

太谷区野生山丹分布、种质特征及花色分析

刘鑫如¹, 廖矿矿², 郝渊鹏³, 韩美玲², 贾建伟⁴, 杜方²

(¹山西农业大学园艺学院, 太谷 030031; ²山西农业大学城乡建设学院, 太谷 030031; ³山西大学中医药现代研究中心, 太原 030006; ⁴山西禾田悦农业技术服务有限公司, 吕梁 033299)

摘要: 以山丹为试材, 对山西省晋中市太谷区的山丹进行深入调查, 首次明确了太谷区山丹的分布情况和种质多样性, 发现了5种颜色的山丹, 并从表型、细胞学、生理学以及分子水平对太谷区野生山丹花色变异的遗传基础与分子机制进行了初步研究。结果表明: 太谷山丹分布在东经112° 39' 50" -112° 95' 64"、北纬37° 19' 12" -37° 42' 17"、海拔963 m-1430 m的范围内, 除小白乡未发现山丹外, 阳邑乡发现683株, 范村镇和侯城乡分别发现394株和246株, 共1323株。山丹的表型多样性主要表现在株高、茎色、花色、花蕾被绒毛及种子颜色等方面。株高的多样性与海拔高度有显著的关系, 而花色与茎秆颜色的多样性与植物分布的位置有显著的相关性。利用比色卡和色差仪, 确定了5种山丹花色的名称, 即橙色、橙红色、鲜红色、深红、紫红色, 橙红色最多, 占比90.2%。阳邑乡小店村是唯一5种花色山丹共存的居群。5种花色色彩差距明显, 橙色与橙红色山丹最为鲜艳。类胡萝卜素是山丹中主要的显色物质, 其在上、下表皮中的含量导致了橙色、橙红色与鲜红色的花色变化, 深红色与紫红色山丹的类胡萝卜素在有色体中的颜色被液泡中的花青素所遮盖, 这2种颜色山丹可能类胡萝卜素与花青素共同显色。花青素生物合成途径基因的表达分析表明, *LpDFR* 与 *LpbHLH2* 可能是引起山丹花色分化的关键基因。该研究为山丹种质资源保护和创新性利用策略的制定提供了理论依据, 为山丹遗传改良和新品种培育提供了潜在的种质资源。

关键词: 山丹; 资源调查; 色素; qPCR; 山西省

Distribution, Germplasm Characteristics, and Flower Color Analysis of Wild

Lilium pumilum in Taigu District

LIU Xinru¹, LIAO Kuanguang², Hao Yuanpeng³, HAN Meiling², JIA Jianwei⁴, DU Fang²

(¹College of Horticulture, Shanxi Agricultural University, Taigu 030031; ²College of Urban and Rural Construction, Shanxi Agricultural University, Taigu 030031; ³Modern Research Center for Traditional Chinese Medicine, Shanxi University, Taiyuan 030006; ⁴Shanxi Hetianyue Agricultural Technology Service Company Limited, Lvliang 033299)

Abstract: An in-depth investigation into wild *Lilium pumilum* was conducted in Taigu, Jinzhong City, Shanxi Province. This study, for the first time, clearly delineated the distribution, germplasm diversity and the pattern governing flower color differentiation of *L. pumilum* in Taigu. Preliminary investigations were conducted into the genetic underpinnings and molecular mechanisms that drive flower color variation among wild *L. pumilum* populations in Taigu. These variations were evaluated from phenotypic, cytological, physiological and molecular perspectives. The results showed that *L. pumilum* in Taigu is distributed within a longitude range of 112° 39' 50" to 112° 95' 64", a latitude range of 37° 19' 12" to 37° 42' 17", and an altitude range of 963 m to 1430 m. Notably, *L. pumilum* was absent from Xiaobai, while 683 plants were found in Yangyi, 394 in Fancun and 246 in Houcheng, totaling 1323 plants. Phenotypic diversity of *L. pumilum* is evident in plant height, stem color, flower color, hairy flower buds and seed color. The diversity in plant height is significantly correlated with altitude, whereas the diversity in flower and stem color was significantly correlated with geographical distribution of the plants. Using a color card and colorimeter, the five flower colors of *L. pumilum* were identified as orange, orange red, red, dark red and purple red. Orange red was the most abundant color, accounting for 90.2% of the population. Xiaodian and Yangyi are the only locations where all five flower colors coexist. The color differences among these five flower colors are pronounced, with orange and orange red *L. pumilum* being the most vivid. Carotenoids in the plastids serve as the

收稿日期: 2025-02-07

网络出版日期:

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20250207001>

第一作者研究方向为园艺植物种质创新与利用, E-mail: lxr16635048981@163.com

通信作者: 杜方, 研究方向为观赏植物种质创新与生物技术, E-mail: df730227@yeah.net

基金项目: 山西省基础研究计划资助项目(20210302123416); 山西农业大学横向科技项目(2023HX292)

Foundation projects: Fundamental Research Program of Shanxi Province(20210302123416); Commercial Project of Shanxi Agricultural University (2023HX292)

primary coloring substances found in *L. pumilum*. The varying carotenoid content in the upper and lower epidermis leads to changes in flower colors between orange, orange red and red varieties. In contrast, the dark red and purple red colors of *L. pumilum* are due to the carotenoids being largely obscured by anthocyanins present in the vacuoles. Expression analysis of genes involved in the anthocyanin biosynthesis pathway suggests that *LpDFR* and *LpbHLH2* may be the key genes responsible for this color differentiation observed in *L. pumilum* flowers. This study provides a theoretical foundation for the formulation of protection and innovative utilization strategies for *L. pumilum* germplasm resources. Additionally, it offers potential germplasm resources for genetic improvement and the cultivation of new varieties of *L. pumilum*.

Key words: *Lilium pumilum*; resource investigation; pigment; qPCR; Shanxi province

山丹 (*Lilium pumilum* DC.) 又名细叶百合, 广泛分布于我国黄河流域以北区域。作为一种赏、药、食兼用^[1-2], 抗寒、抗盐碱的野生花卉^[3-4], 山丹因一首《山丹丹开花红艳艳》的陕北民歌被赋予了“红色基因”。一般认为山丹花色为鲜红色^[5-6], 但近年陆续有不同花色山丹的报道, 如桔红色(橘红色、橙红色)^[7-8]、紫红色^[9]、橘黄色、深红色和红边黄心^[10]等。然而, 所报道的不同花色的山丹皆位于不同省、县或市(异域), 未见同一县/市或同一地块(同域)有不同花色山丹的报道。

花色是体现植物观赏价值的重要性状, 稀有花色意味着潜在的商业价值。基因突变是自然界花色自发变异的原因之一^[11]。百合属中, 不同物种常呈现显著的花色多样性: 淡黄花百合 (*L. sulphureum*) 花被片存在白色、淡红色、红色或紫红色的变异; 野百合 (*L. brownii*) 存在白色、米白色、淡黄色、淡绿色和黄绿色的多种变异^[12-14]; 垂花百合 (*L. cernuum*) 和鹿子百合 (*L. speciosum*) 都存在粉花的白花突变体^[15-16]。已有研究表明, MYB-bHLH-WD40 复合体、结构基因 (*CHS*、*FLS*、*DFR*、*ANS*) 以及转运蛋白基因 (*GST*) 的突变都可能引起花青素的积累^[17-18]。粉色垂花百合和鹿子百合花瓣变白, 都与同源的 *R2R3-MYB12* 基因表达量显著下调密切相关^[15-16]。而在鹿子百合中, *DFR* 基因的无义突变, 导致其花瓣变白的同时, 花药也由红变黄^[15]。与前述研究不同的是, 橙色山丹中的色素以类胡萝卜素为主^[19], 而紫红色山丹可能会含有较多的花青素, 花青素积累的基因基础尚不清楚。

