

牡丹花色性状的研究进展

孙燕, 高德民

(山东中医药大学药学院, 山东 济南 250355)

摘要: 牡丹作为一种兼具观赏和药用价值的花卉, 其花色具有表型性状多、花色形成的基础物质多、形成机理复杂等特点。为了给今后的牡丹花色的未来研究提供借鉴, 通过查询资料文献, 对近年国内外有关牡丹花色的研究文献进行了梳理, 综述了牡丹的花色分类、影响花色形成的物质基础和分子基础。

关键词: 牡丹; 花色; 基因

中图分类号: S685.11

文献标志码: A

文章编号: 2097-2172(2023)01-0017-06

doi:10.3969/j.issn.2097-2172.2023.01.004

Research Progress on Flower Color Traits of Peony

SUN Yan, GAO Demin

(School of Pharmacy, Shandong University of Traditional Chinese Medicine, Jinan Shandong 230355, China)

Abstract: As a kind of flower with ornamental and medicinal value, peony has a long history and abundant varieties compared with other garden flowers. The flower type, flower color and flowering date of peony are of great significance to the study of peony ornamental value. This paper reviews the status and classification of peony flower color and the material basis affecting the formation of flower color, which provides reference for the future study of peony flower color.

Key words: Peony; Flower color; Gene

牡丹为常见落叶灌木, 株高可达 2 m, 花色绚丽, 常被用作观赏花卉。牡丹原产于中国, 作为中国传统名花, 因其极大的观赏价值, 现已被广泛栽种于国内外。牡丹的干燥根皮中富含酚类、黄酮类、萜类、挥发油类等多种成分, 具有重要药用价值。《中华人民共和国药典》收录“刮丹皮”和“连丹皮”2 种入药性状^[1], 清热凉血、活血化瘀的功效显著。牡丹花色具有表型性状多、花色形成的基础物质多、形成机理复杂等特点。我们对近年国内外有关牡丹花色的研究文献进行梳理, 以期今后牡丹花色的研究提供借鉴。

1 牡丹的花色资源

花作为高等植物的繁殖器官, 其色泽鲜艳, 有助于吸引传粉生物, 利于下一代的繁殖。花色作为园林观赏植物最重要的生物性状之一和形态学指标之一, 常被用作植物分类的重要依据。芍

药属植物花色丰富, 花大而美丽, 常具红色、黄色、白色或紫色。

现有芍药属牡丹组植物, 依据花盘质地可分为肉质花盘亚组、革质花盘亚组, 共包含 9 个种^[2]。牡丹九大原生种常见色系类别见表 1。各种牡丹下又分多个品种, 品种命名易存在同种异名、异种同名等不规范的情况。随着市场化的发展, 花卉产业也越来越趋向标准化, 各种类型的牡丹作为常见花卉品种, 规范化命名显得尤为重要^[3]。在甘肃紫斑牡丹资源调查中, 明显存在不规范现象^[4]。RAPD 研究表明, 同来源同花色牡丹品种间亲缘关系相对较近^[5], 花色相近或相似的牡丹表现出较高的遗传相似性、近缘关系^[6], 所以牡丹常以花色作为命名原则。喻衡^[7]对牡丹品种命名提出 4 项原则, 花型与花色作为牡丹分类的一二级分类标准, 并列举“仙鹤卧雪”品种的命名与花色的关

收稿日期: 2022-04-28; 修订日期: 2022-10-13

基金项目: 鲁甘科技协作项目(YDZX2021103)。

作者简介: 孙燕(1998—), 女, 山东威海人, 硕士研究生, 研究方向为中药学。Email: 1066550819@qq.com。

通信作者: 高德民(1972—), 男, 山东日照人, 教授, 博士, 硕士生导师, 主要从事中药资源学等研究工作。Email: gdm607@126.com。

系。成仿云等^[8]针对紫斑牡丹提出的“三级分类”方法中，也将牡丹花色作为一项分类依据。牡丹作为芍药属的一个大组，品种多、种类杂，按花色分为八大色、九大系，色系与花色相比多出复色系牡丹，即使同色系内因构成色素含量等因素的不同而表现出浓淡深浅等不同花色^[9]。常见牡丹色系类别和品种名称见表 2，图 1 列举了不同色

