

彩叶树种叶片色彩的调控机理与应用

赵 妍¹ 孙高凯¹ 张 旭¹ 高 燕² 韩艺杰² 孙向阳^{2*}

(1. 北京市大兴区六合庄林场, 北京 102629; 2. 北京林业大学林学院, 北京 100083)

摘 要: 彩叶植物是城市园林“增彩延绿”阶段的重要元素,但在实际生产应用中经常存在不变色或迟变色的问题,降低了园林环境的美感。为探究彩叶树种叶片变色的调控机理与应用,该文综合分析中国彩叶树种的季节性分类,探讨基因和环境因素对彩叶树种自然变色的影响机制,并评估不同理化措施对叶片变色的影响及其效果。研究发现,低氮低磷适度钾的施肥方式、可溶性糖、酸性化学试剂和乙烯利等对叶片呈色有积极作用,赤霉素则起抑制作用。物理修剪通过影响植物光合作用的营养分配,促进叶片变色。水分对叶片呈色的影响复杂,需进一步研究。该文为中国彩叶植物叶片变色理论研究提供了新的视角,为提升彩叶植物的观赏价值和生态效益提供了科学依据。

关键词: 叶色调控; 地理区划; 钾; 花青素

中图分类号: S718.43

文献标识码: A

文章编号: 2097-5279(2025)01-0029-09

Mechanism and applications of leaf color regulation in color-leaved plants

ZHAO Yan¹ SUN Gaokai¹ ZHANG Xu¹ GAO Yan² HAN Yijie² SUN Xiangyang^{2*}

(1. Liuhezhuang Forest Farm, Daxing District, Beijing 102629, China; 2. College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: As an important element of urban garden, color-leaved plants have significant economic and ecological value. In this study, we comprehensively analyzed the seasonal classification of color-leaved tree species in China, explored the influence mechanism of genes and environmental factors on the natural discoloration of color-leaved tree species, and evaluated the effects and effects of different physical and chemical measures on leaf discoloration. It was found that fertilization methods with low nitrogen, low phosphorus and moderate potassium, soluble sugar, acidic chemical reagents and ethephon had a positive effect on the leaf coloring, while gibberellin played an inhibitory role. Physical pruning promotes leaf discoloration by influencing the nutrient distribution of plant photosynthesis. The effect of moisture on leaf color is complex and needs to be further studied. This study provides a new perspective for the theoretical study of leaf discoloration of color-leaved plants in China, provides a scientific basis for improving the ornamental value and ecological benefits of color-leaved plants, and helps to improve the livability of urban ecological environment.

Key words: leaf color control; geographical divisions; potassium; anthocyanidin

随着城市化进程的加快和园林绿化植物的精细化管理,传统的城市增绿园林设计逐渐转为“增彩延绿”,彩叶植物的重要性逐渐提高。彩叶植物是指在生长期中,叶色与自然绿色有明显区别的植物类群,基本特征是具备一致的变色期、较长的观赏期和整齐的落叶期(于晓南和张启翔,2000)。彩叶植物在城市园林中占据极其重要的地位,其不仅在视觉上提供丰富的色彩变化,还可以增加景观的美观度和多样性。

从种源的角度看,中国彩叶树种的种源极其丰富,据统计达400余种,隶属62科108属(何梅等,

2018)。由于中国地域辽阔,经纬度横跨范围广泛,使得彩叶树种的分布具有地域性特点,如北方秋季多以黄栌 *Cotinus coggygria* Scop., 南方则多以枫香 *Liquidambar formosana* Hance、乌桕 *Triadica sebifera* (L.) Small 著称。此外,中国虽有丰富的彩叶树种种质资源,但乡土树种的发掘和利用较少,部分园林配置所用的彩叶树种为外源引入,如北美红枫 *Acer rubrum* L.(纪玉和等,2023)、北美豆梨 *Pyrus calleryana* Decne.(杨暖等,2015)等。

彩叶植物色彩绚丽的呈色效果受种源和环境条件共同决定。在种源方面,彩叶植物主要来源于自

收稿日期: 2024-11-14; 修回日期: 2024-12-12。

* 通信作者: 孙向阳 (E-mail: sunxy@bjfu.edu.cn), 教授。

然变异、杂交育种和人工培育等途径(王小青, 2016)。环境条件对彩叶植物的变色也有显著影响。其中光照和温度是影响叶色的重要因素, 会影响叶绿素和花青素的合成(王小青, 2016)。此外, 土壤条件(如酸碱度和养分含量)也会影响彩叶植物的叶色表现(谢智华等, 2010)。上述研究较为分散, 结合地理区划进行归纳总结的研究还较少见。

本文通过全面梳理中国彩叶植物的研究现状, 总结人为调控对彩叶树种季节性呈色效果的影响, 分析其背后的遗传调控和生态环境作用, 旨在为后续相关研究提供新的视角及思路, 同时也为生产应用提供理论支撑。

1 中国彩叶植物研究概况

为了统计中国彩叶树种的研究现状, 本文在中国知网 CNKI 和 Web of Science 分别以“叶片变色”和“叶片呈色”或“China”和“Anthocyanins”为主题词进行检索。结果如表 1 所示, 在统计范围内, 世界上针对叶片变色开展的研究最早始于 1887 年美国针对猪草叶片变紫的研究(Osborn, 1887), 而国内最早始于 1985 年针对武乡海棠 *Malus × robusta* (Carrière) Rehder 作为砧木对树体叶片变色影响的试验(于敬等, 1985)。目前, 中国已被发掘和利用的乡土树种种类在近 25 年显著增加(李蕊, 2019)。

表 1 Web of Science 和中国知网 CNKI 相关文献发表年份及数量

发表年份 Year of publication	Web of Science		中国知网 CNKI
	中国 China	其他国家 Other countries	
1887	0	1	0
1894	0	1	0
1901–1910	0	4	0
1911–1920	0	3	0
1921–1930	0	21	0
1931–1940	0	40	0
1941–1950	0	246	0
1951–1960	0	118	0
1961–1970	0	122	0
1971–1980	0	138	0
1981–1990	1	354	0
1991–2000	6	740	2
2001–2010	263	4 693	55
2011–2020	1978	10 777	212
2021–2024	2 685	7 432	116

自 2000 年以来, 对于中国彩叶树种的研究逐渐增多。经过整理发现, 研究区域主要分布在华北地区和华南地区, 西北地区和西南地区相对研究较少, 青藏地区暂时没有发现彩叶树种的研究。经过筛选