山西作为革命老区, 有着丰富的红色文化遗产^[20], 如果在革命老区到处盛开着象征“红色精神”的山丹, 无疑会强化红色印记, 推动红色旅游的发展。鉴于此, 项目组就近调查了山西省晋中市太谷区野生山丹的分布情况, 观察到了较为丰富的表型变异, 尤其是花色变异。为科学描述山丹花色的变异特征, 确定不同花色山丹的色素分布及含量, 从基因水平上解释花色变异的可能原因, 项目组从生理、解剖和分子等层面开展研究, 以期如山丹种质资源保护和创新性利用策略的制定提供理论依据, 为山丹遗传改良和种质创新提供潜在的方法。

1 材料与方法

1.1 太谷区自然条件及调查过程

调查区域位于山西省中晋中盆地东侧(东经 112° 28'-113° 01', 北纬 37° 12'-37° 3'2)。太谷区年极端最高和最低气温分别为 40.5 °C 和 -22.7 °C, 年平均气温 10.4 °C。降水量集中在 7-9 月, 年平均总降水量

397.1 mm，日最大降水量 84.5 mm。年平均无霜期 179 d。太谷区地势由东南向西北倾斜，有山地、丘陵和平原 3 种地貌。除城区外，范村镇、阳邑乡、侯城乡和小白乡位于东南方向，地势较高。

调查以范村镇、阳邑乡、侯城乡和小白乡 4 个高地势乡镇为主，于 2023 年 6 月末到 7 月初山丹开花期进行。调查时将样地名称、地形地貌、坡向，海拔、经度和纬度（集思宝 G120GPS 仪）；植株的茎粗（茎秆中部）、株高（地表到植株最高点）、中部叶片的长和宽、花朵数、第一朵花的直径、花色、茎秆颜色、花蕾绒毛以及伴生植物等记录在调查记录卡中（图 1）。数据测量使用游标卡尺或卷尺。每个样地至少测量 13 株。

图 1 山丹种质资源调查记录卡
Fig. 1 Germplasm survey card for *L. pumilum*

1.2 花色测定

剪取即将开放的不同颜色山丹花枝插入瓶中，带回山西农业大学城乡建设学院分子实验室。在开花第一天的同一时间，室内自然光条件下，采用目测法、比色卡法（英国皇家园林协会比色卡）和色差仪（CR10PLUS，柯尼卡美能达）分别测定每种花色内花被片的花色。比色卡重复对比 5 次，以出现次数最多的颜色为最终测定结果。将比色卡中白色作为标准，用色差仪测量花瓣得到花色的 L^* （明度）、 a^* （红度）、 b^* （黄度）、 c^* （彩度）值，重复 3 次。计算各花色间的色差值 $\Delta E = \sqrt[3]{\Delta L^{*2} + \Delta a^{*2} + \Delta b^{*2}}$ ， $\Delta E=1$ 称为 1 个 NBS 色差单位，大约相当于在最优试验条件下人眼所能知觉的 5 倍。NBS 单位与颜色差别感觉程度见表 1。

表 1 NBS 单位与颜色差别感觉程度

Table 1 National bureau of NBS system of expressing color differences

NBS 单位色差值	0-0.5	0.5-1.5	1.5-3	3-6	>6
ΔE NBS units					
感觉色差程度	(微小色差)	(小色差)	(较小色差)	(较大色差)	(大色差)
Critical remarks of color difference	感觉极微 (trace)	感觉轻微 (slight)	感觉明显 (noticeable)	感觉很明显 (appreciable)	感觉强烈 (much)

1.3 表皮细胞观察

用刀片在新鲜内花被片上划出小口，沿着维管束的方向徒手轻轻撕下花被片上表皮和下表皮，将其放入盛有去离子水的载玻片上，迅速盖好盖玻片并用光学显微镜（OLYMPUS BX50）观察其色素分布与细胞形态。观察 3 个生物学重复样品。

1.4 色素含量测定

叶绿素与类胡萝卜素测定方法采用 95%乙醇研磨提取法^[21]，总黄酮与花青素测定参考 Han^[22]的方法，并略有改动。取上清液在分光光度计（UV-1200，上海美谱达）测量吸光度值后，进行 3 个生物学重复后计算出色素含量。

1.5 总 RNA 的提取与 cDNA 第一链的合成

使用 AG RNAex Pro 试剂提取 4 种颜色山丹花瓣的总 RNA，每种颜色 3 个生物学重复，根据逆转录试剂盒（UnionScript First-strand cDNA Synthesis Mix for qPCR）的方法将其反转录为 cDNA，在-20℃下保存。

1.6 实时荧光定量（qRT-PCR）

以 4 种不同颜色山丹的花瓣 cDNA 为模板，利用 qRT-PCR（伯乐 CFX Duet）技术测定花青素生物合成途径的结构基因与转录因子的表达量（基因名及引物信息见表 2），每种颜色重复 3 次，以 *Eukaryotic initiation factor 1 (eIF 1)*（NCBI 登录号：KP861874）作为内参，反应体系与扩增程序均使用 Taq SYBR Green qPCR Premix (Universal)说明书中的方法，采用 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法分析结果^[23]。

表 2 结构基因引物信息

Table 2 Information of the primers

引物名称	正向引物 (5'-3')	反向引物 (5'-3')
Primer name	Forward Primer (5'-3')	Reverse Primer (5'-3')
<i>eIF1</i>	TATGGTGAGCTTCCTGACAACGT	TCACAAAGACAGTAACAACAGCGAT
<i>LpPAL</i>	GGCCGTCAAGAATACGGTCA	ACCAATACCCACGCAGTTT
<i>LpC4H</i>	AGAGCACGAAAGCGTCAAC	GTGCTGGATTCTGGGTGGT
<i>Lp4CL</i>	CGGTGTTGTTGTGTGGGTTG	ATCACTGGGCTCTTTGCCAG
<i>LpCHSa</i>	GCGAAGCTGGGACTGCAGAAGG	CAAGACCACCGTTTCCACGGTT
<i>LpCHSb</i>	CTGAAGCTGGCGCTGGACAAAAAG	GGTAGTGATCGGAATGCTGTGAAGA
<i>LpCH1a</i>	CAGTATGGTGTGCAGCTGGA	TGCTCCACCCAAATACCAC
<i>LpCH1b</i>	GGGCAACAATACTCCGAGAAGG	CCTTGAGAAGCTCGGAAATG
<i>LpF3H</i>	GGTGCCTTTGTCGTCAATCT	AACTTCGGTGGGCTTCTTCG
<i>LpF3'H</i>	ACGCACGACACAAACTTCAG	CGAGTGCTTCTGGGAAAAG
<i>LpDFR</i>	AATGGTTGCACCGGTGTGTT	GCACGTTACAGTTCCAGCA
<i>LpANS</i>	GGTGGTGACCAAGATGCTGT	CCAATGTGGACGAGAAGGGA
<i>Lp3GT</i>	GACATGAGGAAGGAGGTGGA	CCAACTCGTCTTCCACGATT
<i>Lp3RT</i>	GGTTTTTGACAGGACGAGA	CTCCCGTCACACTCTCCATT
<i>LpGST</i>	GCAAAAAGGAGCCCAATACA	GGTCAGGACCTTGGTCAGAA