系牡丹品种盛花期花及叶片。不同花色的品种花色性状明显，在牡丹育种过程中，花色育种成为重要手段。中国早期受人文背景的影响，牡丹育种着重于紫色系和黄色系^[10]。长期栽培及人工选育，牡丹花色逐渐实现了由简单到复杂的转变^[11]。作为“药用牡丹之乡”的安徽铜陵富集了红、黄、白、粉、蓝、紫、绿、黑以及复色等九大色系数

表 1 牡丹九大原生种常见花色

品种类别	拉丁学名	色系类别
卵叶牡丹	<i>Paeonia qiui</i> Y. L. Pei & D. Y. Hong	粉色系
中原牡丹	<i>Paeonia cathayana</i> D. Y. Hong & K. Y. Pan	红、黄、白、粉、蓝、紫、绿、黑、复色系
矮牡丹	<i>Paeonia jishanensis</i> T. Hong & W. Z. Zhao	白、粉、红色系
大花黄牡丹	<i>Paeonia ludlowii</i> D.Y. Hong	黄色系
四川牡丹	<i>Paeonia decomposita</i> Handel-Mazzetti	红、黄、白、粉、蓝、紫、绿、黑、复色系
凤丹	<i>Paeonia ostia</i> T. Hong & J. X. Zhang	白、粉、紫色系
紫斑牡丹	<i>Paeonia rockii</i> (S. G. Haw & Lauener) T. Hong & J. J. Li	白、粉、黄、红、紫、黑、复色系
滇牡丹	<i>Paeonia delawayi</i> Franch.	黄、白、粉、红、紫、黑、复色系
圆裂牡丹	<i>Paeonia rotundiloba</i> (D. Y. Hong) D. Y. Hong	粉色系

表 2 牡丹九色系常见品种

色系类别	品种名称
复色系	什样锦、岛锦、斗艳、二乔、三变赛玉、玛瑙荷花、彩蝶、花蝴蝶
绿色系	绿香球、绿幕、荷花绿、豆绿、绿玉、绿蝴蝶
黄色系	黄花葵、姚黄、金阁、金桂飘香、玉玺映月、金玉交章
粉色系	桃花飞雪、贵妃插翠、赵粉、鲁粉、艳妆、雪映桃花、软玉温香
白色系	香玉、雪塔、月宫珠光、雪桂、昆山夜光、玉楼点翠、玉板白
紫色系	胜葛巾、魏紫、赵紫、葛巾紫、小魏紫、紫魁、深黑紫、紫云
红色系	晨红、火炼金丹、娇红、五洲红、大红宝珠、胡红、红珠女
蓝色系	蓝绣球、紫蓝葵、菱花沾露、垂头蓝、蓝田玉、蓝蝴蝶
黑色系	黑花魁、种生黑、青龙卧墨池、冠世墨玉、黑乌、洛阳黑

