

## 彩叶树种叶色影响因素及光合特性研究进展

张阳, 钱多\*, 马喆 (北京农业职业学院, 北京 102442)

**摘要** 彩叶树种以丰富的色彩和稳定的观赏期,改善了园林景观缺乏色彩的现状,为园林景观建设提供更多选择,具有极大的发展潜力。综述了外在环境条件、叶片结构和叶绿素、花色素苷合成代谢等因素对彩叶树种叶片呈色的影响以及彩叶树种光合特性的相关研究成果,对进一步开展彩叶树品种的选育和推广栽培进行了展望,以期对彩叶树种品种改良研究、树种资源合理配置提供参考。

**关键词** 彩叶树种;叶片呈色;环境因子;色素代谢;光合特性

**中图分类号** S687 **文献标识码** A

**文章编号** 0517-6611(2022)20-0012-06

**doi**: 10.3969/j.issn.0517-6611.2022.20.004

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



### Research Advances in Leaf Coloration Mechanism and Photosynthetic Characteristics of Colored Leaf Tree

ZHANG Yang, QIAN Duo, MA Zhe (Beijing Vocational College of Agriculture, Beijing 102442)

**Abstract** Colored leaf tree is plant that has various colors and long color duration. It has great application prospects, which can solve the problem of lack of color in urban landscape and provide more high-quality choices for the construction of landscape. In this review, we summarize recent advances in the mechanism of leaf coloration and photosynthetic characteristics, including the effects of environmental factors, leaf structure, biosynthesis of chlorophyll and anthocyanin, photosynthetic efficiency and photoprotection capacity. These results will provide references for variety improvement, new variety, tree selection and planting technology.

**Key words** Colored leaf tree; Leaf coloration; Environmental factor; Pigment metabolism; Photosynthetic characteristics

彩叶树种是指叶片能够在生长季或生长季某一阶段稳定表达绿色以外颜色的木本植物,具备一致的叶片呈色期、落叶期及较长的观赏期<sup>[1-2]</sup>。随着我国社会经济不断发展,大众对美好生活的向往逐渐体现在精神文化层面,对高水平园林的追求愈发迫切。过去的园林景观彩叶植物品种匮乏,色彩单一缺乏层次。近年来,通过研究人员不断地引种和繁育,越来越多的彩叶树种出现在大众视野,其凭借色彩鲜艳、观赏期长、空间利用充分的特点,逐渐获得景观设计师的青睐,用于打造色彩艳丽、富于变化的园林视觉效果<sup>[3]</sup>。

彩叶树种的引种栽培具有一定的局限性。特别是我国幅员辽阔,纬度跨度广,距海远近差距较大,气候复杂多样,不同地区的环境差异及栽植条件都会影响彩叶树种的生长状况和观赏效果。该研究对彩叶树种叶色影响因素和光合特性进行总结和分析,以期对彩叶树种的选育、引种、园林应用推广等方面提供理论参考。

#### 1 彩叶树种类型及叶片色素

彩叶树种可从叶片的颜色、色彩分布情况、呈色时期等方面进行分类。依据叶面着色方式,可分为单色叶、双色叶、斑色叶、彩脉叶等<sup>[4]</sup>。依据叶片呈色时期则常划分为春色叶、秋色叶和常色叶。春色叶树种,如紫叶海棠、红叶石楠和香樟等春季嫩叶异色的树种;秋色叶树种,如银杏、白蜡、元宝枫等秋季叶片变色的树种;常色叶树种,如紫叶小檗、紫叶李等叶片全年保持异色状态的树种<sup>[5]</sup>。

彩叶树种的叶色由其内含色素的种类、含量及分布特征直接决定<sup>[6]</sup>。植物叶片中主要包含有三大类色素,即叶绿素、类胡萝卜素和花色素苷。叶绿素和类胡萝卜素是光合色

素,是进行光合作用的重要物质。叶绿素分为叶绿素 a 和叶绿素 b,分别呈现蓝绿色和黄绿色,类胡萝卜素分为胡萝卜素和叶黄素,呈现橙黄色和黄色<sup>[7]</sup>。一般情况下植物绿色叶片中的叶绿素占主导地位,当叶片内的类胡萝卜素相对含量升高时,会逐渐表现为黄色。金叶复叶槭黄色叶片的内外层明亮度、黄色程度与类胡萝卜素相对含量呈极显著正相关,与叶绿素含量呈极显著负相关<sup>[8]</sup>。金叶梓树、金叶接骨木、金叶榆叶片中叶绿素与类胡萝卜素含量的比值(Chl/Car)降低时,黄色程度增高,绿色程度降低<sup>[9]</sup>。转色期的黄色系榉树叶片类胡萝卜素相对含量较绿色系、红色系榉树高,为 24.7%~35.4%<sup>[10]</sup>。秋季银杏叶微黄至全黄期间叶绿素总量降低了 96%,类胡萝卜素只降低了 66%,Chl/Car 从 3.403 下降到 0.191<sup>[11]</sup>。洒金柏黄色叶片各色素都比绿色叶片少,但类胡萝卜素与总叶绿素含量比值(Car/Chl)可达绿叶的 4 倍<sup>[12]</sup>。金边杂种胡颓子叶片黄化部位叶绿素比野生种低 98%<sup>[13]</sup>。