后得到了目前主要研究的不同季节彩叶树种种类及在中国的研究地区分布(表 2)。

中国乡土树种种类丰富, 不同地区有不同特色的乡土树种, 例如, 四川省和重庆市的榉树 *Zelkova schneideriana* Hand.-Mazz.(刘雪梅, 2014; 张亚平, 2017; 张亚平等, 2017), 浙江省和安徽省的枫香 *Liquidambar formosana* Hance(刘儒等, 2017; 王冬雪等, 2017; 杨继生, 2020; 唐生森等, 2021; 刘雄盛等, 2023), 湖南省的红叶榿木 *Loropetalum chinense* (R.Br.) Oliv. var. *rubrum* Yieh(谢智华等, 2010; 陈倩如等, 2021), 江南地区的乡土树种乌桕 *Triadica sebifera* (L.) Small(吴飞洋等, 2019; 黄旭萍, 2022; 倪正, 2022; 任文宇, 2023), 吉林省的桦树 *Betula* spp.(刘彩伶和易晓煜, 2020), 新疆维吾尔自治区和内蒙古自治区的胡杨 *Populus euphratica* Oliv.(郭春燕等, 2023), 华北地区的黄栌 *Cotinus coggygria* Scop.(庞海慧, 2007; 李海龙等, 2010; 葛雨萱等, 2011; 郑绪辰, 2013; 郑绪辰等, 2013; 吴萌萌, 2019; 吴焦焦等, 2021; 李林珂等, 2022; 李瑞苏, 2022)、卫矛 *Euonymus alatus* (Thunb.) Siebold(冯立娟等, 2012; 孙宜和李鹏, 2015)、桃 *Prunus persica* (L.) Batsch(李雪飞等, 2010)等树种。初步统计, 目前研究在库的彩叶树种共计 13 个科 50 种。其中, 槭树属彩叶树种的研究最为丰富, 同时槭树的外来种源也较多, 如北美红枫(冯立娟等, 2008; 冯立娟等, 2008; 李力, 2016; 肖婷婷, 2016; 张鑫, 2016; 宋岩, 2018)。与记录在库的彩叶树种相比, 还有大量乡土树种尚未见针对叶片变色的研究。

2 彩叶植物变色机理

2.1 色素对彩叶植物叶色变化的影响及其分子合成机制

叶片变色是复杂的生理生化过程, 主要受胞内色素种类、含量和分布的影响, 包括叶绿素、类胡萝卜素和花青素(刘儒等, 2017)。从叶色表现看, 叶绿素促使植物叶片变为绿色, 当类胡萝卜素显色时植物叶片呈现黄橙色, 而花青素则是植物呈现红紫色的主要原因(应司悦, 2023)。花青素性质活跃, 在自然状态下通常与糖结合形成更稳定的化合物——花色苷(彭丽莎, 2018)。在叶片呈色期间, 花青素合成后被运输到栅栏组织的液泡和表皮细胞中(李雪飞等, 2010), 当花青素含量比例大于叶绿素时, 叶片便呈现红色(许志钊等, 2024)。

分子生物学研究证明, 花青素的合成、转运和积累受到多种转录因子的特异性和协同性调控。花青素合成主要受三类转录因子的作用: MYB、bHLH 和

表2 已被研究过的中国彩叶树种及分布地区

Tab. 2 The species and distribution areas of color-leaved trees in China have been studied

序号 Number	树种 Tree species	科 Family	彩叶植物分类 Classification of color-leaved plants	主要研究地区 Main study area
1	越橘 <i>Citrus</i> spp.	杜鹃花科 Ericaceae	春色叶	北京
2	山茶 <i>Camellia</i> spp.	山茶科 Theaceae	春色叶	上海
3	金叶榆 <i>Ulmus pumila</i> 'Jinye'	榆科 Ulmaceae	春色叶	河北
4	红叶石楠 <i>Photinia</i> × <i>fraseri</i>	蔷薇科 Rosaceae	春色叶	四川
5	珙桐 <i>Davidia involucrata</i>	蓝果树科 Elaeagnaceae	春色叶	四川
6	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	桦木科 Betulaceae	春色叶	江西
7	山麻杆 <i>Alchornea davidii</i>	大戟科 Euphorbiaceae	春色叶	江苏
8	紫薇 <i>Lagerstroemia indica</i>	千屈菜科 Lythraceae	秋色叶	河南、江苏等
9	紫叶小檗 <i>Berberis thunbergii</i>	小檗科 Berberidaceae	秋色叶	河北
10	白蜡 <i>Fraxinus chinensis</i>	木犀科 Oleaceae	秋色叶	河北、北京等
11	银杏 <i>Ginkgo biloba</i>	银杏科 Ginkgoaceae	秋色叶	北京、辽宁
12	水杉 <i>Metasequoia glyptostroboides</i>	柏科 Cupressaceae	秋色叶	浙江
13	落羽杉 <i>Taxodium distichum</i>	杉科 Cupressaceae	秋色叶	浙江
14	乌桕 <i>Liquidambar formosana</i>	大戟科 Euphorbiaceae	秋色叶	安徽、福建等
15	枫香 <i>Liquidambar</i> spp.	金缕梅科 Hamamelidaceae	秋色叶	广西、江西等
16	黄栌 <i>Cotinus coggygria</i>	漆树科 Anacardiaceae	秋色叶	北京、河北等
17	火炬树 <i>Euonymus alatus</i>	漆树科 Anacardiaceae	秋色叶	山西
18	花楸 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	蔷薇科 Rosaceae	秋色叶	新疆
19	黄花落叶松 <i>Larix</i> spp.	松科 Pinaceae	秋色叶	吉林
20	白桦 <i>Betula</i> spp.	桦木科 Betulaceae	秋色叶	吉林
21	栎树 <i>Quercus</i> spp.	壳斗科 Fagaceae	秋色叶	浙江、上海等
22	丝棉木 <i>Euonymus maackii</i>	卫矛科 Celastraceae	秋色叶	河北
23	豆梨 <i>Pyrus calleryana</i>	蔷薇科 Rosaceae	秋色叶	山东、河北等
24	红叶桃 <i>Prunus persica</i>	蔷薇科 Rosaceae	秋色叶	山东、江苏
25	黄金枸骨 <i>Ziziphus jujuba</i>	冬青科 Aquifoliaceae	秋色叶	江苏
26	五角枫 <i>Acer pictum</i> subsp. <i>mono</i>	无患子科 Sapindaceae	秋色叶	北京
27	元宝枫 <i>Acer truncatum</i>	无患子科 Sapindaceae	秋色叶	山西、河北等
28	鸡爪槭 <i>Acer palmatum</i>	无患子科 Sapindaceae	秋色叶	重庆
29	复叶槭 <i>Acer negundo</i>	无患子科 Sapindaceae	秋色叶	辽宁
30	罗浮槭 <i>Acer fabri</i>	无患子科 Sapindaceae	秋色叶	江苏
31	紫花槭 <i>Acer pseudosieboldianum</i>	无患子科 Sapindaceae	秋色叶	吉林
32	三花槭 <i>Acer mandshurica</i>	无患子科 Sapindaceae	秋色叶	黑龙江
33	北美红枫 <i>Acer rubrum</i>	无患子科 Sapindaceae	秋色叶	黑龙江
34	黄连木 <i>Pistacia chinensis</i>	漆树科 Anacardiaceae	秋色叶	北京、山西等
35	小叶黄杨 <i>Buxus sinica</i>	黄杨科 Buxaceae	秋色叶	北京
36	银桂 <i>Osmanthus fragrans</i>	木犀科 Oleaceae	常色叶	浙江
37	金叶女贞 <i>Ligustrum</i> × <i>vicaryi</i>	木犀科 Oleaceae	常色叶	江苏
38	红花檵木 <i>Loropetalum chinense</i>	金缕梅科 Hamamelidaceae	常色叶	湖南
39	怪柳 <i>Tamarix chinensis</i>	怪柳科 Tamaricaceae	常色叶	河北
40	紫叶矮樱 <i>Prunus</i> × <i>cistena</i>	蔷薇科 Rosaceae	常色叶	河北
41	紫叶稠李 <i>Prunus virginiana</i>	蔷薇科 Rosaceae	常色叶	内蒙古
42	紫叶李 <i>Prunus cerasifera</i>	蔷薇科 Rosaceae	常色叶	内蒙古
43	栎树 <i>Koelreuteria paniculata</i> Laxm	无患子科 Sapindaceae	常色叶	北京
44	红叶南天竹 <i>Nandina domestica</i>	小檗科 Berberidaceae	常色叶	四川
45	香椿 <i>Toona sinensis</i>	楝科 Meliaceae	常色叶	安徽
46	檫木 <i>Cinnamomum camphora</i>	樟科 Lauraceae	常色叶	浙江
47	红叶杜仲 <i>Eucommia ulmoides</i>	杜仲科 Eucommiaceae	常色叶	河南
48	卫矛 <i>Euonymus</i> spp.	卫矛科 Celastraceae	常色叶	山东、北京等
49	胡杨 <i>Populus euphratica</i>	杨柳科 Salicaceae	常色叶	内蒙古
50	榉树 <i>Juglans</i> spp.	榆科 Ulmaceae	常色叶	四川、重庆等

