

# 睡莲花色研究进展

吴倩<sup>1</sup>, 张会金<sup>1</sup>, 王晓晗<sup>1,2</sup>, 赵文<sup>3</sup>, 周娴<sup>1,2</sup>, 王亮生<sup>1,2,\*</sup>

(<sup>1</sup>中国科学院植物研究所北京植物园/北方资源植物重点实验室, 北京 100093; <sup>2</sup>中国科学院大学, 北京 100049;  
<sup>3</sup>黑龙江伊蓝生物科技有限公司, 黑龙江伊春 153000)

**摘要:** 综述了睡莲花色多样性、花色素组成、色素组成与花色关系、类黄酮合成途径、花色遗传特性与花色育种等研究进展, 并讨论了睡莲花色研究中存在的问题和前景。

**关键词:** 睡莲; 花色; 类黄酮; 花青素; 育种

**中图分类号:** S 682.32

**文献标志码:** A

**文章编号:** 0513-353X (2021) 10-2087-13

## Research Progress on Flower Color of Waterlily (*Nymphaea*)

WU Qian<sup>1</sup>, ZHANG Huijin<sup>1</sup>, WANG Xiaohan<sup>1,2</sup>, ZHAO Wen<sup>3</sup>, ZHOU Xian<sup>1,2</sup>, and WANG Liangsheng<sup>1,2,\*</sup>

(<sup>1</sup>Beijing Botanical Garden, Key Laboratory of Plant Resources, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; <sup>2</sup>University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; <sup>3</sup>Heilongjiang Yilan Biotechnology Co., Ltd, Yichun, Heilongjiang 153000, China)

**Abstract:** This paper reviewed the national and international research progress on *Nymphaea* flower color diversity, pigment composition, relationship between pigment composition and flower color, flavonoids biosynthesis pathway, flower color genetic characteristics, flower color breeding, and discussed the existing problems and prospects in the research of flower color of *Nymphaea*.

**Keywords:** waterlily; flower color; flavonoid; anthocyanin; breeding

睡莲 (waterlily) 属于睡莲科 (Nymphaeaceae) 睡莲属 (*Nymphaea*) 多年生水生草本浮叶植物, 花色丰富, 姿态优美, 花香远溢, 既是重要的园艺观赏植物, 也是重要的基部被子植物, 是研究被子植物起源与演化的重要类群。睡莲花色丰富, 花期较长, 在水体应用中景观优势十分突出, 并且易栽培, 对水深的适应范围广, 抗逆性强, 后期维护较少, 所以常用于公园、庭院等水面装饰, 一些小型和微型种类也可用于家庭盆栽。睡莲对水体中过剩的氮、磷等营养物质有很强的吸收能力, 还能直接从污水中吸收镍、镉等有害物质, 从而起到净化水体的作用 (Vajpayee et al., 2000; Choo et al., 2006; Zahedi et al., 2015)。睡莲花可用作鲜切花, 同时其部分种类的花朵、嫩叶、叶柄、块茎等部位还具有食用、饮用和药用价值 (Huang et al., 2010; Parimala & Shoba, 2014; Yin et al., 2015; Lim, 2016; Zhao et al., 2019; Anand et al., 2021; N'Guessan et al., 2021)。目前研究人员已对多种植物, 如月季 (*Rosa chinensis*)、香石竹 (*Dianthus caryophyllus*)、菊花 (*Chrysanthemum × morifolium*)、百合 (*Lilium brownii*) 的花色素组成、生物合成途径、花色遗传规律等进行了全面深

收稿日期: 2021-05-18; 修回日期: 2021-08-28

基金项目: 中国科学院战略生物资源能力建设项目 (KFJ-BRP-017-44)

\* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: wanglsh@ibcas.ac.cn)

入的研究, 并培育出多种新颖花色品种, 产生了巨大的经济效益。但是对睡莲的研究主要集中于形态观察、系统分类、药用价值和基因组分析等方面, 虽然对部分种和品种的花色分布和花色素组成有了较为深入的研究, 但仍缺乏对睡莲花色的整体认识 (Wiersema et al., 2008; Begum et al., 2010; Moreira & Bove, 2017; Kim et al., 2019; Nengroo & Rauf, 2020; Povilus et al., 2020; Zhang et al., 2020)。综述睡莲花色研究的最新进展, 以期为今后睡莲花色遗传育种研究提供参考。

