艳2016; Petroni和Tonelli 2011)。诸多花青素苷是形成有色花的主要色素物质, 目前大量与花色形成有关的代谢通路结构基因和相关调控基因已经被克隆并进行了生物信息学分析, 这为解释牡丹花色与色斑的呈色机理提供了基础(Zhao等2015; Gu等2018)。

研究发现滇牡丹(*P. delavayi*)紫红色花瓣的形成与4个重要结构基因*F3H*、*DFR*、*ANS*、*3GT*的上调表达密切相关, 而*THC2'GT*、*CHI*和*FNS II*三

个结构基因的高度共表达与牡丹黄色花瓣形成相关(Shi等2015)。在西北牡丹品种群中, 花瓣基部常分布有一些红色、褐色、深紫色色斑, 这些色斑的形成与花青素苷合成基因的时空表达密切相关。*PsCHS*、*PsF3'H*、*PsDFR*和*PsANS*在紫斑区域的表达水平高于无斑区域, 导致白色花瓣基部形成深紫色色斑(Zhang等2015)。结构基因的特异时空表达通过影响花青素积累进而影响到牡丹花色变化。Zhou等(2014)从牡丹‘冠世墨玉’中分离得到了*PsCHI1*, 发现其在花发育和色素积累过程中特异性表达减少, 通过对烟草的遗传转化也证实其过表达可使烟草花色变淡。而*PsCHS1*则随着花的发育在花瓣中的表达水平逐渐升高, 至花完全开放时, 其表达水平达到最大值, 同时花青素苷含量也达到最大值, 表明*PsCHS1*的特异表达与色素积累相关(Zhou等2011)。

牡丹花色调控基因影响其结构基因的表达方式和表达强度, 花青素苷生物合成的每一步酶促反应都是调节基因作用的靶点(王小菁和杨玉萍2013)。这些转录因子通过与结构基因启动子中含有的能被其识别的顺式作用元件发生特异性结合, 单独或协同调节花青素苷生物合成途径中一个或多个结构基因的表达, 从而有效调控花青素苷的生物合成(史倩倩等2015a)。目前对牡丹花色调控因子的研究主要集中在三类, 即MYB类、bHLH类和WD40类, 以及这三类转录因子构成的MBW(MYB-bHLH-WD40)转录复合体的协同调控方面(刘晓芬等2013)。史倩倩等(2015b, 2017)基于野生黄牡丹花瓣转录组数据, 通过氨基酸序列比较和系统进化树分析, 发现*PIWDR3*、*PIWDR18*和*P1bHLH3*转录因子参与调控了黄牡丹的花色形成, 但对于其生物学功能、表达规律、协同调控模式仍未阐明。张超等(2014)从‘洛阳红’花瓣转录组中筛选到调控花青素苷合成的转录因子*PsWD40-1*和*PsWD40-2*, 但未进行后续的功能验证。植物花青素苷的积累受正调控因子与负调控因子的影响, 过去主要集中于正调控因子的研究, 近年来发现一些负调控因子对花青素苷的积累具有重要作用(杨琳等2014; Nemie-Feyissa等2014; Yang等2013)。*‘凤丹’*中2个转录因子*PoMYB2*和*PoSPL1*通

过影响MYB-bHLH-WDR复合体的活性负调控花青素苷的积累,导致花色的变异(Gao等2016)。

结构基因和调控基因的共表达影响切花牡丹花色的变化,如‘洛阳红’在瓶插时较在植株上正常开放的浅,发现其花朵在开放过程中若干调控基因*PsbHLH3*、*PsWD40-1*、*PsWD40-2*、*PsMYB2*和结构基因*PsCHS1*、*PsF3H1*、*PsDFR1*的转录本丰度在瓶插时较正常植株上低,导致瓶插时花瓣中花青素苷含量降低,花色暗淡(Zhang等2014)。Zhang等(2018)在研究‘岛锦’花瓣复色形成机制时,发现红色花瓣中*PsDFR*和*PsMYB*表达水平显著较高,并且其表达水平与花青素苷浓度呈正相关,而*PsWD40*表达水平显著较低,推测‘岛锦’复色花的形成可能是*PsDFR*、*PsMYB*与*PsWD40*三个基因的差异性表达所致。此外,牡丹花瓣色斑的形成也与调控基因的特异性时空表达密切相关。Gu等(2018)从西北牡丹品种‘青海湖银波’花瓣色斑中分离获得了特异表达的*PsMYB12 (R2R3-MYB)*和*PsCHS*基因,证实*PsMYB12-bHLH-WD40*形成复合体调控*PsCHS*在斑中特异表达,进而形成色斑。