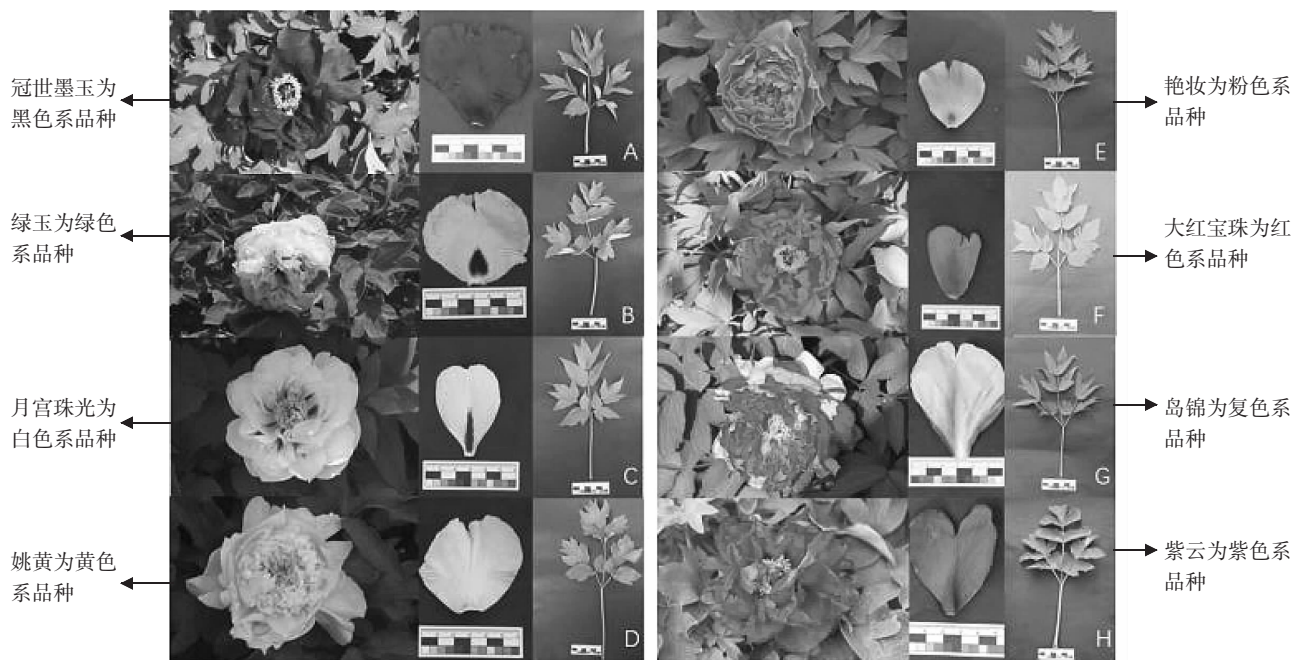


图 1 不同色系牡丹品种盛花期花及叶片

百个品种的牡丹^[12]; 作为国家牡丹高新技术产业基地的山东菏泽, 种植品种不仅涵盖牡丹全色系, 而且早在 2012 年就有 1 237 个品种获得国家质检总局原产地标记注册认证^[13]。

2 花色形成的基础

2.1 物质基础

2.1.1 类胡萝卜素 类胡萝卜素主要影响牡丹红、橙、黄等花色的形成, 在叶、果实等器官分布也较多。类胡萝卜素对植物花色的影响主要集中在黄色系上, 如作为牡丹黄色花系中重要育种资源, 从滇牡丹中已鉴定出 14 种类胡萝卜素, 其中叶黄素、八氢番茄红素含量最高, 荧光定量显示控制类胡萝卜素含量的关键结构基因的表达过程与花色变化趋势基本一致^[14]。同样, 曾德志等^[15]的研究表明, 甘蓝型油菜花的花瓣颜色变化也与总类胡萝卜素含量变化密切相关, 但在黄花系的荷花中却没有检测到类胡萝卜素成分^[16]。可见同色系的花, 影响花色的色素种类也不尽相同。除黄色系外, 从紫色系的部分牡丹品种中检测出微量类胡萝卜素, 白色系和粉色系不含类胡萝卜素^[17]。

2.1.2 花色苷 花色苷是花青素与糖结合形成的水溶性植物色素, 性质不稳定, 尤其易受 pH、温度、蔗糖、光照、金属离子等的影响而发生反应^[18-21]。牡丹中花色苷的种类和含量因品种和发育时间的不同而表现出多样性。如在红色系中原牡丹中共鉴定出 5 种花色苷, 根据花色苷的含量和成分将其分为 Pn、Cy 类, Pn、Cy>Pg 类, Pn、Pg 类, Pn、Pg>Cy 等 4 大类, 而且花色苷含量越高, 助色系数越低^[21]。甘林鑫等^[22]对白色、紫色、粉色 3 种色系的牡丹研究后发现, 白色系牡丹花中不含花青素苷, 作为黄色系牡丹重要育种资源的黄色滇牡丹中不含有花青苷, 而紫红色滇牡丹中 Pn 和 Cy 型色素主要决定花色的基调^[23-24]。崔虎亮等^[25]对 5 个不同牡丹品种在花朵开放期内花瓣中花青素苷、类黄酮苷的种类和含量进行研究, 结果表明, 不同品种间在含量和种类上差异显著, 紫色牡丹品种花青素苷含量较高, 同时随着花青素苷含量不断积累, 黄酮类物质的含量先积累后降解, 而白色牡丹品种几乎不含花青素苷。但是, 杨晨等^[26]在对“凤丹”牡丹花色变化的分析中发现, 总花青苷含量是逐步降解, 花青苷质量分数降低幅度更大, 推测