## 1 睡莲种质资源和花色

睡莲属共包含 50 余种, 是睡莲科中种类最多、分布最广的属, 在亚洲、非洲、欧洲、美洲和大洋洲均有分布。睡莲属包括 5 个亚属: 古热带睡莲亚属 *Lotos*、新热带睡莲亚属 *Hydrocallis*、澳大利亚睡莲亚属 *Anecphya*、广热带睡莲亚属 *Brachyceras* 以及广温带睡莲亚属 *Nymphaea* (Slocum, 2004; 黄国振 等, 2008)。古热带睡莲花色为白色和不同深浅的紫红色; 新热带睡莲仅为白色和黄色; 澳大利亚睡莲为白色、粉色、紫红色、紫色和蓝色; 广热带睡莲花色丰富, 包括蓝、淡蓝、蓝紫、紫红、红、黄、白、复色和嵌色等; 广温带睡莲包含白色、粉色、黄色、红色、紫红色、复色和嵌色等, 但没有蓝色和蓝紫色 (图 1)。据调查, 中国现仅有广温带睡莲亚种 4 个原生种分布, 分别是延药睡莲 *N. stellata*、柔毛齿叶睡莲 *N. pubescens*、雪白睡莲 *N. candida* 和子午莲 *N. tetragona* (肖克炎, 2017)。

根据生态类型, 睡莲可分为热带睡莲和耐寒睡莲。热带睡莲包括古热带睡莲、新热带睡莲、澳大利亚睡莲以及广热带睡莲; 广温带睡莲属于耐寒睡莲。相比耐寒睡莲, 热带睡莲花色更加丰富, 观赏性更高, 但耐寒睡莲在中国可自然越冬, 而热带睡莲在中国大部分地区都不能室外自然越冬。



图 1 睡莲典型的花色类型

Fig. 1 Typical flower colors in *Nymphaea*

## 2 睡莲的花色素组成

### 2.1 花色素种类

花色素包括类黄酮、类胡萝卜素、甜菜色素和叶绿素 (程金水和刘青林, 2010)。超过 80% 的被子植物的花色是由类黄酮中的花青素决定的, 除此之外, 其他类黄酮化合物具有不同程度的辅助色素效应, 对花色的形成有一定的影响 (Weiss, 1995)。迄今为止, 睡莲花瓣中的花色素仅检测到类黄酮, 共 117 种, 包括 20 种花青苷、9 种查尔酮苷、2 种黄烷酮、3 种黄烷酮苷、4 种黄酮、5 种黄酮苷 (其中碳苷黄酮 1 个)、6 种黄酮醇和 68 种黄酮醇苷 (表 1)。