<i>LpMYB12</i>	CGCAAATACGGGCACCACTTCAC	CAGCTTCACCCTGTTTCTTCATCCTCAACC
<i>LpbHLH2</i>	GGTGGTGACCAAGATGCTGT	CCAATGTGGACGAGAAGGGA
<i>LpWD40</i>	CCACTGAATCCTCCGTCGAA	CACGCTCGATGTCCCAGATG

1.7 数据处理

利用 Microsoft Excel 2021 进行数据处理，使用 IBM SPSS 20 进行表型性状与地理因子的 Pearson 相关系数分析，并对结果进行 t 检验，其中赋值如下：1.茎秆的颜色：绿色（0）；紫褐色（1）；2.花被片颜色：橙（0）；橙红（1）；鲜红（2）；深红（3）；紫红（4）；3.花蕾是否有绒毛：有（1）；无（0）；4.坡向：阴坡（0）；阳坡（1）。应用 GraphPad Prism 9 软件进行差异显著性分析，并绘制山丹色素含量与表达分析图，使用 ArcGIS 10.2 绘制调查样地与路线图。

2. 结果与分析

2.1 太谷区野生山丹分布范围、地貌及伴生植物

此次调查行程 380.67 km，涉及侯城乡、阳邑乡、小白乡、范村镇 4 个乡镇的 32 个样地（图 2）。调查发现，太谷的山丹分布在东经 112°39'50"-112°95'64"、北纬 37°19'12"-37°42'17"、海拔 963-1430 m 的范围内，共 1323 株。山丹分布地貌多为褶皱断块山地（图 3A），极少数为黄土地貌（图 3B）。褶皱断块山地地貌中，又多分布在悬崖边、山腰或道路两侧，少数分布在密林下以及庄稼地旁。山丹在阳坡、阴坡均有分布，其中阳坡 793 株，阴坡 530 株（1.5：1）。调查过程中发现山丹的伴生植物主要有：河朔堇花（*Wikstroemia chamaedaphne*）、野艾蒿（*Artemisia lavandulifolia*）、木蓝（*Indigofera tinctoria*）、黄刺玫（*Rosa xanthina*）、刺槐（*Robinia pseudoacacia*）、荆条（*Vitex negundo* var. *heterophylla*）、细裂叶莲蒿（*Artemisia stechmanniana*）、杠柳（*Periploca sepium*）等。

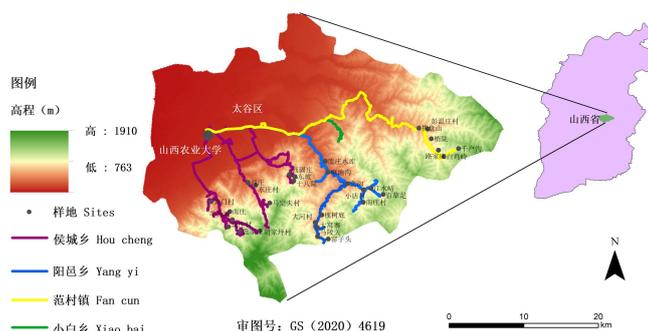


图 2 调查路径及样地信息

Fig. 2 Survey route and sample site information



A: 褶皱断块山地地貌; B: 黄土地貌

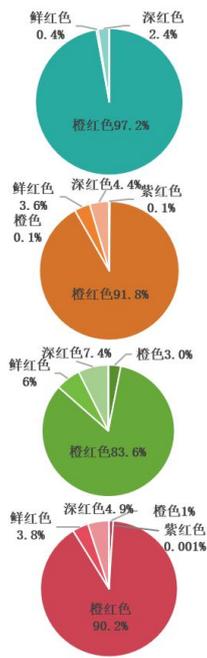
A: Fold and block mountain landscapes; B: Loess landscapes

图 3 太谷区山丹分布地貌

Fig. 3 Geomorphic characteristics of the regions where *L. pumilum* is distributed in Taigu

2.2 各样地野生山丹分布情况

所调查的 4 个乡镇中，除小白乡未发现山丹外，其它三个乡镇均有野生山丹分布。其中以阳邑乡为最多，共发现 683 株，范村镇和侯城乡分别发现 394 株和 246 株。调查发现，太谷区野生山丹以橙红色为主，共 1194 株，但也存在其它不同颜色(图 4)。最稀有的是紫红色，仅发现 1 株，位于阳邑乡小店村(112°81'02"E, 37°33'78"N)，其次是橙色，发现 13 株，12 株位于范村镇(梢院，陆家庄和白鸡岭)，1 株位于阳邑乡小店村(112°80'54"E, 37°33'34"N)。鲜红色发现 50 株，主要分布在阳邑乡(25 株)和范村镇(24 株)；侯城乡仅发现 1 株，位于东坡(112°70'59"E, 37°36'24"N)。深红色共 65 株，依然以阳邑乡(30 株)和范村镇(29 株)为主。阳邑乡小店村是唯一 5 种花色山丹共存的居群(图 4)。总体上，本次调查发现了 5 种花色的山丹，按照由浅入深的顺序依次为：橙色(13 株)，橙红色(1194 株)，鲜红色(50 株)，深红(65 株)，紫红色(1 株)，分别占比 1%，90.2%，3.8%，4.9%，0.001%。



样地	经度 (112° E)	纬度 (37° N)	颜色					总计
			橙	橙红	鲜红	深红	紫红	
羊为河	59°47' 61'23"	31°29' 82"	0	80	0	2	0	82
北庄村	58°54' 77"	31°53' 32'23"	0	18	0	0	0	18
东庄	39°50' 65'43"	19°12' 32'77"	0	41	0	0	0	41
西庄村	65°04' 77"	31°18' 32'43"	0	26	0	0	0	26
东坡	70°59'	36°24"	0	3	1	1	0	5
胡家坪村	62°94' 63'57"	29°82' 32'49"	0	16	0	0	0	16
马定夫村	65°67' 69"	32°95' 96"	0	3	0	0	0	3
南庄	61°13' 44"	29°80' 30'55"	0	4	0	0	0	4
十八院	69°47' 62"	36°62' 66"	0	16	0	2	0	18
西固庄	69°78' 70'44"	36°40' 62"	0	23	0	1	0	24
龙门村	56°43' 65'00"	30°49' 33'55"	0	10	0	0	0	10
范家庄	60°55' 61'03"	29°70' 30'43"	0	12	0	0	0	12
小计			0	239	1	6	0	246
小店村	80°54' 81'02"	33°33' 78"	1	71	1	3	1	77
南庄村	78°98' 79'85"	31°29' 34'44"	0	128	10	6	0	144
庞庄水库	74°65' 82'97"	34°88' 38'15"	0	56	0	2	0	58
大河村	72°84' 73'01"	29°51' 30'33"	0	4	0	0	0	4
百草足	80°37' 89'11"	33°02' 34'19"	0	31	0	2	0	33
大窝寨	72°99' 73'25"	29°55' 69"	0	24	0	2	0	26
槐树底	73°54'	31°09"	0	1	0	0	0	1
江水峪	80°42' 83'03"	32°57' 34'88"	0	30	3	1	0	32
麻地沟	74°96' 75'16"	35°85' 36'14"	0	30	0	0	0	30
李沟	78°60' 80'31"	34°23' 88"	0	30	0	0	0	30
马陵头	72°90' 73'86"	28°16' 93"	0	26	0	1	0	27
窑子头	73°78' 74'46"	27°28' 28'15"	0	195	11	13	0	219
小计			1	626	25	30	1	683
棋盘山	85°67'	42°17"	0	1	0	0	0	1
彭温庄村	90°71' 91'30"	39°66' 40'80"	0	36	3	0	0	39
稍院	91°12' 24"	36°84' 39'65"	7	107	2	1	0	117
路家庄	91°32' 93'29"	36°82' 39'02"	2	92	7	14	0	115
千户沟	37°25' 95'64"	37°19' 65"	0	7	1	0	0	8
白鸡岭	92°96' 94'28"	36°80' 37'14"	3	86	11	14	0	114
小计			12	329	24	29	0	394
总计			13	1194	50	65	1	1323