可能是由于总花青苷种类和牡丹品种存在差别。杨琴等^[27]发现, 随花的开放, 牡丹中的花色素和黄酮类物质会不同程度的降解, 表现出花色由红色系向黄色系的变化。

2.1.3 黄酮类 在三大色素(类胡萝卜素、类黄酮、生物碱)中, 黄酮类化合物可以产生从淡黄色到蓝紫色的全光谱颜色^[28]。较花色苷而言, 黄酮类物质一般充当辅助色素调节花色^[23]。对白色、粉色、紫色系的牡丹花中总黄酮含量测定的结果显示, 牡丹盛花期花瓣中的总黄酮含量与花色深浅一致, 即总黄酮含量越多则花色越深^[16], 但对于不含花色苷的牡丹而言, 黄酮类将是影响花色的主要化合物。滇牡丹黄色系花瓣中不含花青素, 其中云南野生黄牡丹的花色素主要黄酮类和叶绿素, 而黄酮类主要由黄酮、查尔酮、黄酮醇的混合物组成^[29]。

2.2 分子基础

2.2.1 结构基因 色素代谢过程涉及多种基因, 如 *CHS* 基因、*CHI* 基因、*F3H* 基因、*F3'7, 5'H* 基因、*DFR* 基因、*ANS* 基因、*GT* 基因等^[30]。对牡丹花色结构基因的研究主要分为三方面。第一, 花色苷的形成: 通常花青苷的组成和浓度与花色关系密切, 花青苷合成相关结构基因包括 *PAL* 基因、*CHS* 基因、*CHI* 基因、*F3H* 基因、*F3'H* 基因、*DFR* 基因、*ANS* 基因等。周琳等^[31]采用 RT-PCR 和 RACE 方法获得牡丹中花青苷合成相关 *Ps-DFR1* 基因, 认为若 *PsDFR* 基因过低表达则无法合成花青素, 并证明 *PsCHI* 基因下调表达使查尔酮积累呈黄色^[32]。Zhang 等^[33]也证明, 牡丹中红白花不同主要是 *PsDFR*、*PsMYB* 和 *PsWD40* 的差异表达引起的, 前 2 个在红花瓣中高表达, 与花青素浓度呈正相关, 而 *PsWD40* 在红花瓣中的低表达与花青素浓度呈负相关。花青苷含量的表达, 也受到环境和插入片段等因素的影响。*PsPAL* 和 *PsCHS* 基因的表达量与光的诱导有关, 且表达量与花青苷的含量呈正相关^[34]。*F3'H* 基因中插入 1 段 GCGGCG 序列同时上调 *FLS* 基因, 将显著降低牡丹花瓣中的花青苷含量^[35]。第二, 花色变化: *PsDFR*、*PsANS* 和 *PsUF3GT* 的高表达使花黄素转变为花色苷^[30]。红色牡丹中 *PsDFR*、*PsANS* 类下游基因高表达量, 可能是导致花色由白变红

的关键因素^[36]。何新颖等^[37]采用二代高通量测序技术对“乌龙捧盛”牡丹花瓣的花色形成和着色机理的分析,差异化处理后筛选出 19 个花色相关基因,包括 *CHLM*、*POR*、*F3H*、*ANS*、*FLS* 和 *FNS II* 等,这些基因可能使显蕾期绿色花瓣逐渐转化为粉红色花瓣。对于粉色红和红色牡丹而言,*PsDFR* 基因的显著差异表达可能在双色形成中起关键作用^[38]。第三,花色素积累:在黄色和紫红色花瓣的差异上调基因中提出 *PsF3H*、*PsDFR*、*PsANS*、*Ps3GT*,这 4 种结构基因对紫红色色素沉着发挥重要作用,而 *PsTHC2'GT*、*PsCHI*、和 *PsFNS II* 的高共表达保证了黄色色素的积累^[39]。*PsGSTF3* 编码牡丹花瓣中一个重要的 *GST* 转运体,主要负责将花青素转运至液泡积累,并与 *PsDFR* 相互作用,共同促进了花瓣的着色^[40]。除此之外,花色素积累引起花瓣产生色斑现象还受调控基因的影响。