**表 1 睡莲花瓣中检测到的类黄酮化合物**  
**Table 1 Flavonoids detected in waterlily petals**

| 序号<br>No. | 类型<br>Type                    | 化合物 Compound  | 参考文献 Reference  |
|-----------|-------------------------------|---|---|
| 1         | 花青苷<br>Antho-<br>cyanin       | 飞燕草素 - 3- <i>O</i> -β - 吡喃半乳糖苷<br>Delphinidin 3- <i>O</i> -β-galactopyranoside  | Fossen et al., 1998b; Fossen & Andersen, 1999;<br>朱满兰, 2012; Wu et al., 2016; 吴倩, 2018                        |
| 2         |                               | 飞燕草素 - 3- <i>O</i> - 葡萄糖苷 Delphinidin 3- <i>O</i> -glucoside  | 朱满兰 等, 2012   |
| 3         |                               | 飞燕草素 - 3- <i>O</i> - 乙酰 - 葡萄糖苷 Delphinidin 3- <i>O</i> -acetyl-glucoside  | 朱满兰 等, 2012   |
| 4         |                               | 飞燕草素 - 3- <i>O</i> -(6"- <i>O</i> - 乙酰 - β - 吡喃半乳糖苷)<br>Delphinidin 3- <i>O</i> -( 6"- <i>O</i> -acetyl-β-galactopyranoside)  | Fossen et al., 1998b; 朱满兰 等, 2012   |
| 5         |                               | 飞燕草素 - 3- <i>O</i> -(6"- <i>O</i> - 乙酰 - β - 吡喃葡萄糖苷)<br>Delphinidin 3- <i>O</i> -( 6"- <i>O</i> -acetyl-β-glucopyranoside)  | Zhu et al., 2012  |
| 6         |                               | 飞燕草素 - 3- <i>O</i> -(2"- <i>O</i> - 没食子酰 - β - 吡喃半乳糖苷)<br>Delphinidin 3- <i>O</i> -( 2"- <i>O</i> -galloyl-β-galactopyranoside)   | Fossen et al., 1998b; Fossen & Andersen, 1999;<br>Zhu et al., 2012  |
| 7         |                               | 飞燕草素 - 3'- <i>O</i> -(2"- <i>O</i> -没食子酰 - β - 吡喃半乳糖苷)<br>Delphinidin 3'- <i>O</i> -( 2"- <i>O</i> -galloyl-β-galactopyranoside)  | Fossen & Andersen, 1999; Zhu et al., 2012;<br>Wu et al., 2016; 吴倩, 2018                                       |
| 8         |                               | 飞燕草素 - 3- <i>O</i> -(2"- <i>O</i> - 没食子酰 - 6"- <i>O</i> - 乙酰 - β - 吡喃半乳糖苷)<br>Delphinidin 3- <i>O</i> -(2"- <i>O</i> -galloyl-6"- <i>O</i> -acetyl-β-galactopyranoside)   | Fossen et al., 1998b; Fossen & Andersen, 1999;<br>Zhu et al., 2012; 朱满兰 等, 2012; Wu et al.,<br>2016; 吴倩, 2018 |
| 9         |                               | 飞燕草素 - 3'- <i>O</i> -(2"- <i>O</i> - 没食子酰 - 6"- <i>O</i> - 乙酰 - β - 吡喃半乳糖苷)<br>Delphinidin 3'- <i>O</i> -(2"- <i>O</i> -galloyl-6"- <i>O</i> -acetyl-β-galactopyranoside) | Fossen & Andersen, 1999; Zhu et al., 2012;<br>Wu et al., 2016; 吴倩, 2018                                       |
| 10        |                               | 飞燕草素 - 3- <i>O</i> -(2"- <i>O</i> - 没食子酰 - 6"- <i>O</i> - 乙二酰 - 鼠李糖苷)<br>Delphinidin 3- <i>O</i> -(2"- <i>O</i> -galloyl-6"- <i>O</i> -oxalyl-rhamnoside)                 | Zhu et al., 2012  |
| 11        |                               | 飞燕草素 - 3- <i>O</i> - 鼠李糖 - (1→2) - 半乳糖苷<br>Delphinidin 3- <i>O</i> -rhamnosyl-(1→2)-galactoside   | 朱满兰 等, 2012   |