花色素苷又称花青素,是一类黄酮类多酚化合物,由不稳定的花青素发生糖苷化形成。植物中的常见花青素依据结构不同分为 6 类:矢车菊素(cyanidin)、飞燕草素(delphinidin)、天竺葵素(pelargonidin)、芍药花素(peonidin)、锦葵素(malyidin)和矮牵牛素(petunidin)<sup>[14]</sup>。这 6 类花青素的羟基与糖类结合生成相应种类的花色素苷。花色素苷是彩叶树种叶色表达的重要物质<sup>[15]</sup>,特别在红、紫色叶树种中,花色素苷的种类及相对含量是叶色变化的标准。拧筋槭<sup>[16]</sup>、榉树<sup>[17]</sup>、紫叶紫薇<sup>[18]</sup>叶片红色程度与花色素苷相对含量呈显著正相关。红花槭“艳红”叶片变红后,花色素苷含量上升为变红前的 3.35 倍,矢车菊素类花色素苷占总花色素苷含量的 95%<sup>[19]</sup>。红叶石楠上位叶由红转绿期间,20 d 内花色素苷含量下降了 43.5%,叶绿素和类胡萝卜素的含量无明显波动<sup>[20]</sup>。5 种北美栎树在秋冬变色期,红叶类型的纳塔

**基金项目** 北京市教委科技计划一般项目(KM201912448001)。

**作者简介** 张阳(1991—),男,北京人,工程师,硕士,从事园林绿化、植物保护研究。\*通信作者,副研究员,博士,从事植物生理生态和农业职业教育研究。

**收稿日期** 2021-12-11

栎、舒玛栎、水栎、沼生栎叶片的花青素含量均显著增加,黄叶类型的柳叶栎则类胡萝卜素含量显著增加且增幅最大<sup>[21]</sup>。欧洲刺柏“金叶疏枝”的叶片花色苷相对含量与叶片明亮度、黄色程度呈极显著负相关,与红色程度呈极显著正相关<sup>[22]</sup>。

## 2 环境因子的影响

温度是促使彩叶树种叶色改变的重要环境因子,季节性变色树种依据自然温度变化呈现稳定的变色期。低温能导致光合色素的合成减少和降解,诱导花色苷的合成,从而实现叶色表达。白蜡、火炬树、元宝枫、银杏在秋季转色期,叶片叶绿素含量随温度降低呈下降趋势,花色苷、类胡萝卜素相对含量升高<sup>[23]</sup>。秋季日最低温低于 12 ℃ 时,栎树叶片开始变黄,低于 8 ℃ 时,叶片已近全黄<sup>[24]</sup>。5 ℃ 低温处理欧洲刺柏“金叶疏枝”,叶片显红色相,温度上升后,叶色渐绿,明亮度、鲜艳度提高<sup>[25]</sup>。较低温度(15 ℃)处理紫叶稠李,叶片花色苷含量相比自然环境增加 3 倍,花色苷合成相关酶的活性高于自然环境条件<sup>[26]</sup>。-10 ℃ 低温下香樟叶肉细胞的叶绿体膜系统结构解体,部分叶绿体解体崩溃,叶绿素合成功能丧失<sup>[27]</sup>。紫叶李叶片在 32 ℃ 高温下,彩色度降低,出现“高温返青”现象<sup>[28]</sup>。欧洲卫矛叶片花色苷在温度 ≤ 35 ℃ 时比较稳定,超过 35 ℃ 后,花色苷溶液吸光值逐步升高,叶片颜色由鲜红向深红转变<sup>[29]</sup>。

光在植物生长发育方面起到重要作用,能改变植物色素相关关键酶的活性进而调控叶色<sup>[30]</sup>。低温无光条件下,5 种彩叶杨叶片中苯丙氨酸解氨酶(PAL)、查耳酮黄烷酮异构酶(CHI)、二氢黄酮醇-4-还原酶(DFR)、类黄酮糖基转移酶(UFGT)活性均处于较低水平,花色苷合成速率较低,通入光源后均显著上升<sup>[31]</sup>。黄金枸骨遮荫处理 6 d 后,叶绿素酶(C LH)和脱镁螯合酶(MCS)活性都显著下降,叶绿素积累量增加,叶片由黄转绿<sup>[32]</sup>。遮荫处理的多个品种变色期欧洲鹅耳枥,叶绿素分解速度降低,叶片延缓变黄<sup>[33]</sup>。糠椴、紫椴在遮光条件下,叶片内叶绿素总量上升,遮光程度与叶绿素 a 和叶绿素 b 的比值(Chla/Chlb)呈负相关,叶片光泽、绿色程度、黄色程度随遮光程度下降<sup>[34]</sup>。光质不同也能够影响色素含量发生变化,但相关研究有待进一步验证。美国红栎叶片花青素含量在红、黄、蓝、绿 4 种光质处理下均低于自然光对照组,红光和绿光处理使叶绿素含量高于对照组<sup>[35]</sup>。枫香幼苗叶片在红光处理下,叶绿素含量升高,花青素含量降低,蓝光处理则相反<sup>[36]</sup>。而范皓月<sup>[37]</sup>的研究中,则是蓝光和绿光促进红叶腺柳上部叶片叶绿素合成和积累,加速叶片红色消退向绿色转变。

水是植物细胞的主要成分,直接影响树木正常生长。中重于旱胁迫使红花檵木叶片花色苷含量分别下降了 35.18% 和 51.85%,叶片转绿<sup>[38]</sup>。金叶复叶槭和金叶接骨木在 25% 田间持水量下,叶片亮度和黄色程度降低,叶绿素总量升高 197.56% 和 19.17%,叶绿素 b 增加量显著高于叶绿素 a,分别上升 766.67% 和 40.74%<sup>[39]</sup>。施加外源物质可以提供植物所需的营养成分或改变酶活性,从而调节叶片色素比例