4 结语

本文围绕牡丹资源花色表型多样性、环境因子、结构基因、转录因子等方面对牡丹花色成因进行了详细阐述,不同影响因子之间既有其自身独特的作用机理,又相互交叉渗透。虽然目前这方面的研究已获得许多进展,但与在其他园艺作物中的研究相比依然有很长的路要走。

(1)在牡丹花色新品种创制方面,育种者更倾向于对黄色、复色、红色等传统花色的选育,而对于黑色、蓝色及绿色新品种选育较少。今后可以通过远缘杂交技术将稀有花色种与现有栽培品种进行杂交,着力解决远缘杂交不亲和、杂交败育、F1代育性低等难题,同时加强与牡丹杂交育种相关的遗传机理研究。

(2)在环境因子影响牡丹花色表型方面,现阶段主要研究了光照、温度、外源糖对花色形成的影响,而花青素苷的合成往往受多种因素影响,如水分、植物生长调节剂、肥料、干旱、病害等,诸多因素如何协作调控花青素苷的生物合成仍不

清楚。今后应加强研究上述因素对花青素苷合成的调控及各因素之间协同调控机制,为通过改变环境因子调控牡丹花色奠定理论与技术基础。

(3)目前与牡丹花色形成相关的结构基因的研究较为清晰,认为花色的变化与结构基因的特异性时空表达密切相关,但各结构基因与调控基因之间的互作机制以及各种酶如何感知发育和环境信号知之甚少,今后应加强花色结构基因与各类调控基因网络调控模式以及对环境信号应答研究,为人工调控花青素苷的生物合成进而改变牡丹花色提供新的理论依据。

参考文献(References)

- Cheng FY (2007). Advances in the breeding of tree peonies and a cultivar system for the cultivar group. *Int J Plant Breeding*, 1 (2): 89–104
- Dai SL, Hong Y (2016). Molecular breeding for flower colors modification on ornamental plants based on the mechanism of anthocyanins biosynthesis and coloration. *Sci Agric Sin*, 49 (3): 529–542 (in Chinese with English abstract) [戴思兰, 洪艳(2016). 基于花青素苷合成和呈色机理的观赏植物花色改良分子育种. *中国农业科学*, 49 (3): 529–542]
- Du DN, Zhang C, Gao SL, et al (2016). Effect of low temperature on flower color and anthocyanin biosynthesis in tree peony (*Paeonia suffruticosa*) ‘Luoyang Hong’ cut flower. *J Plant Genet Resour*, 17 (2): 295–302 (in Chinese with English abstract) [牡丹妮, 张超, 高树林等(2016). 低温对牡丹切花花色和花青素苷合成的影响. *植物遗传资源学报*, 17 (2): 295–302]
- Du H, Wu J, Ji KX, et al (2015). Methylation mediated by an anthocyanin, *O*-methyltransferase, is involved in purple flower coloration in *Paeonia*. *J Exp Bot*, 66 (21): 6563–6577
- Fan JL, Zhu WX, Kang HB, et al (2012). Flavonoid constituents and antioxidant capacity in flowers of different Zhongyuan tree peony cultivars. *J Funct Foods*, 4 (1): 147–157
- Fan JL, Zhu WX, Shen JW, et al (2007). Analysis of anthocyanins in tree peony flower by high performance liquid chromatography-electrospray ionization mass spectrometry. *Food Sci*, 28 (8): 367–371 (in Chinese with English abstract) [樊金玲, 朱文学, 沈军卫等(2007). 高效液相色谱-电喷雾质谱法分析牡丹花中花色苷类化合物. *食品科学*, 28 (8): 367–371]
- Gao LX, Yang HX, Liu HF, et al (2016). Extensive transcriptome changes underlying the flower color intensity variation in *Paeonia ostii*. *Front Plant Sci*, 6: 1205
- Gu ZY, Zhu J, Hao Q, et al (2018). A novel R2R3-MYB tran-