图 4 太谷区不同颜色山丹分布

Fig. 4 Distribution of *L. pumilum* with various color variations in Taigu

2.3 太谷区野生山丹表型性状多样性

调查中发现山丹表型上存在丰富的多样性，除花色外，还表现在不同茎颜色、花蕾被绒毛多少和种子颜色等方面。山丹茎多为绿色，但发现 5 株茎为紫褐色（图 5A、B）。81%的山丹花蕾有绒毛，根据花蕾绒毛的多少，可将山丹分为花蕾无绒毛、花蕾少量绒毛和花蕾密被绒毛 3 种（图 5C、D、E）。山丹的种皮一般为褐色（图 5H），但发现一株果实紫红色（图 5G），其种皮也为紫红色的山丹（图 5I）。



A: 绿色茎秆; B: 紫褐色茎秆; C: 无绒毛花蕾; D: 少量绒毛花蕾;

E: 密被绒毛花蕾; F: 褐色种皮种子; G: 紫红色种皮种子

A: Green stem; B: Purple-brown stem; C: Flower bud without trichome; D: Flower bud scarcely covered with trichome;

E: Flower bud densely covered with trichome; F: Seeds with brown coat; G: Seeds with purple coat

图 5 山丹茎秆颜色、花蕾绒毛与种皮颜色

Fig. 5 Stem color, flower bud trichome and seed coat color of *L. pumilum*

各居群间山丹的茎粗、叶长、叶宽、花径均差异不显著，但株高差异显著（表 3）。侯城乡山丹平均株高为 59.74 cm，显著低于阳邑乡与范村镇的山丹。各居群茎粗、株高和叶宽的变异系数大都超过 0.3

(0.29-0.42)，说明即使在同一乡镇，这3种性状的变异幅度也比较大；相较而言，叶长和花径的变异系数较小(0.12-0.28)。茎粗、株高和叶宽的变化可能受种球大小的影响，而株高的变化也可能与地理位置有关。

表3 不同居群野生山丹数量性状

Table 3 Quantitative traits of *L. pumilum* in different populations

居群 Population	茎粗 (cm) Stem diameter	变异 系数 CV	株高 (cm) Height	变异 系数 CV	叶长 (cm) Leaf length	变异 系数 CV	叶宽 (cm) Leaf width	变异 系数 CV	花径 (cm) Flower diameter	变异 系数 CV	花朵数 Flowers
侯城乡 Houcheng	0.28±0.09 a	0.32	59.74±17.86 b	0.30	6.54±1.43 a	0.22	0.22±0.06 a	0.29	4.75±1.08 a	0.23	3
阳邑乡 Yangyi	0.33±0.11 a	0.34	75.02±27.25 a	0.36	6.81±1.90 a	0.28	0.24±0.09 a	0.38	4.68±1.17 a	0.25	5
范村镇 Fancun	0.28±0.11 a	0.39	64.11±26.56 a	0.41	6.52±1.19 a	0.18	0.26±0.11 a	0.42	4.37±0.54 a	0.12	3

不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$)；下同

Different lowercase letters indicate significant difference ($P<0.05$); The same as below

2.4 山丹表型性状与地理因子之间的相关性分析

对样地山丹的8种表型性状与各样地的地理因子(海拔、经度、纬度、坡向)进行相关性分析与显著性检验。分析结果见表4，海拔与株高显著负相关，相关系数为-0.380，海拔越高，株高越低。经度与花色显著正相关，相关系数为0.280，经度越大，地理位置越靠东，花色的变异越丰富。结合图1和图3，由侯城乡到阳邑乡再到范村镇，越往东，花色变异的的山丹数量越多。经度、纬度与茎秆颜色显著负相关，相关系数分别为-0.815与-0.324。坡向与所有性状没有显著相关关系。茎粗、叶长宽比、花径、花朵数与花蕾毛等性状与4个地理因子均未达到显著的相关性。可见株高的多样性与海拔高度有显著的关系，而花色与茎秆颜色的多样性与植物分布的位置有显著的相关性。

表4 山丹表型性状与地理因子之间的相关关系

Table 4 Correlation between phenotypic traits of *L. pumilum* and geographic factors

性状 Traits	海拔 Altitude	经度 Longitude	纬度 Latitude	坡向 Aspect
茎粗 Stem diameter	-0.179	0.115	0.086	0.168
株高 Height	-0.380*	0.194	0.189	0.018
叶长宽比 Aspect ratio of leaf	-0.124	-0.003	-0.023	0.085
花径 Flower diameter	-0.055	0.056	0.048	0.071
花朵数 Number of flowers	-0.139	0.193	0.043	0.148
花色 Flower color	0.14	0.280*	0.15	0.041
茎秆颜色 Stem color	-0.154	-0.815*	-0.324*	-0.173
花蕾毛 Flower bud trichome	0.205	0.002	0.001	0.027

*表示差异显著 ($P<0.05$)

* indicate significant difference ($P<0.05$)

2.5 不同花色山丹色彩特征

比色卡测定结果显示，不同花色山丹对比到了4个组别的颜色，分别是 Orange group, Orange-red group、Red group 和 Purple-red group。橙色比对到 Orange group N25A，橙红比对到 Orange-red group 33A。鲜红色

与深红色都比对到了 Red group, 但深红要比鲜红颜色更深、明度更低, 鲜红色比对到 Red group 42A, 深红色比对到 Red group 53A; 紫红色比对到 Red-purple group 59A (图 6)。比色卡的结果显示调查所命名的 5 种颜色, 与英国皇家园林协会比色卡所命名颜色一致。



A: 橙色; B: 橙红色; C: 鲜红色; D: 深红色; E: 紫红色

A: Orange; B: Orange red; C: Red; D: Dark red; E: Purple red

图 6 基于比色卡的山丹花色特征

Fig. 6 Color features of *L. pumilum* based on color chart

利用色差仪对花色特征进行分析, 花色的 a^* 、 b^* 值均为正值, 表明山丹颜色总体上偏红和黄, 属于红黄系, 而非蓝绿系, 具有暖色调。按照橙色、橙红色、鲜红色、深红色和紫红色的顺序, 山丹的 L^* 值和 b^* 值均依次降低, 且差异显著, 表明山丹花瓣的暗度和黄度增加。橙红色山丹的 a^* 值为 54.70, 显著高于其它颜色, 说明橙红色山丹看上去最红, 其次是橙色和鲜红色。由鲜红色到深红色和紫红色 a^* 值显著降低, 表明山丹的红度逐渐降低。 c^* 值反映了颜色的纯正度, c^* 值越大代表颜色越纯正、越鲜艳。橙色与橙红色的 c^* 值差异不显著, 但均显著高于其它颜色的山丹。说明橙色与橙红色较其它颜色更为纯正。计算颜色间的总色差, 橙色与橙红色间 $\Delta E=4.82$, 在 $3 < NBS < 6$ 之间, 说明两个颜色之间色差感觉很明显, 其余花色之间 ΔE 均远高于 6 个 NBS 单位, 表明其余各颜色之间色差感觉强烈。