2.2.2 调控基因 调节基因又称为转录因子基因,通过调控基因的表达量发挥作用。与花青素合成相关的转录因子主要包括 *MYB*、*bHLH* 和 *WD40* 三大类^[26]。三者主要通过形成 *MBW* 复合体,进而调控结构基因的表达。转录因子 *PsMYB2* 和 *PsS-PL1* 通过影响 *MBW* 复合体的激活能力,负向调节花青素积累^[41]。从牡丹花瓣中分离出 *PsMYB114L* 和 *PsMYB12L* 两种新型的 *R2R3-MYB* 转录因子,并通过转基因到拟南芥和苹果愈伤组织上验证基因功能,结果表明二者均通过特异性调节花青素合成基因的表达,进而促进花青素的积累^[42]。Gu 等^[43]在对 *R2R3-MYB* 亚群中的 *PsMYB12* 基因进行功能验证过程中发现,它与 1 个 *bHLH* 和 1 个 *WD40* 蛋白相互作用,直接激活 *PsCHS* 的表达,揭示形成了植物色素形成的分子机理。Qi 等^[44]初步筛选了花青素调节因子 *PsbHLH1-3*,并证明 *PsbHLH1* 可以直接结合 *PsDFR* 和 *PsANS* 的启动子转录激活二者的表达。Zhang 等^[45]经双分子荧光互补实验表明, *PsMYB58* 在体内与 *PsbHLH1* 和 *PsbHLH3* 相互作用,且 *PsMYB58* 是牡丹花中的一个正向花青素调节因子。此外, *MBW* 复合体对牡丹的色斑形成也有着重要作用。朱瑾等^[46]通过花瓣色斑与非斑转录组数据分析并利用荧光定量 PCR 技术,分离得到 *MYB* 家族基因中的 1 个基

因,将其命名为 *PsMYB12*,并通过瞬时表达与瞬时沉默印证推断, *PsMYB12* 是斑色形成的关键调控因子。通过亚细胞定位技术揭示,转录因子 *MYB-1* 和 *MYB-5* 主要在细胞核中发挥作用,在同时期下进行实时荧光定量 PCR,二者在花瓣基部表达量上升,从而使基部色素含量增加,形成色斑,且 *MYB-5* 基因表达特征与色素积累特征具有显著相关性^[47]。

3 结束语

虽然牡丹现有八色、九色系,种类多、资源丰富,但对牡丹花色的研究主要集中在白色至紫色系,对黄色系的研究以滇牡丹居多,而对其他色系的研究相对较少。影响花色的色素基础种类与含量个体差异化大,并且随开花时间其种类和含量也呈现多样性,导致基于牡丹色素物质基础的非靶向代谢组学研究相对困难,而对于花色差异与变化的分子机理研究相对丰富,尤其以转录组学为代表的技术在花色研究应用中多见。在接下来的研究中,应尽量广泛系统的收集牡丹现有品种,注意同一品种间不同花色的区别,建立牡丹种质资源圃,细化品种分类,结合表观花色性状对命名进行规范化管理。应加大代谢组学的差异代谢物与转录组学的差异基因相关性分析力度,推测花色物质基础的成分和含量变化与之相关的分子表达过程,通过分子机理的研究抑制或延长某一花色的变化过程,为花色育种提供借鉴。

参考文献:

- [1] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典[M]. 北京: 中国医药科技出版社, 2020.
- [2] 中国林学会. 第 5 届中国林业学术大会论文集[C]. 北京: [出版者不详], 2017.
- [3] 李国雅. 我国花卉产业现状和发展刍议[J]. 甘肃农业科技, 2019(5): 77-80.
- [4] 王卫成, 贺欢, 杨馥霞, 等. 甘肃省紫斑牡丹种质现状及发展对策[J]. 甘肃农业科技, 2022, 53(3): 12-14.
- [5] 孟丽. 部分野生、栽培牡丹种质资源亲缘关系的 RAPD 研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2003.
- [6] 李宗艳, 秦艳玲, 蒙进芳, 等. 西南牡丹品种起源的 ISSR 研究[J]. 中国农业科学, 2015(5): 931-940.
- [7] 喻衡. 中国牡丹品种整理选育和命名问题[J]. 园艺