影响呈色。紫叶稠李施入氮肥 45 d 后,各处理叶片叶绿素含量均高于无肥料的对照组,最高处理组平均上升 38.25%<sup>[40]</sup>。紫叶锦带花氮肥内加入 1.1% K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 溶液,秋季叶片花色苷含量比单一氮肥组增加 147.17%<sup>[41]</sup>。50 mmol/L NaCl 处理金叶银杏幼苗可促进叶片内类胡萝卜素的积累<sup>[42]</sup>。外源喷施 0.2% FeSO<sub>4</sub> 可使“砀山酥梨”黄化叶片复绿,发现类囊体部分基粒断裂片层重新连接,片层结构逐渐清晰,叶绿素总量上升<sup>[43]</sup>。pH 6 柠檬酸缓冲液酸化土壤,红枫叶片内叶绿素酶(C LH)、苯丙氨酸解氨酶(PAL)活性显著上升,花色苷含量显著增加,叶片提前转红且红色程度增强<sup>[44]</sup>。紫红叶鸡爪槭<sup>[45]</sup>、北美红枫<sup>[46]</sup>、紫叶紫薇<sup>[18]</sup>、北美枫香<sup>[47]</sup> 都发现在叶片转色期可溶性糖与花色苷呈正相关。培养基内缺少蔗糖会降低紫叶白桦组培育花青素积累,蔗糖超过一定浓度后,花青素含量随蔗糖浓度增加而降低<sup>[48]</sup>。叶面喷施蔗糖的北美红枫叶片内可溶性糖含量和花色苷含量高于对照组,光合色素合成减少且叶片 pH 降低,利于叶片呈色但影响不显著<sup>[46]</sup>。

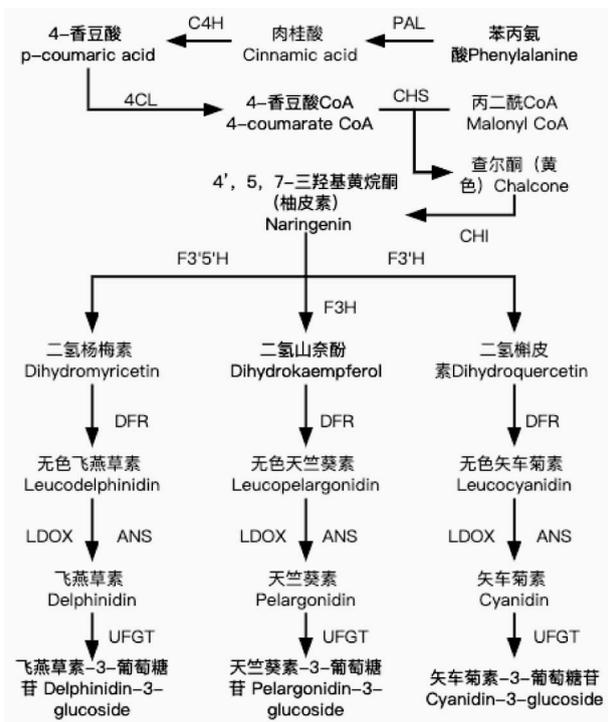
## 3 叶片形态结构变化

叶绿素主要分布于叶绿体的类囊体膜中,类胡萝卜素分布于叶绿体和有色体的膜结构之中<sup>[49]</sup>,叶绿体的结构变化会造成光合色素合成和积累受阻,进而影响叶片呈色。银杏变异株黄叶细胞内聚集大量液泡,叶绿体形状多不规则,叶绿体膜模糊,片层结构疏松分散,垛叠程度较低,有排列密集的嗜饿颗粒<sup>[50]</sup>。紫叶小檗叶绿体体积比小檗小,基粒垛叠疏松片层厚,嗜饿颗粒较多,同化淀粉数量多、体积大<sup>[51]</sup>。洒金柏春季顶梢黄叶叶绿体与基部绿色叶片相比发育滞后,结构不完整且基质片层排列混乱,淀粉粒少,秋季时叶绿体解体较早<sup>[52]</sup>。叶绿体主要存在于叶片栅栏组织细胞内,叶片结构也与叶绿素含量有关。枫香变色末期红色逐渐加深,叶片栅栏组织、海绵组织以及栅海比逐渐减小,叶绿体扁长形,嗜饿颗粒逐渐增大<sup>[53]</sup>。金叶金钟花叶片较薄,栅海比极显著小于原种朝鲜金钟花,并且通过观察超微结构,发现其叶绿体呈球状或锥状,被膜模糊且破损严重,发育基本停滞在质体阶段,类囊体无基粒和基粒片层<sup>[54]</sup>。

## 4 相关基因表达调控

色素的合成和表达是多步骤、多酶参与的复杂生物学过程,改变相关基因的表达会造成色素代谢紊乱。结构基因直接编码色素代谢过程相关酶<sup>[55]</sup>,彩叶香樟叶片中的叶绿素积累缓慢,其谷氨酰 t-RNA 还原酶基因(*CcHEMA*)、谷氨酰胺-1-半醛-2,1-氨基变位酶基因(*CcGSA*)、胆色素原脱氨酶基因(*CcHEMC*)、尿卟啉原Ⅲ合成酶基因(*CcHEMD*)、粪卟啉原Ⅲ氧化酶基因(*CcHEMF*)、镁离子螯合酶 H 亚基(*CcCHLH*)、I 亚基(*CcCHLI*)、D 亚基(*CcCHLD*)的表达量皆低于野生香樟<sup>[56]</sup>。中红杨、全红杨<sup>[57]</sup>、金心黄杨、金边黄杨<sup>[58]</sup> 对比绿叶品种,均发现粪卟啉原Ⅲ(*CoprogenⅢ*)形成原卟啉 IX(*Proto IX*)的过程受阻。淡黄叶水稻叶绿素合成过程在原卟啉 IX(*Proto IX*)形成镁原卟啉 IX(*Mg-Proto IX*)步骤受阻,正常野生绿叶的镁离子螯合酶活性是淡黄叶的 5.65 倍<sup>[59]</sup>。