表 5 山丹花色特征

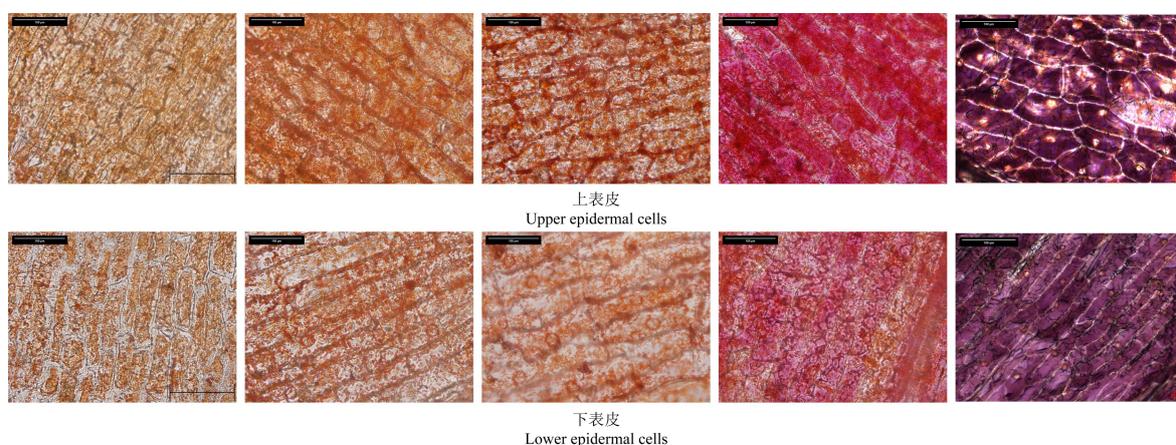
Table 5 Color features of *L. pumilum* based on colorimeter

花色 Flower color	L^*	a^*	b^*	c^*	ΔE (NBS)			
					橙色	橙红色	鲜红色	深红色
					Orange	Orange red	Red	Dark red
橙色 Orange	56.13 ± 1.85 a	45.80 ± 1.90 b	50.23 ± 2.15 a	68.03 ± 0.31 a	0			
橙红色 Orange red	49.67 ± 1.98 b	54.70 ± 2.12 a	38.57 ± 1.74 b	66.97 ± 0.72 a	4.82	0		
鲜红色 Red	42.37 ± 1.95 c	48.20 ± 2.19 b	28.47 ± 1.85 c	56.03 ± 0.93 b	17.96	13.13	0	
深红色 Dark red	34.20 ± 1.82 d	34.53 ± 2.66 c	16.07 ± 2.85 d	38.23 ± 1.22 c	36.92	32.09	18.96	0
紫红色 Purple red	29.93 ± 1.05 d	23.27 ± 1.05 d	5.73 ± 1.09 e	24.00 ± 1.26 d	49.85	45.02	31.89	12.93

2.6 不同花色山丹色素分布

5种不同花色山丹上、下表皮观察发现，其上、下表皮均为不规则长方形。显微镜下，上表皮色素含量肉眼可见高于下表皮（图7）。说明山丹花被片的正面和反面呈现相同颜色，但正面的颜色比反面的颜色深。5种花色上、下表皮细胞形状无明显差异，说明花色变异与细胞形状无关。

类胡萝卜素主要分布在有色体中，花青素主要分布于液泡中。显微镜下，橙色、橙红色与鲜红色山丹中有色体不均匀分布在细胞中，使3者花瓣均呈现橙色，推测类胡萝卜素是这3类上、下表皮中主要的显色物质，且其含量的差异导致花瓣橙色深浅有别。深红色与紫红色山丹的花瓣中，上、下表皮中均显示橙与紫红两种颜色，类胡萝卜素在有色体中的颜色被液泡中的花青素所遮盖，2种山丹内可能类胡萝卜素与花青素共同显色。



从左至右分别是橙色，橙红色，鲜红色，深红色，紫红色

From left to right, orange, orange red, red, dark red, purple red

图7 不同花色山丹上、下表皮

Fig. 7 Upper and lower epidermal cells of *L. pumilum* with different colors

2.7 不同花色山丹色素含量差异分析

从图8可以看出，所有颜色山丹的总黄酮含量差异不显著。鲜红色山丹的类胡萝卜素含量最高，达到了132576 $\mu\text{g/g}$ ，显著高于其他颜色山丹；紫红色山丹类胡萝卜素含量显著最低，为59295 $\mu\text{g/g}$ ，但也比任何颜色中叶绿素（148.3-736.5 $\mu\text{g/g}$ ）和总花青素（47.83-4340 $\mu\text{g/g}$ ）的含量高。可见类胡萝卜素是所有颜色山丹主要的呈色物质，在鲜红色山丹中显著高于其它颜色的山丹。与鲜红色山丹相比，类胡萝卜素含量在深红色和紫红色山丹中显著降低，但花青素含量逐渐升高，且紫红色山丹中花青素含量显著高于鲜红色和深红色山丹，说明紫红色山丹可能是由类胡萝卜素和花青素共同作用而呈色。橙色和橙红色颜色相近，其类胡萝卜素含量差异不显著，花青素含量差异也不显著，但叶绿素含量差异达显著水平，推测橙红色山丹有别于橙色山丹的主要原因是叶绿素含量显著增加。