| 12        |                               | 飞燕草素 - 3- <i>O</i> -鼠李糖 - 5- <i>O</i> - 半乳糖苷<br>Delphinidin 3- <i>O</i> -rhamnosyl-5- <i>O</i> -galactoside   | Zhu et al., 2012  |
| 13        |                               | 飞燕草素 - 3- <i>O</i> - 半乳糖 - 5- <i>O</i> - 乙酰 - 半乳糖苷<br>Delphinidin 3- <i>O</i> -galactoside-5- <i>O</i> -acetyl-galactoside  | 朱满兰 等, 2012   |
| 14        |                               | 矢车菊素 - 3 - <i>O</i> -(6"- <i>O</i> - 乙酰 - β - 吡喃半乳糖苷)<br>Cyanidin 3- <i>O</i> -( 6"- <i>O</i> -acetyl-β-galactopyranoside)  | 朱满兰 等, 2012   |
| 15        |                               | 矢车菊素 - 3- <i>O</i> - 没食子酰 - 半乳糖苷 cyanidin 3- <i>O</i> -galloyl-galactoside  | 朱满兰 等, 2012   |
| 16        |                               | 矢车菊素 - 3- <i>O</i> -(2"- <i>O</i> - 没食子酰 - 6"- <i>O</i> - 乙酰 - β - 吡喃半乳糖苷)<br>Cyanidin 3- <i>O</i> -( 2"- <i>O</i> -galloyl-6"- <i>O</i> -acetyl-β-galactopyranoside)     | Fossen et al., 1998b; Zhu et al., 2012; 朱满兰<br>等, 2012  |
| 17        |                               | 矢车菊素 - 3- <i>O</i> - 半乳糖 - (1→2) - 半乳糖苷<br>Cyanidin 3- <i>O</i> -galactosyl-(1→2)-galactoside   | 朱满兰 等, 2012   |
| 18        |                               | 矢车菊素 - 3- <i>O</i> - 乙酰 - 半乳糖 - (1→2) - 半乳糖苷<br>Cyanidin 3- <i>O</i> -acetyl-galactosyl-(1→2)-galactoside   | 朱满兰 等, 2012   |
| 19        |                               | 矢车菊素 - 3- <i>O</i> -(2"- <i>O</i> - 没食子酰 - 半乳糖)-5- <i>O</i> - 鼠李糖苷<br>Cyanidin 3- <i>O</i> -( 2"- <i>O</i> -galloyl-galactopyranoside)-5- <i>O</i> -rhamnoside            | Zhu et al., 2012  |
| 20        |                               | 矢车菊素 - 3- <i>O</i> - 半乳糖 - 半乳糖 - 半乳糖苷<br>Cyanidin 3- <i>O</i> -galactosyl-galactosyl-galactoside  | 朱满兰 等, 2012   |
| 21        | 查尔酮苷<br>Chalcone<br>glycoside | 柚皮素查尔酮 - 2'- <i>O</i> - 半乳糖苷 Chalcononaringenin 2'- <i>O</i> -galactoside   | Zhu et al., 2012; 朱满兰 等, 2012   |
| 22        |                               | 柚皮素查尔酮 - 2'- <i>O</i> - 葡萄糖苷 Chalcononaringenin 2'- <i>O</i> -glucoside   | Agnihotri et al., 2008  |
| 23        |                               | 柚皮素查尔酮 - 2'- <i>O</i> - 没食子酰 - 半乳糖苷<br>Chalcononaringenin 2'- <i>O</i> -galloyl-galactoside   | 朱满兰 等, 2012   |
| 24        |                               | 柚皮素查尔酮 - 2'- <i>O</i> - 鼠李糖 - 半乳糖苷<br>Chalcononaringenin 2'- <i>O</i> -rhamnosyl-galactoside  | 朱满兰 等, 2012   |
| 25        |                               | 柚皮素查尔酮 - 2'- <i>O</i> - 双没食子酰 - 半乳糖苷<br>Chalcononaringenin 2'- <i>O</i> -di-galloyl-galactoside   | 朱满兰 等, 2012   |
| 26        |                               | 2',3',4',6' - 四羟基查尔酮 - 2'- <i>O</i> - 没食子酰 - 半乳糖苷<br>2',3',4',6'-Tetrahydroxychalcone 2'- <i>O</i> -galloyl-galactoside   | 朱满兰 等, 2012   |
| 27        |                               | 2',3',4',6' - 四羟基查尔酮 - 2'- <i>O</i> - 双没食子酰 - 半乳糖苷<br>2',3',4',6'-Tetrahydroxychalcone 2'- <i>O</i> -di-galloyl-galactoside   | 朱满兰 等, 2012   |