WDR(Pei et al., 2024)。花青素合成的上游结构基因(*PAL*、*C4H*、*4CL*、*CHS*、*CHI*和*F3H*)主要受MYB转录因子的调控,而下游结构基因(*DFR*、*ANS*和*UFGT*)则受WD40-bHLH-MYB复合体的调控(刘恺媛等, 2021)。

2.2 环境因素对彩叶植物叶色变化的影响

从外部环境看,植物变色主要受温度、光照、土壤环境和地形因素的影响。光照强度不足时,植株优先增加叶绿素含量以提高光合作用的能力(庞秋颖和卓丽环, 2007;王永格等, 2015;肖婷婷, 2016)。黄色树种变黄主要是因为低温加速叶绿素的分解,同时类胡萝卜素稳定显色,导致其叶片变黄(郭春燕等, 2023)。此外,低温通过促进矢车菊素合成,进而促进植物的花青素生成(黄旭萍, 2022)。随着温度进一步降低,叶绿素和类胡萝卜素分解(孙宜和李鹏, 2015),花青素呈现优势,最终表现为叶片变为红色。总体而言,光照充足和适度低温是叶片变色的基本条件(孙宜和李鹏, 2015;吴飞洋等, 2019)。

其他环境因素也会影响彩叶植物的变色。研究证明,土壤pH值对彩叶植物变色也有显著影响。微酸性的土壤易促进彩叶植物变色(吴飞洋等, 2019),其主要原因为花青素在酸性条件下呈现红色,在碱性条件下呈现蓝色(唐玲等, 2010;靳慧琴等, 2021)。然而强酸环境虽有利于叶片的叶色保持,但也会加速叶片衰老脱落(谢智华等, 2010)。土壤水分对彩叶树种的变色机理尚不明确,对不同植物叶片变色的调控作用不同。目前有研究证明,适度干旱能促进叶片中的花青素形成,进而使叶片更红(张鑫, 2016),而适度淹水也会促进花青素形成(曹晶等, 2007)。

3 彩叶植物变色调控技术

3.1 基因调控

基因调控涉及多个层次,包括转录因子、基因表达调控以及表观遗传调控等。先前的研究通过测序技术确定红花槭和枫香的全基因组(陆小雨, 2021;刘雄盛等, 2023)和变色过程中发挥作用的基因位置。在对广西枫香(刘雄盛等, 2023)和河北紫叶小檗(刘卫平等, 2023)变色期的基因组序列测序发现,该时期MYB和bHLH家族中分别有基因表达为花青素生成所需的关键酶。在对江苏省2种桃类叶片花青素合成途径的关键基因的分析中发现,转录因子bHLH3、MYB和WD40共同调控红叶桃和早熟桃的花青素合成(王小青等, 2016)。红叶乌桕的嫩叶阶段可能是*RW2*基因对花青素的合成进行调控(任文宇, 2023)。利用基因比对能确定控制彩叶树呈色特点的基因。

例如,比对红花槭转录组的基因与花青素合成过程中所需的基因,发现红花槭叶片观赏期较短,可能是由于糖基化基因种类较少,花青素不完全糖基化导致叶色表现不稳定(任杰, 2015)。然而,基因编辑技术如CRISPR-Cas9在多种植物中的应用为彩叶植物的基因改良提供了潜在的可能性。例如,CRISPR-Cas9技术已被用于拟南芥*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh、玉米*Zea mays* L、烟草*Nicotiana tabacum* L等植物的基因组编辑(Pei et al., 2024)。虽然这些研究主要集中在这些植物的其他性状改良上,但其技术方法和原理可以借鉴用于彩叶植物的基因改良,特别是在调控与色素合成相关的基因方面。