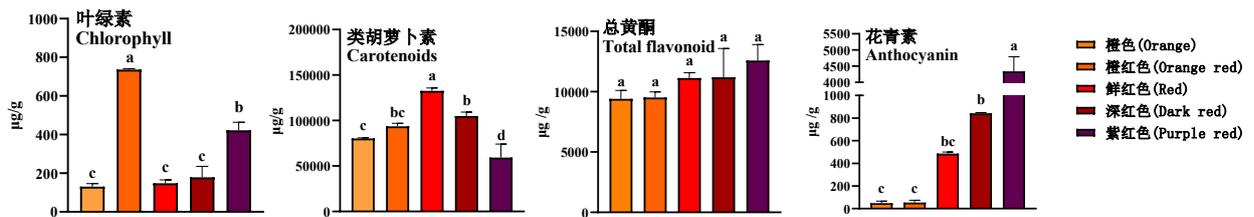


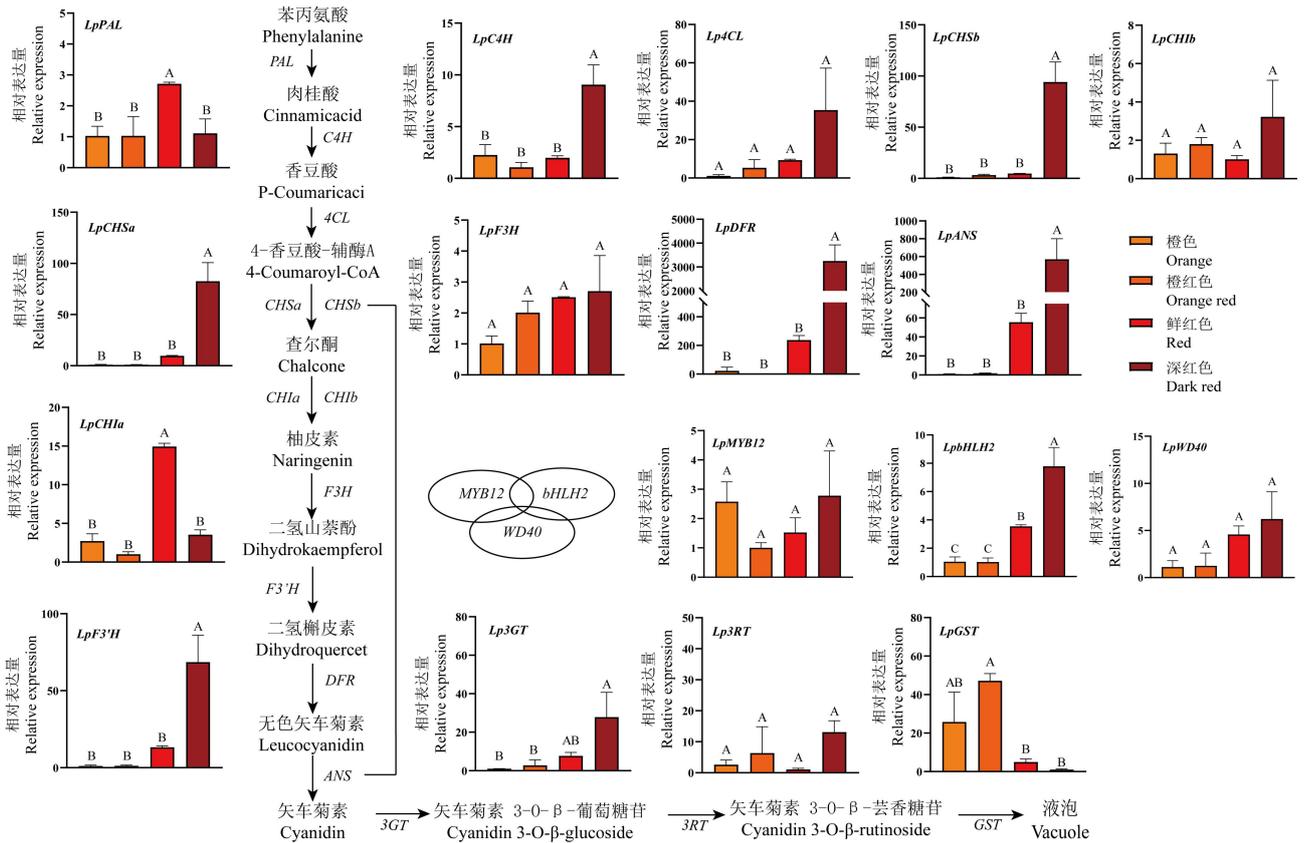
图 8 不同花色山丹叶绿素、类胡萝卜素、总黄酮、花青素含量

Fig. 8 Chlorophyll, carotenoids, total flavonoid and anthocyanin contents in *L. pumilum* with different colors

2.8 花青素生物合成途径相关基因的表达

山丹常被认为是橙色系百合的代表之一，但在太谷区出现了花青素含量逐渐升高的鲜红色、深红色，甚至紫红色。为从分子水平探究可能的原因，检测了花青素生物合成途径结构基因和相关转录因子的表达水平。因紫红色山丹仅发现 1 株，材料太少，相关基因的表达水平仅在除紫红色山丹外的其它 4 种颜色的山丹中进行。

在 14 个花青素合成通路结构基因中，*Lp4CL*、*LpCH1b*、*LpF3H* 与 *Lp3RT* 的表达水平在所有颜色中均差异不显著。*LpPAL* 基因在鲜红色山丹中表达水平极显著高于其它颜色，可能对鲜红色山丹的花色形成起关键作用。橙色和橙红色中 *LpGST* 的表达水平极显著高于其它颜色，可能对类胡萝卜素的积累起关键作用。有 6 个基因 (*LpC4H*、*LpCHSa*、*LpCHSb*、*LpF3'H*、*LpDFR*、*LpANS*) 在深红色中极显著高表达，其中 *LpDFR* 的相对表达水平达到 3252，推测这个基因可能是引起山丹颜色由鲜红变成深红的关键基因。在 3 个转录因子调控基因中，*LpbHLH2* 在深红色山丹中表达水平极显著高于其他颜色，*LpMYB12* 与 *LpWD40* 在不同颜色中的表达差异均不显著，推测 *LpbHLH2* 可能参与调控了山丹花青素的合成。



不同大写字母表示差异极显著 ($P < 0.01$)

Different uppercase letters indicate extreme significant difference ($P < 0.01$)

图9 花青素生物合成途径基因表达量

Fig. 9 Expression level of genes in anthocyanin biosynthesis pathway

3 讨论与结论

野生植物作为重要的战略资源和遗传资源，是文化发展的物质载体和灵感源泉，保护野生植物资源是实现生态和资源安全的重要保障^[24]。虽然山丹并不是濒危野生植物，但通过与 60 岁以上村民的交谈，了解到歌曲《山丹丹开花红艳艳》所描写的“漫山遍野”都是山丹的场景已经不复存在。本次调查首次针对太谷区山丹进行数量调查，明确山西省晋中市太谷区野生山丹仅 1323 株。据中国植物志载^[25]：山丹生长于海拔 400-2600 m 的山坡草地或林缘，调查发现太谷区山丹分布的最低海拔高度为 963 m。低海拔区域人类活动频繁，可能会使野生山丹的生存环境受到侵扰。太谷县小白乡形成了以苗木、红枣、玛钢碳素和新型产业园区为主的产业格局，并没有发现野生山丹的踪迹，可能也是受到干扰的原因。调查中发现少量村民直接将山丹种植在庭院内，生长良好，这实际上是村民一种不自觉的迁地保护行为。冯晨等^[26]提出植物并地保护方案，对实现山丹种质多样性保护也是适用的。

太谷区野生山丹的数量虽然不多，但具有较为丰富的表型多样性，主要表现在花蕾表面绒毛的多少和花色的不同。太谷区 81% 的野生山丹花蕾表面被绒毛，远高于李洁等人被绒毛山丹野外的自然分离 57.99%

的比例^[27]。一般认为，表皮毛是植物应对不良环境、生物侵害和机械损伤而产生的一种附属物^[27]，这说明太谷区山丹所生长的自然环境是比较复杂的，有利于产生种质多样性。花色是衡量植物观赏价值的重要性状，许多研究都注意到了野生百合种内花色的明显变异，除山丹^[10]外，还有淡黄花百合^[13]和野百合^[14]。本研究首次在同域内发现山丹花色的多种变异。以前的调查对野生资源变异花色的描述停留在肉眼辨别的水平，这种描述受主观意识和光照强度等一系列外界因素影响^[28]。比如橙红色和橙黄色，不同的人可能对同一颜色会产生不同的描述。本研究采用比色卡和色差仪对肉眼辨别的色彩进行特征分析，提高了定色的科学性，并由此明确了太谷区 5 种变异花色色彩的名称及其特征。太谷区的山丹以橙红色最多，橙红色 a^* 值和 c^* 值显著高于其它颜色，其红度最高，颜色最纯。这个结果不同于分布于延安^[5]和辽宁^[6]的山丹主要是鲜红色的报道，这种不同可能是地理分布造成的，也可能是对颜色的不同描述造成的。遗憾的是，为避免破坏野生资源，本次调查采取野外勘测的方式进行，野生山丹多分布于褶皱断块山地，人不易到达，导致本次居群调查的样本容量有限，未能对居群表型进行系统性评价。