注: C4H 为肉桂酸羟化酶; 4CL 为 4-香豆酸 CoA 连接酶; F3'5'H 为类黄酮 3'5'-羟化酶

Note: C4H. Cinnamate 4-hydroxyase, 4CL. 4-coumarate CoA ligase, F3'5'H. Flavanone 3'5'-hydroxylase

图 2 花色苷合成途径

Fig.2 Synthetic pathway of anthocyanin

## 5 彩叶树种光合特性

植物的正常生长有赖于有机物的持续积累。叶绿素是光合作用的主要色素,功能是捕获光能并驱动电子转移到反应中心,直接影响叶片光合能力。一般研究发现,彩叶树种叶片的叶绿素总量低于绿叶品种,光能利用能力较弱。高苗琴<sup>[79]</sup>研究发现,3种变种红叶杨光饱和点(LSP)、最大净光合速率( $P_{max}$ )、羧化速率(CE)、地上各部分年生长量都低于绿叶树种2025杨,而且干物质多积累于叶片上,增加了秋季落叶时的碳资源损失。秋紫白蜡比普通白蜡的最大净光合速率降低了 $1.94 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,生长速率较慢<sup>[80]</sup>。分别测定红宝石海棠、紫叶李、紫叶矮樱、毛白杨等树种叶片单位时间干物质积累量,发现彩叶树种积累速率较低<sup>[81]</sup>。植物在夏季高光强下会发生光抑制现象,光饱和点(LSP)反映了植物利用强光的能力,LSP越高则受到强光时越不易发生光抑制。彩叶树种LSP通常较绿叶树种低,净光合速率较低,影响固碳能力和有机物积累。红叶石楠、金边黄杨<sup>[82]</sup>、美国红栎、挪威槭、北美枫香<sup>[83]</sup>均表现午间净光合速率降低,气孔导度下降。彩叶香樟“涌金”LSP仅为野生香樟的70%,最大净光合速率仅为65%,各光强下的净光合速率均低于对照,光能利用能力差距较大<sup>[86]</sup>。中华金叶榆黄叶苗生长缓慢,净光合速率显著低于绿叶苗<sup>[84]</sup>。洒金柏在相同的光合有效辐射(PAR)下,黄色叶片净光合速率始终低于绿叶,水分利用效率也低于绿叶<sup>[12]</sup>。银杏黄色叶和浅绿色叶的单位面积活性反应中心数量显著低于绿叶<sup>[85]</sup>。金边胡颓子叶片黄色

部分净光合速率仅为野生型的64.95%,气孔导度、蒸腾速率、叶绿素荧光参数也显著低于野生型<sup>[13]</sup>。但有的彩叶植物光合能力要高于绿色品种,紫叶李在春、夏、秋3个季节的平均日净光合速率分别比李高28.60%、7.07%、21.00%<sup>[86]</sup>。

叶片吸收光能有3个走向:光化学电子传递、叶绿素荧光发射和热耗散。彩叶树种由于光能利用能力较弱,需要更强的光保护能力。类胡萝卜素在光保护系统中发挥重要作用,植物叶片在强光下或衰老期,类胡萝卜素特别是叶黄素的比例上升,将过剩激发能以热能的形式耗散,减少活性氧,避免叶片光合作用机构出现光氧化破坏<sup>[87-90]</sup>。银杏叶片秋季衰老期,叶片叶绿素减少,反应中心的热耗散逐渐升高,叶黄素含量上升为原来的2.81倍,起到了延缓叶片衰老脱落的作用<sup>[85]</sup>。金叶榆顶梢金色叶片常处于强光照下,净光合速率约为下部绿色叶片的1/6,类胡萝卜素含量约为下部绿色叶片的2倍,在不同的叶位形成了动态微妙平衡,最终体现在叶色表达上<sup>[91]</sup>。金叶女贞总叶绿素含量仅为小叶女贞的28%,Car/Chl却是小叶女贞的2.31倍<sup>[92]</sup>。花色苷对羟基和超氧阴离子自由基有清除作用,为容易被氧化的成分提供重要的保护能力<sup>[93-94]</sup>。美国红枫、元宝枫春季嫩叶大量合成花青素来应对叶绿体发育不完善而可能出现的光能过剩,避免光损伤,表现出普遍泛红的叶色特征<sup>[95]</sup>。肖蒲桃、木荷、黛蒴、黄果厚壳桂幼叶随着发育逐渐成熟,光合能力逐渐增加,叶片花色苷、总酚、类黄酮含量均呈下降趋势,说明植物用于光保护的物质积累能力与光合能力为负相关<sup>[96]</sup>。多种强度高光胁迫下,5种杨树叶片花色苷含量提高了62.5%~595.0%,超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸还原酶(DHAR)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)等抗氧化酶活性均有提高,且红叶杨品种提升量显著高于绿叶杨品种<sup>[97]</sup>。低温常光和低温高光处理四季秋海棠12d,叶片花色苷分别为对照的266.10%和430.07%,合成相关基因Bs PAL、Bs CHS、Bs F3H、Bs ANS基因表达量显著增加,与过剩光能产生的趋势相一致<sup>[98]</sup>。