3.2 施肥措施

目前,对彩叶树种施肥进行叶色调控的研究较多,研究发现氮和磷元素对花青素起抑制作用,钾元素起促进作用。在施用肥料时,有土施和叶片喷施两种方法可供选择。例如,在山东对紫叶稠李施用缓释氮磷钾复合肥(李雪飞, 2010),在北京对黄连木和黄栌叶片喷施氮磷钾复合溶液(庞海慧, 2007;郭欢欢, 2018),在云南对黄栌施用氮磷钾复合肥(吴焦焦等, 2021),在四川对红叶南天竹叶面喷施氮磷钾复合溶液(李宣波, 2017),在东北地区开展对美国红枫施用氮磷钾复合肥促进叶片由绿变红的相关试验(陆秀君等, 2015)。

除以上3种元素,研究发现铜、铁、钠离子对花青素合成有影响但机理尚未明确。在四川阿坝州通过对鸡爪槭喷施含 Cu^{2+} 和 Fe^{2+} 的溶液可以促进叶片提前变红(梁俊林等, 2021);在河北地区对紫叶李施加NaCl胁迫处理使其叶色从初始的紫红色不断转绿(胡晓立等, 2010),为彩叶植物由彩转绿的后研究提供了新的方向。

可溶性糖溶液可通过促进花青素合成的糖基化过程,提高花青素的合成从而促使叶片变红(张丽等, 2023)。研究表明,在北京地区,喷施200~400 mmol/L的蔗糖溶液可以有效促进黄栌变红。但叶片表面会粘黏灰尘,从而影响其观赏效果(郑绪辰等, 2013;陈建芳, 2014);喷施90 mmol/L的蔗糖溶液能够减缓黄连木叶片花青素的降解速度,从而使叶片变色更加稳定(郑绪辰, 2013)。在山东地区,豆梨叶片喷施23 mmol/L的蔗糖溶液能够提升叶片变色能力,并且增强植物的抗寒能力(邱玉宾等, 2021)。在东北沈阳,喷施蔗糖溶液可以促进槭树叶片变红(陈睿, 2012;刘凤轩, 2020)。在湖南地区对红色系榉树的研究中,喷施600 mmol/L的蔗糖溶液虽然也加深了

叶片的红色程度,但同时也会加速叶片干枯,并招来蚂蚁 *Formicidae* 和蚊虫 *Culicidae*(张亚平, 2017)。

3.3 激素调控

生长激素类物质可以促进彩叶植物显色。乙烯利通过促进花青素合成来加速黄栌叶片变红,是目前最佳的叶色调节剂之一,但其同时加速叶片衰老,可能导致叶片过早落叶(周肖红等, 2009)。喷施赤霉素会提高叶绿素含量,降低花青素含量,从而不利于灰毛黄栌变为彩色。在北京香山对灰毛黄栌喷施 0.01 mmol/L 赤霉素后,叶片变红范围较小(郑绪辰等, 2013),喷施 0.001 mmol/L 赤霉素则减缓了榉树的变色速度(张亚平, 2017)。

酸类物质间接影响显色,喷施酸类物质通过降低彩叶植物叶片的 pH 值,从而促进花青素变红(花青素在酸性条件下呈红色,在碱性条件下呈蓝色)。柠檬酸作为一种天然有机酸,适宜浓度的叶面喷施可以促进彩叶树叶片变红。喷施 4.8 mmol/L 浓度柠檬酸可以使北京地区的灰毛黄栌变色期提前(郑绪辰等, 2013),也能显著促进榉树变红,但高浓度(14.4 mmol/L)柠檬酸则抑制花青素的合成,推迟红色系榉树的变色(张亚平等, 2018)。不同浓度水杨酸喷施对彩叶树叶片变色时间也有不同影响。在低浓度(0.5 mmol/L)时推迟北京香山黄栌叶片变红,在高浓度(2.0 mmol/L)时使叶片观赏期变长(郑绪辰等, 2013)。在湖南地区,0.5 mmol/L 水杨酸促进红色系榉树叶片生成花青素(张亚平等, 2018),1.0 mmol/L 的水杨酸则使榉树在变黄后有叶片枯焦的现象(张亚平, 2017)。施用 1.0 mmol/L 水杨酸促进北京黄连木变黄,而 0.5 mmol/L 水杨酸则大幅提高花青素的生成,促进变红(郑绪辰, 2013)。此外,在山东地区喷施白醋也能促进豆梨叶片变红(邱玉宾等, 2021)。

在具体应用时,须根据不同树种和不同的气候条件进行质量浓度梯度试验以确定适宜的激素浓度。

3.4 水分管理和物理修剪

在彩叶树种的叶片变色调控中,也可以通过水分管理和物理修剪来影响植物的生理过程从而调节叶片的色泽。对江苏南京的金叶女贞进行剪梢实验,发现保留上部叶片并适度修剪中下部叶片的操作,可以提升植株白天的光能捕获能力,从而促进光合作用并保留叶片的色彩(彭丽丽等, 2013)。环割可以阻断木本植物上、下部的同化物质通过表皮向下的基性运动,导致碳水化合物在束带上部的堆积和叶片的营养水平相对提高,进而促进叶片变色(李力, 2016)。在对北京香山灰毛黄栌的研究中发现,对树

干表皮进行环剥可以显著促进其叶片变红(郑绪辰, 2013)。有研究表明,束带也可以达到环割的效果,而且在植物的受压极限下解开束带,就不会导致树木死亡。在对重庆的北美红枫施加人工束带后,通过改变其对矿质元素的吸收和运输来提高叶色变红的深度,从而延长了北美红枫变色期(李力, 2016)。水分管理是另一种有效的物理处理方法,对叶片变色也有影响,对美国红枫进行适度干旱处理可以促进其叶片的色彩表达(李力等, 2014),对灰毛黄栌进行周期性的根部补水也能促进其秋季变红(郑绪辰, 2013)。在应用中可以结合当地的自然降水量进行动态调整,以达到更佳的效果。

4 彩叶植物叶色调控研究的新视角及思路

4.1 基因组学对彩叶植物变色机理的研究推进

近几年,中国对于彩叶植物全基因组序列组的基因功能研究逐渐增多(陆小雨, 2021)。通过对彩叶植物全基因组序列分析,科学家们能够更深入了解控制叶色变化的基因和分子途径。从分子层面筛选和改良彩叶树种,从而选择生长健康、呈色优良、经济耐活的彩叶树种。未来的研究可以继续利用基因组学工具,探索更多关于彩叶植物变色的分子机制,为育种和品种改良提供理论基础,同时利用杂交育种、基因编辑等技术培育新品种,以提高彩叶树种的多样性和适应性。