百合花色素主要为花青素和类胡萝卜素，两者可能单独成色，也可能混合成色^[29]。郭鸿飞等^[9]认为橙色山丹含有叶绿素和极少量的花青素，其主要呈色物质是类胡萝卜素。基于花色素含量测定，5 种颜色山丹的花瓣均含有较高的类胡萝卜素，橙红色有含量显著高的叶绿素，这与郭鸿飞等人的研究结果一致。但从花瓣表皮细胞观察和花青素含量测定结果可以看出，从橙色到深红色/紫红色，花青素的含量越来越高，几乎覆盖了类胡萝卜素的呈色。本次基于数量的调查，首次明确了太谷区野生山丹的花色变异规律，发现橙色和紫红色是稀缺山丹。是什么原因促使花青素逐渐积累，而类胡萝卜素的含量由鲜红色向橙色或紫红色两个方向逐渐减少呢？是传粉者的影响，还是非传粉者的影响？山丹花色进化走向，是橙色方向还是紫色方向？更深入细致的生态学研究或许可以揭开谜底。

相比生态因素，突变因素也是造成物种分化的原因之一^[30]。细叶百合以异交为主，部分自交^[31]，同一乡镇存在不同颜色的事实表明，不同颜色间的山丹有杂交的可能。5 种颜色山丹的形成是否是基因突变-漂变的结果还需从分子层面进行解释。*DFR* 的突变是仙女扇 (*Clarkia gracilis*) 粉色花瓣上产生紫红色斑点的原因之一^[32-33]。*LsMYB12* 和 *DFR* 的突变使红色的鹿子百合 (*L. speciosum*) 和粉色的垂花百合 (*L. cernuum*) 出现白花变种^[15-16]。本研究发现转录因子基因 *bHLH2* 和花青素生物合成途径中的结构基因 *DFR* 在不同颜色山丹花瓣中的表达趋势一致，且都在深红色中显著高表达，两者可能是山丹花色分化的基因基础。目前，作者已采集样本进行山丹花瓣的转录组与代谢组的联合分析，希望不久的将来能系统揭示山丹花色变异的分子机制。

越来越多的研究发现，花青素合成通路和类胡萝卜素合成通路通过结构基因和转录因子间的协同作用，共同影响颜色的生成。西红柿中的 *PSY* 基因和 *CHS* 基因^[34]、OT 百合 ‘Black Beauty’ 中的 *HY5* 基因^[35]，以及水稻中的 *OsWRKY13* 基因^[36]，它们表达水平的上调或下调，控制着黄酮类和类胡萝卜素间物质的流动。

调查发现，太谷区小店村同时存在 5 种颜色山丹，深入调查，是否可以从太谷区找到山丹同域物种起源的证据？虽然本研究没有检测 5 种花色山丹类胡萝卜素合成通路相关基因的表达水平，没有探究类胡萝卜素和黄酮类物质间的协同调控机理，但从 5 种颜色山丹色素含量变化趋势和小店村同时存在不同花色变异山丹的结果看，野生山丹可能是研究黄酮类代谢通路和类胡萝卜素代谢通路协同调控花色变异的一个有价值的模型。

总体上本研究首次对太谷区野生山丹进行资源调查，发现太谷区野生山丹共 1323 株，主要分布在侯城乡、阳邑乡和范村镇海拔 963 m-1430 m 的褶皱断块山地。这些种质在株高、茎色、花色、花蕾被绒毛和种子颜色等方面具有不同的特征。本研究重点关注了花色变异，通过比色卡、色差仪、花瓣表皮细胞观察、色素含量测定等方法明确了不同种质的花色特征，并利用 qPCR 技术初步推测出山丹花青素积累的 *bHLH2-DFR* 基因互作基础。本研究不仅为深入开展太谷区山丹种群生态学研究提供了数据基础和关键线索，更为理解山丹花色的遗传机制和进化过程提供了宝贵材料和研究视角。

参考文献

- [1] Matsuo Y, Takaku R, Mimaki Y. Novel steroidal glycosides from the bulbs of *Lilium pumilum*. *Molecules*, 2015, 20(9): 16255-16265
- [2] Liang Z, Zhang J, Sun M, Zhang Y, Zhang X, Li H, Shi L. Variation of phenolic compounds and antioxidant capacities in different organs of *Lilium pumilum*. *Natural Product Communications*, 2018, 13(6): 1934578X1801300616
- [3] So K, Wang J, Sun S, Che H, Zhang Y. Comprehensive analysis of MYB gene family and their expression under various stress conditions in *Lilium pumilum*. *Scientia Horticulturae*, 2024, 327: 112764
- [4] Wang Z, Wan W, Shi M, Ji S, Zhang L, Wang X, Zhang L, Cui H, Liu X, Sun H, Yang F, Jin S. GDSL in *Lilium pumilum* (LpGDSL) confers saline-alkali resistance to the plant by enhancing the lignin content and balancing the ROS. *International Journal of Molecular Sciences*, 2024, 25(17): 9319
- [5] 郝凯凯. 延安地区野生山丹种质资源遗传多样性研究. 延安: 延安大学, 2017
Hao K K. Research on genetic diversity of wild *Lilium pumilum* DC germplasm resources in Yan'an area. Yan'an: Yan'an University, 2017
- [6] 雷家军, 荣立苹, 毕晓颖, 郑洋, 于殿成. 辽宁省野生百合资源的调查与分类研究. *沈阳农业大学学报*, 2008, 39(2): 161-164
Lei J J, Rong L P, Bi X Y, Zheng Y, Yu D C. Investigation and classification of *Lilium* germplasm resources in Liaoning province. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2008, 39(2): 161-164
- [7] 张述景, 智利红, 焦乐勤, 许文营. 豫西山区野生百合形态特征的研究. *安徽农业科学*, 2008, 36(16): 6760-6761, 6800
Zhang S J, Zhi L H, Jiao L Q, Xu W Y. Study on the morphological characteristics of wild lily from the mountainous area of western Henan province. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2008, 36(16): 6760-6761, 6800
- [8] 靳磊, 刘师源, 袁博, 李越, 张萍. 罗山细叶百合资源的初步调查. *农业科学研究*, 2015, 36(3): 90-93
Jin L, Liu S Y, Yuan B, Li Y, Zhang P. Preliminary investigation of *Lilium pumilum* DC. in Luoshan Mountain. *Journal of Agricultural Sciences*, 2015, 36(3): 90-93
- [9] 靳洋洋. 长白山区五种百合属植物保护研究. 长春: 吉林大学, 2017
Jin Y Y. Conversation Studies of five *Lilium* species located in Mountain Changbai area. Chang'chun: Jilin University, 2017
- [10] 刘冬云, 刘燕. 山丹不同居群花器官的形态多样性研究. *植物遗传资源学报*, 2012, 13(6): 997-1004
Liu D Y, Liu Y. Floral diversity of the different populations of *Lilium pumilum* DC. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2012, 13(6): 997-1004
- [11] 郭鸿飞, 张延龙, 牛立新, 罗建让. 8 种中国野生百合花色色素成分分析. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2015, 43(3): 98-104
Guo H F, Zhang Y L, Niu L X, Luo J R. Petal pigments of eight wild *Lilium* species native to China. *Journal of Northwest A&F University: Natural Sciences Edition*, 2015, 43(3): 98-104
- [12] 杜方. 百合属的起源, 分类及资源多样性. *中国农业大学学报*, 2023, 28(4): 68-79
Du F. Origin, classification and germplasm diversity in *Lilium*. *Journal of china agricultural university*, 2023, 28(4): 68-79