## 6 展望

彩叶树种给园林景观带来了色彩和生机,提升了景观层次感,具有良好的发展前景。随着对彩叶树种叶色影响因素及光合特性的研究深入,能够在前期树种栽植选择和后期日常养护管理中充分利用其生理特点,通过改良栽植地光照、土壤条件、人工摘叶、喷施外源物质等手段来调节叶片色彩、呈色期,达到改善光能利用能力和生长势的目标,一定程度上解决彩叶树呈色不佳、生长势弱等问题,发挥出其最佳的生态效益和社会效益。

基因编辑技术的快速发展,对合理应用彩叶植物和选育新品种具有重要意义,色彩更加丰富、耐胁迫的品种将更多被培育出来。而彩叶树种的选育工作,目前还处于发展阶段,如金叶连翘<sup>[73]</sup>等突变体色素含量较少,易发生光损伤的问题还尚未解决。适宜北方气候环境的彩色针叶树的选择也较少,需要更多分子领域的相关研究。但目前的研究还很薄弱,仅在少量的种类中开展,可以利用如MYB、bHLH、

WD40等常见转录因子家族<sup>[99]</sup>在拟南芥等模式植物的研究为选育提供参考,但这些调控机制因物种而异,仍需要在彩叶树种上进行进一步的验证。

## 参考文献

- [1] 彭玉信,李淑文.9种彩叶树种在北京的适应性及观赏性评价[J].安徽农业科学,2021,49(5):122-124,127.
- [2] 黄石德,曾建新,高伟,等.10种彩叶树光合色素含量的研究[J].防护林科技,2018(9):3-5.
- [3] 李亚茹,贾喜欢.园林景观设计彩叶植物的应用[J].现代园艺,2021,44(17):112-113.
- [4] 徐华金.几种彩叶植物的引种栽培及适应性研究[D].北京:北京林业大学,2007:7-9.
- [5] 李桂香.彩叶树种的应用分析及开发前景探讨[J].现代园艺,2021,44(11):145-146.
- [6] 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.
- [7] 侯鸣.中红杨叶色变化的相关生理生化及结构初步研究[D].武汉:华中农业大学,2008:2.
- [8] 潘晶晶,董胜君.金叶复叶槭叶色时序性变化研究[J].经济林研究,2021,39(3):215-226.
- [9] 李绍翠,姜新强,孙健皓,等.三种金色叶植物叶色表现及色素含量[J].北方园艺,2018(15):96-102.
- [10] 张亚平,曾艳,林雪莹,等.榉树叶色和色素组成的相互关系研究[J].河南农业科学,2017,46(6):116-119.
- [11] 梁俊林,顾国军,唐实玉,等.银杏叶变色期的生理特征[J].四川农业大学学报,2020,38(1):65-70.
- [12] 廖婷,付琳,郭丽琴,等.洒金柏色素变化及光合作用响应特征[J].中国农学通报,2021,37(29):56-63.
- [13] 陈红,吴昌琦,高若诚,等.金边杂种胡颓子叶色突变体叶色变化机理的初步研究[J].江苏林业科技,2019,46(4):49-53.
- [14] 刘恺媛,王茂良,辛海波,等.植物花青素合成与调控研究进展[J].中国农学通报,2021,37(14):41-51.
- [15] 张剑亮.观赏向日葵花色形成的机理研究[D].福州:福建农林大学,2008:10-13.
- [16] 贾庆彬,孙文生,刘庚,等.3种叶色型孪筋槭叶片生理特性比较[J].北华大学学报(自然科学版),2020,21(2):157-162.
- [17] 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.
- [18] 冯露,吴际洋,鞠易倩,等.紫叶紫薇呈色生理及光合特性研究[J].北京林业大学学报,2017,39(12):93-101.
- [19] 任杰,陈竹,唐菲,等.红花槭“艳红”与“金色秋天”叶色相关化学成分的比较研究[J].安徽农业大学学报,2019,46(3):420-425.
- [20] 齐睿,李小红,石博雨,等.红叶石楠转色期叶片色彩参数与色素含量的相关性分析[J].河南农业科学,2019,48(4):93-101.
- [21] 代泽娅,谭准,孙海青,等.5种北美栎树秋季叶色变化机理分析[J].西南林业大学学报,2021,41(4):56-62.
- [22] 王玥,裴顺祥,孙敬爽,等.2种刺柏属彩色树叶色参数与色素变化[J].浙江农林大学学报,2021,38(1):138-146.
- [23] 魏媛,闫伟,杨瑞.四种秋色叶树种转色期叶色变化的生理特性[J].现代园艺,2014,37(4):17-19.
- [24] 田雨媛,李湛东.温度对栎树叶变色的影响[J].湖南农业科学,2012(9):116-118.
- [25] 王玥.光照和温度对两种彩色针叶树观赏性状的影响研究[D].北京:中国林业科学研究院,2020:62.
- [26] 蔡建超,覃银朴,马赫,等.紫叶稠李叶片对低温环境的生理响应[J].北京农学院学报,2019,34(3):87-92.
- [27] 尤扬,贾文庆,张晓云,等.低温胁迫对香樟叶肉细胞超微结构的影响[J].电子显微学报,2018,37(3):282-288.
- [28] 齐艳玲,樊明寿,潘清华.紫叶李在高温高湿条件下色素含量及光合速率的研究[J].内蒙古农业大学学报(自然科学版),2008,29(2):27-30.
- [29] 宋鹏,卓启苗,丁彦芬.欧洲卫矛叶片花色苷组分鉴定及稳定性分析[J].中国野生植物资源,2020,39(2):11-18,32.
- [30] 史宝胜.紫叶李叶色生理变化及影响因素研究[D].哈尔滨:东北林业大学,2006:405.
- [31] 朱秀红,蔡曜琦,杨金橘,等.低温及光照对彩叶杨树叶片中花色苷变化的影响[J].湖北农业科学,2021,60(12):85-89.
- [32] 苏金.黄金枸骨遮荫过程中的叶片性状、生理特性和叶绿素代谢的研究[D].南京:南京林业大学,2020:42.