4.2 发掘并培育更多优良乡土彩叶树种

中国拥有丰富的彩叶树种资源,但许多具有地方特色的彩叶树种尚未得到充分利用。未来的研究应致力于发掘和培育更多适应当地环境的乡土彩叶树种。通过筛选和调控,可以培育出适用于多种立地条件的乡土彩叶树种,从而丰富园林配置的种质资源,提升城市园林景观的色彩多样性。例如,东北地区的温带季风性大陆气候为彩叶植物提供了良好的变色条件(刘彩伶和易晓煜, 2020),可以由此开展物候研究,引进和筛选适应性强的品种,如长春市引进的美国红枫品种(刘彩伶和易晓煜, 2020; 纪玉和等, 2023)。

5 结论

彩叶树种叶片变色过程主要受基因和环境的共同作用。目前的研究发现,低氮低磷适度钾的施肥方式、可溶性糖、酸性化学试剂和乙烯利的添加均对中国不同区域彩叶树的叶片呈色有积极作用,赤霉素则起抑制作用。此外,物理修剪也能促进叶片变色,水分对叶片呈色的影响则具有两面性,需要进一步深入研究。

参 考 文 献

- 曹晶,姜卫兵,翁忙玲,等. 2007. 夏秋季旱涝胁迫对红叶石楠光合特性的影响[J]. 园艺学报, 34(1): 163-172.
- (Cao J, Jiang W B, Weng M L, et al. 2007. Effects of drought and flooding stress on photosynthetic characteristics of Photinia fraseri in summer and autumn[J]. Acta Horticulturae Sinica, 34(1): 163-172.)
- 陈建芳. 2014. 温湿度及外源蔗糖对元宝枫秋叶变色的影响研究[D]. 北京: 北京林业大学.
- (Chen J F. 2014. Effects of temperature, humidity and exogenous sucrose on discoloration of *Acer truncatum* autumn leaves[D]. Beijing: Beijing Forestry University.)
- 陈倩如,蔡文淇,张霞,等. 2021. 櫟木不同叶色形成的化学成分比较研究[J]. 园艺学报, 48(10): 1969-1982.
- (Chen Q R, Cai W Q, Zhang X, et al. 2021. The comparative studies on phytochemicals of leaf coloration of *Loropetalum chinense* var. *rubrum*[J]. Acta Horticulturae Sinica, 48(10): 1969-1982.)
- 陈睿. 2012. 烯效唑、DA-6 和外源蔗糖对自由人槭和鸡爪槭秋季叶片变色的影响[D]. 大连: 辽宁师范大学.
- (Chen R. 2012. Effects of uniconazole, DA-6 and exogenous sucrose on leaf discoloration of *Acer truncatum* and *Acer truncatum* in autumn[D]. Dalian: Liaoning Normal University.)
- 冯立娟,苑兆和,尹燕雷,等. 2008. 美国红枫变色期苯丙氨酸解氨酶与查儿酮异构酶变化研究[J]. 山东林业科技, 38(5): 1-3.
- (Feng L J, Yuan Z H, Yin Y L, et al. 2008. Studies on the changes of phenylalanine ammonialyase and chalcone isomerase activity in American maple leaves[J]. Journal of Shandong Forestry Science and Technology, 38(5): 1-3.)
- 冯立娟,苑兆和,尹燕雷,等. 2008. 美国红枫叶色表达期间相关物质的研究[J]. 山东林业科技, 38(4): 9-11.
- (Feng L J, Yuan Z H, Yin Y L, et al. 2008. Studies on the related substances for color expression in American maple during the leaf color transition[J]. Journal of Shandong Forestry Science and Technology, 38(4): 9-11.)
- 冯立娟,苑兆和,尹燕雷,等. 2012. ‘红叶短枝’卫矛变色期叶片中花青苷含量及其合成相关酶活性变化的研究[C]. 广州: 中国园艺学会观赏园艺专业委员会 2012 年学术年会论文集: 373-377.
- 葛雨萱,王亮生,周肖红,等. 2011. 香山黄栌叶色和色素组成的相互关系及时空变化[J]. 林业科学, 47(4): 38-42.
- (Ge Y X, Wang L S, Zhou X H, et al. 2011. Correlation between the leaf color and pigments composition of *Cotinus coggygia* in fragrant hills park and their temporal and spatial variation[J]. Scientia Silvae Sinicae, 47(4): 38-42.)
- 郭春燕,王佳,郝玉珠,等. 2023. 额济纳胡杨叶色变化特征及其影响气象因子分析[J]. 西北植物学报, 43(4): 618-627.
- (Guo C Y, Wang J, Hao Y Z, et al. 2023. Analysis of variation characteristics of leaf color of *Populus euphratica* and influencing meteorological factors in Ejina[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 43(4): 618-627.)
- 郭欢欢. 2018.4 个种源黄连木苗木生长节律和叶色变化及调控技术研究[D]. 北京: 北京林业大学.
- (Guo H H. 2018. Study on growth rhythm and leaf color changes of *Pistacia chinensis* seedlings from four provenances and their regulation techniques[D]. Beijing: Beijing Forestry University.)
- 何梅,王华,胡玉安,等. 2018. 彩叶树种研究与开发利用现状[J]. 江西农业大学学报, 40(6): 1134-1144.
- (He M, Wang H, Hu Y A, et al. 2018. Research status, development and utilization of color-leaf trees[J]. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 40(6): 1134-1144.)
- 胡晓立,杨建民,陈东亮,等. 2010. NaCl 胁迫对紫叶李叶片色泽的影响[J]. 林业科学, 46(12): 64-69.
- (Hu X L, Yang J M, Chen D L, et al. 2010. Effect of NaCl Stress on leaf coloration of *Prunus cerasifera* var. *atropurea*[J]. Scientia Silvae Sinicae, 46(12): 64-69.)
- 黄旭萍. 2022. 彩叶山乌桕优良株筛选及其低温胁迫下叶色变化机理研究[D]. 福州: 福建农林大学.
- (Huang X P. 2022. Screening of superior plants of *Sapium coloratum* and study on the mechanism of leaf color change under low temperature stress[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University.)
- 纪玉和,李蕾,林桂清,等. 2023. 长春市引种美国红枫物候期及生长规律的研究[J]. 吉林林业科技, 52(3): 16-21.
- (Ji Y H, Li L, Lin G Q, et al. 2023. Study on the phenophase and growth rule of introduced *Acer rubrum* in Changchun City[J]. Journal of Jilin Forestry Science and Technology, 52(3): 16-21.)
- 靳慧琴,梁俊林,贾诗雨,等. 2021. 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, 39(5): 590-595, 625.
- (Jin H Q, Liang J L, Jia S Y, et al. 2021. Effects of soil acidification on leaf color physiology of *Acer palmatum* ‘atropureum’ [J]. Journal of Sichuan Agricultural University, 39(5): 590-595, 625.)
- 李海龙,潘青华,王贤荣. 2010. 四个黄栌变种及品种生长期色素含量的比较[J]. 林业科技开发, (3): 84-86.
- (Li H L, Pan Q H, Wang X R. 2010. Comparison on pigment contents of four *Cotinus coggygia* varieties and cultivars in growing period[J]. China Forestry Science and Technology, (3): 84-86.)
- 李力. 2016. 北美红枫呈色生理机制及叶色调控[D]. 重庆: 西南大学.
- (Li L. 2016. Physiological mechanism and leaf color regulation of red maple in North America[D]. Chongqing: Southwest University.)
- 李力,刘玉民,王敏,等. 2014. 3 种北美红枫对持续高温干旱胁迫的生理响应机制[J]. 生态学报, 34(22): 6471-6480.
- (Li L, Liu Y M, Wang M, et al. 2014. Physiological response mechanism of three kinds of *Acer rubrum* L. under continuous high temperature and drought stress[J]. Acta Ecologica Sinica, 34(22): 6471-6480.)
- 李林珂,王一诺,薛潇,等. 2022. 黄栌光合和呈色特性对重庆阴雨天气的响应[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 46(5): 95-103.
- (Li L K, Wang Y N, Xue X, et al. 2022. Response of *cotinus coggygia* photosynthesis and coloration to weather change in Chongqing[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 46(5): 95-103.)
- 李蕊. 2019. 不同地区彩叶树新品种的适应性分析[D]. 天津: 天津农学院.
- (Li R. 2019. Analysis of adaptability of new varieties of colored leaf trees in different areas[D]. Tianjin: Tianjin Agricultural University.)
- 李瑞苏. 2022. 沙河市佛照山景区黄栌树红叶变色气象预测模型[J]. 中南农业科技, 43(2): 39-42.
- (Li R S. 2022. Meteorological prediction model of *Cotinus coggygia* red