- scription factor contributes to petal blotch formation by regulating organ-specific expression of *PsCHS* in tree peony (*Paeonia suffruticosa*). *Plant Cell Physiol*, 60 (3): 599–611
- Hong DY, Pan KY (2005). Notes on taxonomy of *Paeonia* sect. *Moutan* DC. (Paeoniaceae). *Acta Phytotax Sin*, 43 (2): 169–177
- Hong Y, Tang XJ, Huang H, et al (2015). Transcriptomic analyses reveal species-specific light-induced anthocyanin biosynthesis in chrysanthemum. *BMC Genomics*, 16: 202
- Hu K, Han KT, Dai SL (2010). Regulation of plant anthocyanin synthesis and pigmentation by environmental factors. *Chin Bull Bot*, 45 (3): 307–317 (in Chinese with English abstract) [胡可, 韩科厅, 戴思兰(2010). 环境因子调控植物花青素苷合成及呈色的机理. *植物学报*, 45 (3): 307–317]
- Hua M, Yuan XL, Yang W, et al (2017). Analysis of anthocyanins and flavonols in six different colors of petals of *Paeonia delavayi* by high performance liquid chromatography. *J West China For Sci*, 46 (6): 40–45 (in Chinese with English abstract) [华梅, 原晓龙, 杨卫等(2017). HPLC分析6种不同花色滇牡丹花瓣中花青素和黄酮. *西部林业科学*, 46 (6): 40–45]
- Jaakola L (2013). New insights into the regulation of anthocyanin biosynthesis in fruits. *Trends Plant Sci*, 18 (9): 477–483
- Ji LJ, Wang Q, da Silva JAT, et al (2012). The genetic diversity of *Paeonia* L. *Sci Hortic*, 143: 62–74
- Li CH, Du H, Wang LS, et al (2009). Flavonoid composition and antioxidant activity of tree peony (*Paeonia* section *Moutan*) yellow flowers. *J Agric Food Chem*, 57 (18): 8496–8503
- Liu GX (2009). Experimental research on internal and external factors that influence petal color characters appeared in tree peony. *Shaanxi Agr Sci*, 55 (3): 236–237 (in Chinese) [刘改秀(2009). 影响牡丹花色性状显现内外界因子试验研究. *陕西农业科学*, 55 (3): 236–237]
- Li JY (2005). Chinese Tree Peony (Northwest·Southwest·Jiangnan Volume). Beijing: China Forestry Press, 26–28 (in Chinese) [李嘉珏(2005). 中国牡丹品种图志(西北·西南·江南卷). 北京: 中国林业出版社, 26–28]
- Liu XF, Li F, Yin XR, et al (2013). Recent advances in the transcriptional regulation of anthocyanin biosynthesis. *Acta Horticult Sin*, 40 (11): 2295–2306 (in Chinese with English abstract) [刘晓芬, 李方, 殷学仁等(2013). 花青素生物合成转录调控研究进展. *园艺学报*, 40 (11): 2295–2306]
- Nemie-Feyissa D, Olafsdottir SM, Heidari B, et al (2014). Nitrogen depletion and small R3-MYB transcription factors affecting anthocyanin accumulation in *Arabidopsis* leaves. *Phytochemistry*, 98: 34–40
- Patra B, Schluttenhofer C, Wu YM, et al (2013). Transcriptional regulation of secondary metabolite biosynthesis in plants. *Biochim Biophys Acta*, 1829 (11): 1236–1247
- Petroni K, Tonelli C (2011). Recent advances on the regulation of anthocyanin synthesis in reproductive organs. *Plant Sci*, 181 (3): 219–229
- Shi QQ, Li L, Zhang XX, et al (2017). Biochemical and comparative transcriptomic analyses identify candidate genes related to variegation formation in *Paeonia rockii*. *Molecules*, 22 (8): 1364
- Shi QQ, Zhou L, Li K, et al (2015a). Transcriptional regulation involved in anthocyanin biosynthesis in plants. *For Res*, 28 (4): 570–576 (in Chinese with English abstract) [史倩倩, 周琳, 李奎等(2015a). 植物花色素合成的转录调控研究进展. *林业科学研究*, 28 (4): 570–576]
- Shi QQ, Zhou L, Li K, et al (2015b). Isolation and expression of *P1bHLH3* transcription factor genes in *Paeonia lutea*. *For Res*, 28 (4): 488–496 (in Chinese with English abstract) [史倩倩, 周琳, 李奎等(2015b). 云南野生黄牡丹 *P1bHLH3* 转录因子基因的克隆与表达. *林业科学研究*, 28 (4): 488–496]
- Shi QQ, Zhou L, Wang Y, et al (2015). Transcriptomic analysis of *Paeonia delavayi* wild population flowers to identify differentially expressed genes involved in purple-red and yellow petal pigmentation. *PLoS One*, 10 (8): e0135038
- Shi QQ, Zhou L, Wang Y, et al (2017). Isolation and expression of *PIWDR3* and *PIWDR18* transcription factor genes in *Paeonia lutea*. *J Northwest For Univ*, 32 (3): 97–103 (in Chinese with English abstract) [史倩倩, 周琳, 王雁等(2017). 黄牡丹 *PIWDR3* 和 *PIWDR18* 转录因子基因的克隆与表达. *西北林学院学报*, 32 (3): 97–103]
- Solfanelli C, Poggi A, Loreti E, et al (2006). Sucrose-specific induction of the anthocyanin biosynthetic pathway in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 140 (2): 637–646
- Wang JW, Guo ML, Li YH, et al (2018). High-throughput transcriptome sequencing reveals the role of anthocyanin metabolism in *Begonia semperflorens* under high light stress. *Photochem Photobiol*, 94 (1): 105–114
- Wang LS, Hashimoto F, Shiraishi A, et al (2004). Chemical taxonomy of the Xibei tree peony from China by floral pigmentation. *J Plant Res*, 117 (1): 47–55
- Wang XJ, Yang YP (2013). Progress in the functional research of flower-quality-related genes in ornamental flowers in china. *Chin Bull Bot*, 48 (5): 471–480 (in Chinese with English abstract) [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 Y, Zhao N, Yuan XL, et al (2017). Identification and