- [33] 郭力宇,施曼,吴驭帆,等.遮阴对欧洲鹅耳枥变色期叶色及生理的影响[J].中南林业科技大学学报,2018,38(8):26-34.
- [34] 刘兴.遮光对糠椴和紫椴幼苗光合及叶绿素荧光的影响[D].保定:河北农业大学,2021:44.
- [35] 张超.不同光质对美国红栎叶色表达的影响[J].山西林业科技,2011,40(3):1-3,6.
- [36] 王冬雪,孙海青,德永军,等.不同光质处理对枫香幼苗叶色的影响[J].林业科学研究,2019,32(4):158-164.
- [37] 范皓月.红叶腺柳叶龄与叶色的相关性分析及光质对呈色的影响[D].北京:中国林业科学研究院,2018:58-59.
- [38] 王晓娟,杨东生,先锐,等.干旱胁迫对红花檵木叶片色素含量及光合特性的影响[J].四川林业科技,2018,39(5):82-86.
- [39] 赵丁冲.金叶复叶槭与金叶接骨木抗旱生理特性研究[D].保定:河北农业大学,2018:6,16.
- [40] 夏善智.不同氮肥处理对紫叶稠李苗木生长及光合特性的影响[J].林业勘查设计,2019(1):79-81.
- [41] 冯海华.不同肥料组合对紫叶锦带叶片色素含量和保护酶活性的影响[J].陕西林业科技,2019,47(6):10-13,24.
- [42] 袁斌玲,王瑞敏,陈颖,等.NaCl处理下茉莉酸甲酯对金叶银杏光合色素、抗氧化性及黄酮代谢的调控作用[J].西北林学院学报,2020,35(2):64-71.
- [43] 贾兵,郭国凌,余桃,等.“硕山酥梨”黄化叶复绿过程中铁和氮的增益作用[J].果树学报,2020,37(11):1676-1686.
- [44] 靳慧琴,梁俊林,贾诗雨,等.土壤酸化对红枫叶片呈色生理的影响[J].四川农业大学学报,2021,39(5):590-595,625.
- [45] 罗安才,阎晓灵,李利霞,等.鸡爪槭叶色变化机制研究[J].江苏农业科学,2018,46(22):118-122.
- [46] 李力.北美红枫呈色生理机制及叶色调控[D].重庆:西南大学,2016:38-41,45.
- [47] 王晶,穆希维,唐存莲.北美枫香秋季叶色变化的生理学研究[J].北京农业职业学院学报,2011,25(6):22-24.
- [48] 杨玲,刘虹男,张冬平,等.紫叶白栎组培苗叶片花青素含量影响因素分析[J].森林工程,2017,33(2):33-40,44.
- [49] 王欢利.黄叶银杏呈色基础及适应性差异[D].南京:南京林业大学,2015:41.
- [50] 杨舜博.银杏变异型叶呈色机理研究[D].扬州:扬州大学,2018:19.
- [51] 王艳琳.2种彩叶植物光合生理特性研究[D].雅安:四川农业大学,2010:31-32.
- [52] 付琳.“洒金”柏叶色变化的生理特性研究[D].呼和浩特:内蒙古农业大学,2019:39-40.
- [53] 杨继生.枫香变色过程中叶片结构及其生理特征的研究[D].南宁:广西大学,2020:56.
- [54] 孙旺旺.金叶金钟花叶片色素含量年变化及解剖结构特征[D].秦皇岛:河北科技师范学院,2018:29,32.
- [55] 惠亚可,胡敏伦,郭晋雅,等.紫心甘薯转录因子bHLH的基因克隆及功能研究[J].华南师范大学学报(自然科学版),2020,52(4):63-70.
- [56] 俞金健,王建军,尹雨钦,等.彩叶香樟叶片色素含量及其合成相关基因表达的变化[J].农业生物技术学报,2019,27(11):1962-1972.
- [57] 黄金亮,张帆,万雪琴,等.芽变突变体彩叶杨光合特性及叶绿体超微结构的研究[J].核农学报,2019,33(5):855-862.
- [58] 朱雪云,李建谋,王海燕,等.金边黄杨和金心黄杨叶绿素合成与叶绿体结构分析[J].西南农业学报,2017,30(8):1767-1771.
- [59] 王梓辛.淡黄叶水稻叶绿素合成的分子机制研究[D].长沙:湖南师范大学,2017:27.
- [60] 董筱昀,黄利斌,陈庆生,等.舒马栎CHLD基因克隆及其表达分析[J].分子植物育种,2021,19(5):1503-1509.
- [61] LUO T, LUO S, ARAUJO W L, et al. Virus-induced gene silencing of pea *CHL1* and *CHLD* affects tetrapyrrole biosynthesis, chloroplast development and the primary metabolic network[J]. Plant physiology and biochemistry, 2013, 65: 17-26.
- [62] LI W X, YANG S B, LU Z G, et al. Cytological, physiological, and transcriptomic analyses of golden leaf coloration in *Ginkgo biloba* L. [J]. Horticulture research, 2018, 5: 1-14.
- [63] 路买林,陈梦娇,张嘉嘉,等.“红叶”杜仲叶色转变过程中叶片生理指标变化[J].南京林业大学学报(自然科学版),2021,45(1):86-92.
- [64] 吴琰琰,刘玉民,闫洋洋.北美红栎秋季呈色的生理机制研究[J].西南大学学报(自然科学版),2019,41(5):21-29.
- [65] 陈璇,谢军,岳远征,等.彩叶植物叶片呈色分子机制研究进展[J].西北植物学报,2020,40(2):358-364.
- [66] 李彩虹.红花檵木 *LeCHSs* 与 *LeDFRs* 基因的克隆及遗传转化[D].株洲:湖南工业大学,2021:46.