- leaves discoloration in fozhao mountain scenic area of Shahe city[J]. South-Central Agricultural Science and Technology, 43(2): 39–42.)
- 李宣波. 2017. N、P、K肥配施对‘红叶’南天竹(*Nandina domestica* ‘Hongye’)叶片色素含量及光合生理的影响[D]. 雅安: 四川农业大学.
- (Li X B. 2017. The effects of different ratio of NPK on pigment concentration and photosynthetic characteristics of leaves from *Nandina domestica* ‘Hongye’[D]. Ya'an: Sichuan Agricultural University.)
- 李雪飞. 2010. 控释肥对紫叶稠李叶片营养、色素及光谱反射的影响[D]. 泰安: 山东农业大学.
- (Li X F. 2010. Effects of controlled release fertilizer on nutrition, pigment and spectral reflection of *Prunus purpurea* leaves[D]. Tai'an: Shandong Agricultural University.)
- 李雪飞, 胡静静, 沈向, 等. 2010. ‘麦香’桃叶片变色期色素含量及超微结构的变化[J]. 电子显微学报, 29(4): 391–398.
- (Li X F, Hu J J, Shen X, et al. 2010. Changes of the content of pigments and ultrastructure of mesophyll cells during the leaf discoloration in *Prunus persica* ‘Mai Xiang’ [J]. Journal of Chinese Electron Microscopy Society, 29(4): 391–398.)
- 梁俊林, 李俭, 代鑫, 等. 2021. 施加 Fe^{2+} 和 Cu^{2+} 对鸡爪槭叶色变化的生理影响[J]. 应用与环境生物学报, 27(3): 549–554.
- (Liang J L, Li J, Dai X, et al. 2021. Physiological effects of Fe^{2+} and Cu^{2+} application on leaf color changes in *Acer palmatum* Thunb[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 27(3): 549–554.)
- 刘彩伶, 易晓煜. 2020. 长春市三个树种秋季叶片颜色变化影响因子的研究[J]. 吉林林业科技, 49(5): 11–15, 30.
- (Liu C L, Yi X Y. 2020. Study on the influence factors of autumn leaf discoloration of 3 tree species in Changchun[J]. Journal of Jilin Forestry Science and Technology, 49(5): 11–15, 30.)
- 刘凤轩. 2020. 外源蔗糖和 DA-6 对辽宁 3 种秋色叶树种秋叶变色的影响[D]. 沈阳: 沈阳农业大学.
- (Liu F X. 2020. Effects of exogenous sucrose and DA-6 on autumn leaves discoloration of three autumn-colored tree species in Liaoning Province[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University.)
- 刘恺媛, 王茂良, 辛海波, 等. 2021. 植物花青素合成与调控研究进展[J]. 中国农学通报, 37(14): 41–51.
- (Liu K Y, Wang M L, Xin H B, et al. 2021. Anthocyanin biosynthesis and regulate mechanisms in plants: A review[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 37(14): 41–51.)
- 刘儒, 原勤勤, 袁小平, 等. 2017. 不同枫香家系叶片色素含量变化及其与叶色变化的关系[J]. 南方林业科学, 45(4): 46–49.
- (Liu R, Yuan Q Q, Yuan X P, et al. 2017. The relationship with change of pigment content in leaves of different *Liquidambar formosana* families and change of leaf color[J]. South China Forestry Science, 45(4): 46–49.)
- 刘卫平, 任亚超, 杨敏生, 等. 2023. ‘冰川红叶’小檗对遮荫的生理响应及转录组分析[J]. 植物生理学报, 59(5): 977–996.
- (Liu W P, Ren Y C, Yang M S, et al. 2023. Physiological response and transcriptome analyses of *Berberis thunbergii* ‘Bingchuanhongye’ to shading[J]. Plant Physiology Journal, 59(5): 977–996.)
- 刘雄盛, 尹国平, 肖玉菲, 等. 2023. 枫香叶片变色期全长转录组测序及分析[J]. 广西植物, 43(9): 1710–1720.
- (Liu X S, Yin G P, Xiao Y F, et al. 2023. Sequencing and analysis of full-length transcriptome from *Liquidambar formosana* leaves in discoloration stage[J]. Guihaia, 43(9): 1710–1720.)
- 刘雪梅. 2014. 三种色系榉树叶色表达期叶片结构和叶色稳定性研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学.
- (Liu X M. 2014. Study on leaf structure and leaf color stability of *Zelkova schneideriana* in three color systems during leaf color expression period[D]. Changsha: Central South University of Forestry & Technology.)
- 陆小雨. 2021. 基于联合组学技术的红花槭叶片呈色机理分析和 *ArMYB89* 的基因功能研究[D]. 合肥: 安徽农业大学.
- (Lu X Y. 2021. Analysis of leaf coloring mechanism of *Acer rubrum* and study on gene function of *ArMYB89* based on combinatorial techniques[D]. Hefei: Anhui Agricultural University.)
- 陆秀君, 葛根塔娜, 梅梅, 等. 2015. N、P、K 配比施肥对美国红枫幼苗生长及叶色变化的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 35(5): 9–15.
- (Lu X J, Ge G T N, Mei M, et al. 2015. Effects of ratio fertilization of N, P, K on seedling growth and leaf color change of American maple[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 35(5): 9–15.)
- 倪正. 2022. 观叶乌桕优株选择及其叶片呈色生理生化分析[D]. 合肥: 安徽农业大学.
- (Ni Z. 2022. Selection of superior plants and physiological and biochemical analysis of leaf coloring of *Sapium sebiferum*[D]. Hefei: Anhui Agricultural University.)
- 庞海慧. 2007. 红叶黄栌叶片色素特性及钾元素对叶片生理特性影响的研究[D]. 保定: 河北农业大学.
- (Pang H H. 2007. Study on pigment characteristics of *Cotinus coggygia* leaves and effects of potassium on physiological characteristics of leaves[D]. Baoding: Hebei Agricultural University.)
- 庞秋颖, 卓丽环. 2007. 槭树树冠秋季变色过程中叶片生理指标的空间差异[J]. 东北林业大学学报, 35(6): 16–17, 20.
- (Pang Q Y, Zhuo L H. 2007. Spatial difference in physiological indexes of autumn-colored maple leaves[J]. Journal of Northeast Forestry University, 35(6): 16–17, 20.)
- 彭丽丽, 姜卫兵, 韩健, 等. 2013. 连续修剪对金叶女贞不同叶位呈色和光合特性的影响[J]. 江苏农业学报, 29(2): 399–404.
- (Peng L L, Jiang W B, Han J, et al. 2013. Effects of continuous tip pruning on middle and lower leaf coloring and photosynthetic characteristics of *Ligustrum vicaryi* L[J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 29(2): 399–404.)
- 彭丽莎. 2018. 蓝莓花色苷的提取纯化及抗氧化活性研究[D]. 广州: 华南农业大学.
- (Peng L S. 2018. Purification and activity of anthocyanin in blueberries[D]. Guangzhou: South China Agricultural University.)
- 邱玉宾, 张海良, 杨志莹, 等. 2021. 外源调节物质对豆梨叶变色期及生理特性的影响[J]. 山东农业科学, 53(6): 39–43.
- (Qiu Y B, Zhang H L, Yang Z Y, et al. 2021. Effects of exogenous regulatory substances on discoloration period and physiological characteristics of *Pyrus calleryana*[J]. Shandong Agricultural Sciences, 53(6): 39–43.)
- 任杰. 2015. 红花槭的良种选育与转色机理研究[D]. 合肥: 安徽农业大学.
- (Ren J. 2015. Study on breeding and color-changing mechanism of *Acer rubrum*[D]. Hefei: Anhui Agricultural University.)