- expression analysis of a flavonoid 3-*O*-glucosyltransferase gene in *Paeonia delavayi*. *Genomics Appl Biol*, 36 (4): 1556–1562 (in Chinese with English abstract) [王毅, 赵能, 原晓龙等(2017). 滇牡丹类黄酮3-*O*-葡萄糖基转移酶基因的鉴定及表达分析. *基因组学与应用生物学*, 36 (4): 1556–1562]
- Yang FX, Cai J, Yang Y, et al (2013). Overexpression of *mi-croRNA828* reduces anthocyanin accumulation in *Arabidopsis*. *Plant Cell Tiss Org*, 115 (2): 159–167
- Yang L, Wang Y, Yang JF, et al (2014). Research advances on negative regulators of anthocyanin accumulation. *Acta Horti Sin*, 41 (9): 1873–1884 (in Chinese with English abstract) [杨琳, 王宇, 杨剑飞等(2014). 花青素积累相关负调控因子的研究进展. *园艺学报*, 41 (9): 1873–1884]
- Yang Q, Yuan T, Sun XB (2015). Preliminary studies on the changes of flower color during the flowering period in two tree peony cultivars. *Acta Horti Sin*, 42 (5): 930–938 (in Chinese with English abstract) [杨琴, 袁涛, 孙湘滨(2015). 两个牡丹品种开花过程中花色变化的研究. *园艺学报*, 42 (5): 930–938]
- Yang QS, Zhu LJ, Lu L, et al (2005). Effects of shading and extraneous source sucrose on petal color and the photosynthetic characteristics in *Paeonia suffruticosa*. *J Henan Agric Univ*, 39 (3): 249–253 (in Chinese with English abstract) [杨秋生, 朱丽娟, 路玲等(2005). 遮荫及蔗糖喷施对牡丹花色及光合特性的影响. *河南农业大学学报*, 39 (3): 249–253]
- Zhang C, Fu JX, Wang YJ, et al (2015). Glucose supply improves petal coloration and anthocyanin biosynthesis in *Paeonia suffruticosa* ‘Luoyang Hong’ cut flowers. *Postharv Biol Technol*, 101: 73–81
- Zhang C, Gao SL, Du DN, et al (2014). Isolation and sequence analysis of the *Paeonia suffruticosa* WD40 transcription factor genes *PsWD40-1* and *PsWD40-2*. *Biotechnol Bull*, 2: 85–90 (in Chinese with English abstract) [张超, 高树林, 牡丹妮等(2014). 牡丹WD40类转录因子基因 *PsWD40-1* 和 *PsWD40-2* 的分离与序列分析. *生物技术通报*, 2: 85–90]
- Zhang C, Wang WN, Wang YJ, et al (2014). Anthocyanin biosynthesis and accumulation in developing flowers of tree peony (*Paeonia suffruticosa*) ‘Luoyang Hong’. *Postharv Biol Technol*, 97: 11–22
- Zhang JJ, Wang LS, Shu QY, et al (2007). Comparison of anthocyanins in non-blotches and blotches of the petals of Xibei tree peony. *Sci Horti*, 114 (2): 104–111
- Zhang XP, Zhao LY, Xu ZD, et al (2018). Transcriptome sequencing of *Paeonia suffruticosa* ‘Shima Nishiki’ to identify differentially expressed genes mediating double-color formation. *Plant Physiol Biochem*, 123: 114–124
- Zhang YZ, Cheng YW, Ya HY, et al (2015). Transcriptome sequencing of purple petal spot region in tree peony reveals differentially expressed anthocyanin structural genes. *Front Plant Sci*, 6: 964