- [67] 王小青,韩健,文杨,等.呈色机制不同的桃叶片花色苷积累及合成相关基因表达的季节性差异[J].南京农业大学学报,2016,39(6):924-931.
- [68] 林兵,陈艺蕊,钟准钦,等.荷兰鸢尾“玉妃”花色变异关键结构基因分析[J].中国农业科学,2021,54(12):2644-2652.
- [69] 范美,王小德,陈斌,等.海岛罗汉松嫩叶叶色变化转录组分析[J/OL].分子植物育种,2021-05-19[2021-07-15].https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20210518.1759.026.html.
- [70] 李卫星,杨舜博,何智冲,等.植物叶色变化机制研究进展[J].园艺学报,2017,44(9):1811-1824.
- [71] 江慧欣.白桦黄叶突变体的鉴定及 *BpGLK1* 功能研究[D].哈尔滨:东北林业大学,2019:97.
- [72] 金冬雪.转 *BpGLK1* 白桦生长、叶色变异分析及环境安全性初步评价[D].哈尔滨:东北林业大学,2021:45.
- [73] 申建双.金叶连翘叶片呈色分子机制研究[D].北京:北京林业大学,2019:63.
- [74] 李艺迪.银中杨 *PaGLK* 基因的克隆及遗传转化研究[D].哈尔滨:东北林业大学,2020:38.
- [75] 于忠洋.白桦 *BpSE* 和 *BpR2R3-MYB* 家族基因鉴定及 *BpSE4* 和 *BpMYB15* 基因克隆分析[D].哈尔滨:东北林业大学,2021:48.
- [76] 陈可欣.紫薇叶片花青素合成相关基因 *LiANS*, *LiF3H*, *LiMYB44* 克隆及转基因初步研究[D].长沙:中南林业科技大学,2021:48.
- [77] 赵荣.蜡梅类黄酮合成相关转录因子 *CpbHLH1* 和 *CpMYB111* 的功能解析[D].武汉:华中农业大学,2020:57.
- [78] 蒋琦,高广春,吴霁,等. *WRKY* 转录因子调控植物次生代谢的研究进展[J/OL].分子植物育种,2021-12-03[2021-12-15].https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20211201.1439.006.html.
- [79] 高苗蕊,赵瑜琦,宗毓铮,等.2025 杨及其 3 种芽变红叶杨光合生理和生态适应性研究[J].西北林学院学报,2020,35(2):102-107.
- [80] 王少杰,付宇辰,冷平生,等.7 种彩叶树种光合特性分析[J].河北林果研究,2017,32(S1):269-276,283.
- [81] 成方斌.彩叶植物与绿叶植物春季干物质积累量比较研究[J].内蒙古林业调查设计,2020,43(4):90-93.
- [82] 李映雪,谢晓金,李永秀,等.3 种彩叶植物光合生理特性的差异[J].东北林业大学学报,2009,37(5):64-66.
- [83] 俞继红.3 种彩叶植物的光合特性比较[J].西北林学院学报,2014,29(4):21-25.
- [84] 朱晓静,尚爱芹,杨敏生,等.中华金叶榆子代苗光合特性及叶片呈色机制探讨[J].西北植物学报,2014,34(5):950-956.
- [85] 王艺斐,姜泽东,张放,等.银杏叶片黄化过程中光合色素含量和叶绿素荧光参数的变化特征研究[J].西南农业学报,2020,33(10):2220-2224.
- [86] 余旋.4 种彩叶植物光合生理特性研究[D].雅安:四川农业大学,2007:40-42.
- [87] HORMAETXE K, BECERRIL J M, FLECK I, et al. Functional role of red (retro)-carotenoids as passive light filters in the leaves of *Buxus sempervirens* L.: Increased protection of photosynthetic tissues[J]. Journal of experimental botany, 2005, 56(420): 2629-2636.
- [88] 姜雪茹,彭金根,郭翎,等.小叶黄杨冬季叶片呈色与其类胡萝卜素及活性氧关系研究[J].北京林业大学学报,2015,37(6):93-99.
- [89] 李瑾瑾,张强,方炎明.植物叶黄素循环及其光保护作用的研究进展[J].安徽农业科学,2016,44(5):1-3,17.
- [90] 杨贤松.银杏叶片衰老过程中叶绿体光合能力的变化[J].牡丹江师范学院学报(自然科学版),2019(4):50-54.
- [91] 王亚芸,王立英,任建武,等.金叶榆不同叶位叶片呈色生理机制研究[J].中国农学通报,2014,30(16):22-29.
- [92] 庄猛,姜卫兵,翁忙玲,等.金叶女贞与小叶女贞光合特性的比较研究[J].南京农业大学学报,2007,30(2):39-43.
- [93] NEILL S O, GOULD K S. Anthocyanins in leaves: Light attenuators or antioxidants? [J]. Functional plant biology, 2003, 30(8): 865-873.
- [94] TSUDA T, SHIGA K, OHSHIMA K, et al. Inhibition of lipid peroxidation and the active oxygen radical scavenging effect of anthocyanin pigments isolated from *Phaseolus vulgaris* L. [J]. Biochemical pharmacology, 1996, 52(7): 1033-1039.
- [95] 刘平,宋岩,陆秀君,等.美国红枫和元宝枫幼叶春季转色期生理特性研究[J].生态环境学报,2018,27(3):452-458.
- [96] 俞正超,刘晓涛,郑婷婷,等.2 种强光下生长的 4 种木本植物叶片的光保护物质积累能力与光合能力的关系[J].华南师范大学学报(自然科学版),2019,51(3):62-69.
- [97] 朱秀红,杨金福,温道远,等.彩叶杨树叶片中花色苷的光保护作用[J].西南农业学报,2020,33(5):958-965.
- [98] 屈莹,谢久凤,王珂,等.低温及光照对四季海棠叶片花色苷合成的诱导及调控机理[J].河南农业大学学报,2018,52(3):342-349.
- [99] 黄嘉雯,陈小阳,刘涛利,等.花色苷合成关键调节基因的研究进展[J].分子植物育种,2019,17(11):3602-3608.