- 任文宇. 2023. 红叶乌桕的种质资源的评价、繁殖技术的建立及红色叶形成的调控因子挖掘[D]. 武汉: 华中农业大学.
- (Ren W Y. 2023. Evaluation of germplasm resources, establishment of propagation techniques and excavation of regulatory factors for red leaf formation of *Sapium sebiferum*[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University.)
- 宋岩. 2018. 美国红枫和元宝枫呈色的生理特性研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学.
- (Song Y. 2018. Studies on the physiological characteristics of *Acer xfreemanii* 'Autumn Blaze' and *Acer truncatum* during leaf color changing. Shenyang: Shenyang Agricultural University.)
- 孙宜, 李鹏. 2015. 大花卫矛秋季叶色素变化及与温度的关系[J]. 北方园艺, (10): 75-78.
- (Sun Y, Li P. 2015. Relationship between changes of the pigments content in *Euonymus grandiflorus* and the temperature changing in autumn[J]. Northern Horticulture, (10): 75-78.)
- 唐玲, 李倩中, 李淑顺, 等. 2010. 秋季模拟酸雨对鸡爪槭叶片呈色相关生理的影响[J]. 江苏农业学报, 26(6): 1357-1361.
- (Tang L, Li Q Z, Li S S, et al. 2010. Effects of simulated acid rain on related physiological indexes of leaf color of Japanese maple(*Acer palmatum* thunb.) in autumn[J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 26(6): 1357-1361.)
- 唐生森, 陈虎, 覃永康, 等. 2021. 枫香秋季变色期叶色变化及其生理基础[J]. 广西植物, 41(12): 2061-2068.
- (Tang S S, Chen H, Qin Y K, et al. 2021. Physiological basis of *Liquidambar formosana* leaves during leaf color transformation in autumn[J]. Guihaia, 41(12): 2061-2068.)
- 王冬雪, 德永军, 施翔, 等. 2017. 4个枫香家系在不同环境下的叶色变化[J]. 林业科学研究, 30(3): 503-510.
- (Wang D X, De Y J, Shi X, et al. 2017. Change of leaf color of four *Liquidambar formosana* families under different environmental conditions[J]. Forest Research, 30(3): 503-510.)
- 王小青, 韩键, 文杨, 等. 2016. 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, 39(6): 924-931.
- (Wang X Q, Han J, Wen Y, et al. 2016. Seasonal difference in the expression pattern of genes related to anthocyanin accumulation and biosynthesis in leaves of peach with different coloration modes[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 39(6): 924-931.)
- 王永格, 卜燕华, 舒健骅, 等. 2015. 光照强度对‘丽红’元宝枫秋季叶色变化的影响[J]. 西北林学院学报, 30(2): 70-76.
- (Wang Y G, Bu Y H, Shu J H, et al. 2015. Effects of light intensity on *Acer truncatum* 'Lihong' leaf color in autumn[J]. Journal of Northwest Forestry University, 30(2): 70-76.)
- 吴飞洋, 柳新红, 董峰平, 等. 2019. 光照和土壤对乌桕秋季叶片色素及可溶性糖的影响[J]. 西南林业大学学报(自然科学), 39(6): 41-48.
- (Wu F Y, Liu X H, Dong F P, et al. 2019. Effects of light and soil on pigment and soluble sugar in leaves of *Sapium sebiferum*[J]. Journal of Southwest Forestry University (Natural Sciences), 39(6): 41-48.)
- 吴焦焦, 田秋玲, 谭星, 等. 2021. 氮磷钾肥配施对黄栌生长和叶片呈色的影响[J]. 林业科学, 57(11): 179-189.
- (Wu J J, Tian Q L, Tan X, et al. 2021. Effects of combined application of N, P and K fertilizer on growth and leaf color of *Cotinus coggygia*[J]. Scientia Silvae Sinicae, 57(11): 179-189.)
- 吴萌萌. 2019. 黄栌优株选择及其叶片呈色期间生理生化的研究[D]. 合肥: 安徽农业大学.
- (Wu M M. 2019. Study on the plus tree selection and the changes of physiology and biochemistry during leafcolor transformation of *Cotinus coggygia* Scop[D]. Hefei: Anhui Agricultural University.)
- 肖婷婷. 2016. 不同光照强度对美国红枫幼苗生长及叶色变化影响的研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学.
- (Xiao T T. 2016. Studies on effects of different light intensity on seedling growth and leaf color change of red maple seedling[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University.)
- 谢智华, 姜卫兵, 张斌斌, 等. 2010. 不同酸度营养液对红花檵木叶片色素及光合特性的影响[J]. 江苏农业科学, 38(6): 239-243.
- 许志钊, 杨秀云, 王祎琛, 等. 2024. 黄连木变色期叶片色素变化规律及呈色机理[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 48(2): 97-104.
- (Xu Z Z, Yang X Y, Wang Y C, et al. 2024. Changes in pigment and coloration mechanism of leaves during the discoloration period of *Pistacia chinensis*[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 48(2): 97-104.)
- 杨继生. 2020. 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.
- (Yang J S. 2020. Study on leaf structure and physiological characteristics of *Liuidambar formosana* during the change of leaf color[D]. Nanning: Guangxi University.)
- 杨暖, 姜琳, 姜官恒, 等. 2015. 北美豆梨秋冬叶色与生理变化的关系[J]. 农学学报, 5(11): 73-78.
- (Yang N, Jiang L, Jiang G H, et al. 2015. The relationship between leaf color in autumn and physiological changes of *Pyrus calleryana* decne[J]. Journal of Agriculture, 5(11): 73-78.)
- 应司悦. 2023. 美国红枫呈色生理机制及外源物质促进叶片呈色研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学.
- (Ying S Y. 2023. Study on physiological mechanism of coloration and exogenous substances promoting leaf coloration of *Acer rubrum*[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University.)
- 于敬, 张一萍, 董新民. 1985. 武乡海棠苹果矮化砧预选指标研究[J]. 中国果树, (3): 1-5.
- 于晓南, 张启翔. 2000. 彩叶植物多彩形成的研究进展[J]. 园艺学报, 27(S1): 533-538.
- 张丽, 范维娟, 郑臻颖, 等. 2023. 花青素糖基化、甲基化和酰基化修饰的研究现状[J]. 分子植物育种, 21(7): 2378-2387.
- (Zhang L, Fan W J, Zheng Z Y, et al. 2023. Research progress of anthocyanin glycosylation, methylation and acylation modification in plants[J]. Molecular Plant Breeding, 21(7): 2378-2387.)
- 张鑫. 2016. 干旱胁迫对美国红枫幼苗生长及叶色变化影响研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学.
- (Zhang X. 2016. Studies on effects of drought stress on seedling growth and leaf color change of *Acer xfreemanii* 'Autumn Blaze' seedling[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University.)
- 张亚平. 2017. 外源喷施化学物质对榉树叶色变化的影响[D]. 长沙: 中南林业科技大学.
- (Zhang Y P. 2017. The effects of several chemicals on leaf color changes of