- 学报, 1982, 9(3): 36-40.
- [8] 成仿云, 李嘉珏, 陈德忠, 等. 中国紫斑牡丹[M]. 北京: 中国林业出版社, 2005.
- [9] 沈思珍. 名花产业化牡丹当先行——山东菏泽牡丹产业化研究[D]. 济南: 山东大学, 2008.
- [10] 舒庆艳, 郝 青. 姹紫嫣红牡丹花[J]. 生命世界, 2020(4): 10-17.
- [11] 刘 磊, 赵大球, 陶 俊. 牡丹花色形成影响因子及其调控研究进展[J]. 植物生理学报, 2019, 55(7): 925-931.
- [12] 王丹菲. 凤丹素艳别样红, 九重春色满铜都——国家地理标志保护产品: 铜陵凤丹[J]. 安徽农业大学学报(社会科学版), 2020, 29(3): 1.
- [13] 冯 岷, 李得安, 郜玉华. 菏泽牡丹[J]. 走向世界, 2013(37): 64-67.
- [14] 邹红竹, 周 琳, 韩璐璐, 等. 滇牡丹花瓣着色过程中类胡萝卜素成分变化和 Related 基因表达分析[J]. 园艺学报, 2021, 48(10): 1934-1944.
- [15] 曾德志, 郭世星, 张星星, 等. 甘蓝型油菜花瓣发育过程中类胡萝卜素含量变化[J]. 广东农业科学, 2015, 42(21): 25-29.
- [16] 徐 君, 李 欣, 江 君, 等. 不同花色荷花色素成分及稳定性分析[J]. 江苏农业科学, 2016, 44(2): 331-334; 335.
- [17] 甘林鑫. 三种色系牡丹花色色素组成及相关基因表达分析[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2019.
- [18] 宗春燕, 苏学军. 千日红花色苷的稳定性研究[J]. 黑龙江农业科学, 2021(5): 77-79.
- [19] 樊金玲, 朱文学, 巩卫东, 等. 蔗糖含量对牡丹花色苷热稳定性和降解动力学的影响[J]. 食品科学, 2010, 31(3): 74-78.
- [20] 余佳熹, 于雅静, 吕远平. 玫瑰花色苷水提液颜色稳定性的研究[J]. 中国调味品, 2021, 46(3): 144-149; 153.
- [21] 李清韵, 唐倩雯, 陈冠群, 等. 两个八仙花品种花色苷的提取、鉴定和理化稳定性[J/OL]. 广西植物: 1-14[2022-04-13]. <http://kns.cnki.net/tcms/detail/45.1134.Q.20220204.0921.004.html>
- [22] 甘林鑫, 李厚华, 杨 晨, 等. 不同花色牡丹品种花瓣色素含量及成分分析[J]. 北方园艺, 2020(5): 67-73.
- [23] 史倩倩. 基于转录组测序滇牡丹花色形成分子调控机理研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2015.
- [24] 华 梅, 原晓龙, 杨 卫, 等. HPLC 分析 6 种不同花色滇牡丹花瓣中花青素和类黄酮[J]. 西部林业科学, 2017, 46(6): 40-45.
- [25] 崔虎亮, 贺 霞, 张 前. 不同牡丹品种开花期间花瓣花青素和类黄酮组成的动态变化[J]. 中国农业科学, 2021, 54(13): 2858-2869.
- [26] 杨 晨, 李厚华, 朱佳宾, 等. ‘凤丹’牡丹花色变化过程中花瓣色素及相关基因表达[J]. 东北林业大学学报, 2020, 48(5): 62-66; 71.
- [27] 杨 琴, 袁 涛, 孙湘滨. 两个牡丹品种开花过程中花色变化的研究[J]. 园艺学报, 2015, 42(5): 930-938.
- [28] 刘国元, 方 威, 余春梅, 等. 花青素调控植物花色的研究进展[J]. 安徽农业科学, 2021(3): 1-4; 9.
- [29] 周 琳, 王 雁, 律春燕, 等. 云南野生黄牡丹花色色素成分的初步分析及鉴定[C]//中国园艺学会观赏园艺专业委员会. 2011 年中国观赏园艺学术年会论文集. 北京: 中国林业出版社, 2011.
- [30] 张 茜, 张柏辉, 黄胜琴, 等. 牡丹花色遗传机制的探讨[J]. 生物学通报, 2016, 51(2): 10-12.
- [31] 周 琳, 王 雁, 任 磊, 等. 牡丹二氢黄酮醇 4-还原酶基因 PsDFR1 的克隆及表达分析[J]. 植物生理学报, 2011(9): 885-892.
- [32] ZHAO D, TAO J, HAN C, et al. Flower color diversity revealed by differential expression of flavonoid biosynthetic genes and flavonoid accumulation in herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.) [J]. Mol Biol Rep, 2012, 39(12): 11263-11275.
- [33] ZHANG X, ZHAO L, XU Z, et al. Transcriptome sequencing of *Paeonia suffruticosa* ‘ShimaNishiki’ to identify differentially expressed genes mediating double-color formation [J]. Plant Physiol Biochem, 2018, 123: 114-124.
- [34] ZHAO D, HAO Z, TAO J. Effects of shade on plant growth and flower quality in the herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.) [J]. Plant Physiol Biochem, 2012, 61: 187-196.
- [35] ZHANG Y, CHENG Y, XU S, et al. Tree peony variegated flowers show a small insertion in the F3’ H gene of the acyanic flower parts [J]. BMC Plant Biol, 2020, 20(1): 211.
- [36] ZHAO D, TANG W, HAO Z, et al. Identification of flavonoids and expression of flavonoid biosynthetic genes in two coloured tree peony flowers [J]. Biochem Biophys Res Commun, 2015, 459(3): 450-456.
- [37] 何新颖, 戚 杰, 胡永红. 基于比较转录组分析‘乌龙捧盛’牡丹花瓣初步着色的分子机理[C]//中国园艺