- Zhao DQ, Tang WH, Hao ZJ, et al (2015). Identification of flavonoids and expression of flavonoid biosynthetic genes in two coloured tree peony flowers. *Biochem Bioph Res Co*, 459 (3): 450–456
- Zheng YJ, Tian L, Liu HT, et al (2009). Sugars induce anthocyanin accumulation and flavanone 3-hydroxylase expression in grape berries. *Plant Growth Regul*, 58 (3): 251–260
- Zhou L, Wang Y, Ren L, et al (2011). Cloning and expression analysis of dihydroflavonol 4-reductase gene *PsDFR1* from tree peony. *Plant Physiol J*, 47 (9): 885–892 (in Chinese with English abstract) [周琳, 王雁, 任磊等(2011). 牡丹二氢黄酮醇4-还原酶基因 *PsDFR1* 的克隆及表达分析. *植物生理学报*, 47 (9): 885–892]
- Zhou L, Wang Y, Peng ZH (2011). Molecular characterization and expression analysis of chalcone synthase gene during flower development in tree peony (*Paeonia suffruticosa*). *Afr J Biotechnol*, 10 (8): 1275–1284
- Zhou L, Wang Y, Ren L, et al (2014). Overexpression of *PsCH11*, a homologue of the chalcone isomerase gene from tree peony (*Paeonia suffruticosa*), reduces the intensity of flower pigmentation in transgenic tobacco. *Plant Cell Tiss Org*, 116 (3): 285–295
- Zhou WW, Sun HX, Chen QB (2012). Effects of shading on petal color of tianpeng tree peony. *J Zhejiang Univ (Agric Life Sci)*, 38 (4): 407–412 (in Chinese with English abstract) [周文雯, 宋会兴, 陈其兵(2012). 遮荫对天彭牡丹花色的影响. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 38 (4): 407–412]

Research progress on influential factors and regulation of tree peony flower color formation

LIU Lei^{1,2,3}, ZHAO Da-Qiu³, TAO Jun^{2,3,*}

¹College of Horticulture, Xinyang College of Agriculture and Forestry, Xinyang, Henan 464000, China

²College of Animal Science and Technology, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China

³College of Horticulture and Plant Protection, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China

Abstract: Flower color is a key phenotypic feature that determines the ornamental value of tree peony. Phenotypic diversity of tree peony flower color, influential factors of flower color formation, flower color regulation were reviewed in this article, and then, current shortcomings and future development direction were pointed out, in order to provide reference for molecular breeding of tree peony flower color.

Key words: tree peony; flower color; regulation

Received 2019-02-25 Accepted 2019-06-26

This work was supported by National Key Research and Development Program of China (2018YFD1000405) and Jiangsu Forestry Scientific and Technological Innovation and Promotion Program (LYKJ[2018]26).

*Corresponding author (taojun@yzu.edu.cn).