(上接第 8 页)

- [40] 雷勇.对虾白斑综合症口服卵黄抗体的研制[D].长沙:湖南农业大学,2006.
- [41] LU Y N, LIU J J, JIN L J, et al. Passive protection of shrimp against white spot syndrome virus (WSSV) using specific antibody from egg yolk of chickens immunized with inactivated virus or a WSSV-DNA vaccine[J]. Fish & shellfish immunology, 2008, 25(5):604-610.
- [42] KIM D K, JANG I K, SEO H C, et al. Shrimp protected from WSSV disease by treatment with egg yolk antibodies (IgY) against a truncated fusion protein derived from WSSV[J]. Aquaculture, 2004, 237(1/2/3/4): 21-30.
- [43] YI L Z, QIN Z D, LIN H Z, et al. Features of chicken egg yolk immunoglobulin (IgY) against the infection of red-spotted grouper nervous necrosis virus[J]. Fish & shellfish immunology, 2018, 80:534-539.
- [44] 林鑫,伊丽竹.利用卵黄抗体预防罗氏沼虾肌肉白浊病[J].科学养鱼,2015(5):57-58.
- [45] LIU Z X, KE H, MA Y P, et al. Oral passive immunization of carp *Cyprinus carpio* with anti-CyHV-3 chicken egg yolk immunoglobulin (IgY) [J]. Fish pathology, 2014, 49(3):113-120.
- [46] 李思泉,李娜,罗玉双,等.草鱼细菌性烂鳃病原菌的分离及其特异性卵黄抗体的初步研究[J].贵州畜牧兽医,2019,43(3):37-42.
- [47] 王帅兵,熊良伟,朱善元,等.嗜水气单胞菌 *Aer* 毒素和胞外蛋白酶卵黄抗体的制备[J].江苏农业学报,2012,28(1):135-139.
- [48] YOUNG C A, SILVERSIDES F G, JONES S R M. Chicken-derived IgY recognizes developing and mature stages of *Loma salmonae* (Microsporidia) in Pacific salmon, *Oncorhynchus* spp. [J]. Aquaculture, 2007, 273(4): 398-404.
- [49] ZHANG L P, LI D F, LIU L G, et al. Development of a colloidal gold immunochromatographic strip for the rapid detection of soft-shelled turtle systemic septicemia spherical virus [J]. Journal of virological methods, 2015, 221:39-45.
- [50] CAMPORA C E, HOKAMA Y, YABUSAKI K, et al. Development of an enzyme-linked immunosorbent assay for the detection of ciguatera toxin in fish tissue using chicken immunoglobulin Y [J]. Journal of clinical laboratory analysis, 2008, 22(4): 239-245.

(上接第 11 页)

- [32] 李一曼.细菌强化包心芥菜修复重金属 Cd、Zn 复合污染土壤研究[D].杨凌:西北农林科技大学,2021.
- [33] 孙楠,张胜爽,张凌云,等.植物与微生物协同修复土壤铅污染修复效应[J].有色金属(冶炼部分),2021(3):122-128,154.
- [34] 王志朴,热则耶,张大旺,等.污泥基生物炭用于土壤中 Cr 的钝化及作用机制分析[J].环境工程,2021,39(5):178-183.
- [35] 任晓斌.球形红细菌 H 菌株和生物炭联合修复铬污染土壤的研究[D].太原:中北大学,2021.
- [36] 张倩茹,冀琳宇,高程程,等.改性生物炭的制备及其在环境修复中的应用[J].农业环境科学学报,2021,40(5):913-925.
- [37] 夏梦莲,樊杰,雷学文,等.微生物与生物炭复合修复铬污染土壤的室内试验研究[J].科学技术与工程,2020,20(18):7567-7572.
- [38] HANNAN F, ISLAM F, HUANG Q, et al. Interactive effects of biochar and mussel shell activated concoctions on immobilization of nickel and their amelioration on the growth of rapeseed in contaminated aged soil [J/OL]. Chemosphere, 2021, 282[2021-08-20].https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2021.130897.
- [39] ZANGANEH F, HEIDARI A, SEPEHR A, et al. Bioaugmentation and bioaugmentation-assisted phytoremediation of heavy metal contaminated soil by a synergistic effect of cyanobacteria inoculation, biochar, and purslane (*Portulaca oleracea* L.) [J]. Environmental science and pollution research, 2022, 29(4): 6040-6059.