- 学会观赏园艺专业委员会. 2017 年中国观赏园艺学术研讨会论文集. 北京: 中国林业出版社, 2017.
- [38] ZHANG X, ZHAO M, GUO J, et al. Anatomical and biochemical analyses reveal the mechanism of double-color formation in *Paeonia suffruticosa* ShimaNishiki[J]. 3 Biotech, 2018, 8(10): 420.
- [39] SHI Q, ZHOU L, WANG Y, et al. Transcriptomic analysis of *Paeonia delavayi* Wild population flowers to identify differentially expressed genes involved in purple-red and yellow petal pigmentation[J]. PLoS One, 2015, 10(8): 0135038.
- [40] HAN L, ZHOU L, ZOU H, et al. PsGSTF3, an Anthocyanin-related glutathione S-transferase Gene, Is essential for petal coloration in tree peony[J]. Int J Mol Sci, 2022, 23(3): 1423.
- [41] GAO L, YANG H, LIU H, et al. extensive transcriptome changes underlying the flower color intensity variation in *Paeonia ostii*[J]. Front Plant Sci, 2016, 6: 1205.
- [42] ZHANG X, XU Z, YU X, et al. Identification of two novel R2R3-MYB transcription factors, PsMYB114L and PsMYB12L, Related to anthocyanin biosynthesis in *Paeonia suffruticosa* [J]. Int J Mol Sci, 2019, 20(5): 1055.
- [43] GU Z, ZHU J, HAO Q, et al. A Novel R2R3-MYB transcription factor contributes to petal blotch formation by regulating organ-specific expression of PsCHS in tree peony(*Paeonia suffruticosa*)[J]. Plant Cell Physiol, 2019, 60(3): 599-611.
- [44] QI Y, ZHOU L, HAN L, et al. PsbHLH1, a novel transcription factor involved in regulating anthocyanin biosynthesis in tree peony(*Paeonia suffruticosa*)[J]. Plant Physiol Biochem, 2020, 154: 396-408.
- [45] ZHANG Y, XU S, MA H, et al. The R2R3-MYB gene PsMYB58 positively regulates anthocyanin biosynthesis in tree peony flowers[J]. Plant Physiol Biochem, 2021, 164: 279-288.
- [46] 朱 瑾. 牡丹类黄酮合成相关基因时空表达与色斑形成的关系解析[D]. 北京: 中国科学院大学, 2017.
- [47] 李 想. 紫斑牡丹斑色形成相关 MYB 基因克隆与功能分析[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2019.