- [13] 张绍斌. 云南淡黄花百合遗传多样性与进化研究. 成都: 四川大学, 2003.
Zhang S B. Studies on genetic diversity and evolution of *Lilium sulphureum* Baker apud Hook.f. in Yunnan. Cheng'du: Sichuan University. 2003
- [14] 梁振旭. 川、陕及其毗邻地区野生百合种质资源调查与评价. 咸阳: 西北农林科技大学, 2015
Liang Z X. Investigation and evaluation on wild *Lilium* native to Sichuan、Shanxi Province and its adjacent area. Xian'yang: Northwest A&F University, 2015
- [15] Suzuki K, Tasaki K, Yamagishi M. Two distinct spontaneous mutations involved in white flower development in *Lilium speciosum*. *Molecular breeding*, 2015, 35:1-14
- [16] Yamagishi M. White with partially pink flower color in *Lilium cernuum* var. *album* is caused by transcriptional regulation of anthocyanin biosynthesis genes. *Scientia Horticulturae*, 2020, 260: 108880
- [17] Kautt AF, Kratochwil CF, Nater A, Machado-schiaffino G, Olave M, Henning F, Torres-dowdall J, Härer A, Hulsey CD, Franchini P, Pippel M, Myers EW, Meyer A. Contrasting signatures of genomic divergence during sympatric speciation. *Nature*, 2020. 588(7836): 106-111
- [18] Tanaka Y, Sasaki N, Ohmiya A. Biosynthesis of plant pigments: anthocyanins, betalains and carotenoids. *Plant J*, 2008, 54(4): 733-49
- [19] Ye L, Möller M, Luo Y, Zou J, Zheng W, Wang Y, Liu J, Zhu A, Hu J, Li D, Gao L. Differential expressions of anthocyanin synthesis genes underlie flower color divergence in a sympatric *Rhododendron sanguineum* complex. *BMC Plant Biology*, 2021, 21(1): 204
- [20] 王雪. 山西红色文化遗产的空间分布及分异格局形成机制. *中国文化遗产*, 2024, (4): 51-57
Wang X. Spatial distribution and forming mechanism of differentiation pattern of Shanxi's red cultural heritage. *China Cultural Heritage*, 2024,(4): 51-57
- [21] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社. 2000.130-134
Li H S. Principles and techniques of plant physiology and biochemical experiments. Beijing: Higher Education Press. 2000.130-134
- [22] Han M, Lu R, Liu C, Zhao S, Du F, Yang X, Zhen Z, Chen X. Multi-omics analysis revealed the difference in pigment accumulation profiles between *Syringa oblata* and *S. oblata* var. *alba*. *Scientia Horticulturae*, 2024, 337: 113467
- [23] Livak K J, Schmittgen T D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the 2⁻ΔΔCT method. *methods*, 2001, 25(4): 402-408
- [24] 万萍萍, 王利松, 吴少东, 谢明华. 江西省重点保护野生维管植物的比较研究和地理分布. *广西植物*, 2024, 1-19
Wang P P, Wang L S, Wu S D, Xie M H. Comparative study and geographical distribution of keyprotected wild vascular plants in Jiangxi Province, China. *Guihaia*, 2024, 1-19
- [25] 中国科学院中国植物志编辑委员会编. 中国植物志-第 14 卷. 北京: 科学出版社, 1980.
Editorial Committee of Flora Reipublicae Popularis Sinicae, Flora of China - Volume 14. Beijing: Science Press, Chinese Academy of Sciences. 1980
- [26] 冯晨, 张洁, 黄宏文. 统筹植物就地保护与迁地保护的解决方案: 植物并地保护(parallel situ conservation). *生物多样性*, 2023, 31(9): 38-48
Feng C, Zhang J, Huang H W. Parallel situ conservation: A new plant conservation strategy to integrate in situ and ex situ conservation of plants. *Biodiversity Science*, 2023, 31(9): 38-48
- [27] 李洁. 山丹花蕾表皮毛发生规律与 30 种百合花粉的形态研究. 邯郸: 河北工程大学, 2021
Li J. Study on the occurrence pattern of *Lilium pumilum* flower bud trichome and pollen morphology of 30 Lilies. Han'dan: Hebei University of Engineering, 2021
- [28] 王静, 徐雷锋, 王令, 祁先宇, 宋蒙, 曹雨薇, 何国仁, 唐玉超, 杨盼盼, 明军. 百合花色表型数量分类研究. *园艺学报*, 2022. 49(3): 571-580
Wang J, Xu L F, Wang L, Qi X Y, Song M, Cao Y W, He G R, Tang Y C, Yang P P, MING JUN. The numerical classification of flower color phenotype in lily. *Acta Horticulturae Sinica*, 2022, 49(3): 571-580
- [29] 毕蒙蒙, 曹雨薇, 宋蒙, 唐玉超, 何国仁, 杨悦, 杨盼盼, 徐雷锋, 明军. 百合花色研究进展. *园艺学报*, 2021, 48(10): 2073-2086
Bi M M, Cao Y W, Song M, Tang Y C, He G R, Yang Y, Yang P P, Xu L F, Ming J. Advances in flower color research of *Lilium*. *Acta Horticulturae Sinica*, 2021, 48(10): 2073-2086
- [30] 汪章沛, 陈林, 王贤荣. 被子植物同域物种形成研究进展. *广西植物*, 2022, 42(1): 14-24
Wang Z P, Chen L, Wang X R. Research progress of angiosperms sympatric speciation. *Guihaia*, 2022, 42(1): 14-24
- [31] 杨利平. 细叶百合的生殖生态学研究. 哈尔滨: 东北林业大学, 2002
Yang L P. Study on reproductive ecology of *Lilium pumilum* DC. Ha'erbin: Northeast Forestry University, 2002
- [32] Glover B J, Walker R H, Moyroud E, Edwige M, Samuel F. B. How to spot a flower. *New Phytologist*, 2013, 197(3): 687-689
- [33] Martins T R, Berg J J, Blinka S, Rausher M D, Baum, D A. Precise spatio-temporal regulation of the anthocyanin biosynthetic pathway leads to petal spot formation in *Clarkia gracilis* (Onagraceae). *New Phytologist*, 2013, 197(3): 958-969

- [34] Cao X, Du R, Xu Y, Wu Y, Ye K, Ma J, Lyu Y, Sun T, Zhu X, Liu Z, Yin J, Zhu G, Huang Z, Lyu H, Huang S, Zhang J. Phytoene synthases 1 modulates tomato fruit quality through influencing the metabolic flux between carotenoid and flavonoid pathways. *Horticultural Plant Journal*, 2023,1-15
- [35] Yu P, Piao M, Kong X, Liu Y, Gao L, Huang Y, Jin Z, Gong T, Lu J, Wu X, Gao X, He H, Jia G. The coordinated interaction or regulation between anthocyanin and carotenoid pathways in OT hybrid lilies based on metabolome and time-course transcriptomics analysis. *Industrial Crops and Products*, 2024, 222: 119795
- [36] Yokotani N, Sato Y, Tanabe S, Chujo T, Shimizu T, Okada K, Yamane H, Shimono M, Sugano S, Takatsuji H, Kaku H, Minami E, Nishizawa Y. WRKY76 is a rice transcriptional repressor playing opposite roles in blast disease resistance and cold stress tolerance. *Journal of experimental botany*, 2013, 64(16): 5085-5097