- Zelkova schneideriana*[D]. Changsha: Central South University of Forestry & Technology.)
- 张亚平, 曾艳, 刘晓玲, 等. 2017. 赤霉素对3种色系榉树叶色变化的影响[C]. 成都: 2017年中国观赏园艺学术研讨会论文集: 418-422.
- 张亚平, 曾艳, 刘晓玲, 等. 2018. 叶面喷施水杨酸对3种色系榉树秋季叶片呈色的影响[J]. 植物生理学报, 54(1): 127-132.
- (Zhang Y P, Zeng Y, Liu X L, et al. 2018. Effects of foliage spray of salicylic acid on leaf color in three leaf-color types of *Zelkova schneideriana* in autumn[J]. Plant Physiology Journal, 54(1): 127-132.)
- 郑绪辰. 2013. 灰毛黄栌叶色改善方法研究[D]. 南京: 南京农业大学.
- (Zheng X C. 2013. Studies on leaf color improvements of *Cotinus coggygia* var. *cinerea* Engl[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University.)
- 郑绪辰, 葛雨萱, 王丽金, 等. 2013. 赤霉素、水杨酸、柠檬酸和蔗糖对灰毛黄栌叶色变化的影响[J]. 园艺学报, 40(11): 2199-2206.
- (Zheng X C, Ge Y X, Wang L J, et al. 2013. The effects of several chemicals on leaf color changes of *Cotinus coggygia* var. *cinerea*[J]. Acta Horticulturae Sinica, 40(11): 2199-2206.)
- 周肖红, 葛雨萱, 王亮生, 等. 2009. 黄栌叶片变色期生理变化及植物生长调节剂对叶色的影响[J]. 林业科学, 45(7): 59-62.
- (Zhou X H, Ge Y X, Wang L S, et al. 2009. Physiological changes during leaf color change in *Cotinus coggygia* and effects of growth regulators[J]. Scientia Silvae Sinicae, 45(7): 59-62.)
- Osborn H. 1887. Cause of the purple coloring of pigweed-leaves[J]. Science, ns-10(243): 166.
- Pei Z Q, Huang Y F, Ni J B, et al. 2024. For a colorful life: Recent advances in anthocyanin biosynthesis during leaf senescence[J]. Biology, 13(5): 329.