续表 1

| 序号<br>No. | 类型<br>Type                     | 化合物 Compound  | 参考文献 Reference  |
|-----------|--------------------------------|---|---|
| 28        |                                | 2',3',4',6' - 四羟基查尔酮 - 2'- <i>O</i> - 双没食子酰 - 葡萄糖苷<br>2',3',4',6'-Tetrahydroxychalcone 2'- <i>O</i> -di-galloyl-glucoside               | 朱满兰 等, 2012   |
| 29        |                                | 2',3',4',6' - 四羟基查尔酮 - 2'- <i>O</i> - 没食子酰 - 双乙酰 - 半乳糖苷<br>2',3',4',6'-Tetrahydroxychalcone 2'- <i>O</i> -galloyl-di-acetyl-galactoside | 朱满兰 等, 2012   |
| 30        | 黄烷酮<br>Flavanone               | 3,7 - 二羟基黄烷酮 3,7-Dihydroxyflavanone   | Hsu et al., 2013  |
| 31        |                                | 柚皮素 Naringenin  | Agnihotri et al., 2008; Hsu et al., 2013;<br>Cudalbeanu et al., 2018  |
| 32        | 黄烷酮苷<br>Flavanone<br>glycoside | 柚皮素 - 5- <i>O</i> - 葡萄糖苷 Naringenin 5- <i>O</i> -glucoside  | Agnihotri et al., 2008; 董柳青, 2017   |
| 33        |                                | 柚皮素 - 7- <i>O</i> - 半乳糖苷 Naringenin 7- <i>O</i> -galactoside  | 朱满兰 等, 2012   |
| 34        |                                | 柚皮苷 Naringin  | Cudalbeanu et al., 2018   |
| 35        | 黄酮<br>Flavone                  | 芹菜素 Apigenin  | Jambor & Skrzypczak, 1991; Cudalbeanu et al.,<br>2018   |
| 36        |                                | 木犀草素 Luteolin   | Cudalbeanu et al., 2018   |
| 37        |                                | 金圣草黄素 Chrysoeriol   | 朱满兰 等, 2012   |
| 38        |                                | 7 - 甲基麦黄酮 7-Methy tricin  | Zhao et al., 2011   |
| 39        | 黄酮苷<br>Flavone<br>glycoside    | 木犀草素 - 3',7 - 二 - <i>O</i> - 半乳糖苷 Luteolin 3',7-di- <i>O</i> -galactoside   | 朱满兰 等, 2012   |
| 40        |                                | 木犀草素 - 3',7 - 二 - <i>O</i> - 葡萄糖苷 Luteolin 3',7-di- <i>O</i> -glucoside   | 朱满兰 等, 2012   |
| 41        |                                | 木犀草素 - 8- <i>C</i> - 葡萄糖苷 Luteolin 8- <i>C</i> -glucoside   | Cudalbeanu et al., 2018   |
| 42        |                                | 金圣草黄素 - 7- <i>O</i> - 半乳糖苷 Chrysoeriol 7- <i>O</i> -galactoside   | 朱满兰 等, 2012   |
| 43        |                                | 金圣草黄素 - 7- <i>O</i> - 葡萄糖苷 Chrysoeriol 7- <i>O</i> -glucoside   | 朱满兰 等, 2012   |
| 44        | 黄酮醇<br>Flavonol                | 山奈酚 Kaempferol  | Jambor & Skrzypczak, 1991; Kizu & Tomimori,<br>2003; 刘瑞凝 等, 2006; Zhao et al., 2011;<br>Cudalbeanu et al., 2018; Acharya et al., 2019                         |
| 45        |                                | 3 - 甲基山奈酚 3-Methy kaempferide   | Jambor & Skrzypczak, 1991; Kizu & Tomimori,<br>2003   |
| 46        |                                | 槲皮素 Quercetin   | Jambor & Skrzypczak, 1991; Fossen et al.,<br>1998a; Kizu & Tomimori, 2003; 刘瑞凝 等,<br>2006; Rakesh et al., 2009; Zhao et al., 2011;<br>Cudalbeanu et al., 2018 |
| 47        |                                | 3 - 甲基槲皮素 3-Methy quercetin   | Kizu & Tomimori, 2003; Zhao et al., 2011  |
| 48        |                                | 异鼠李素 Isorhamnetin   | 朱满兰 等, 2012   |
| 49        |                                | 杨梅酮 Myricetin   | 刘瑞凝 等, 2006; Acharya et al., 2019   |
| 50        | 黄酮醇苷<br>Flavonol<br>glycoside  | 山奈酚 - 3- <i>O</i> - 吡喃鼠李糖苷 Kaempferol 3- <i>O</i> -rhamnopyranoside   | Fossen et al., 1999; 刘瑞凝 等, 2006; 朱满兰<br>等, 2012  |
| 51        |                                | 山奈酚 - 3- <i>O</i> - 半乳糖苷 Kaempferol 3- <i>O</i> -galactoside  | Zhu et al., 2012; 朱满兰 等, 2012   |
| 52        |                                | 山奈酚 - 3- <i>O</i> - 葡萄糖苷 Kaempferol 3- <i>O</i> -glucoside  | Kizu & Tomimori, 2003; 刘瑞凝 等, 2006;<br>Agnihotri et al., 2008; Zhao et al., 2011; 朱满<br>兰 等, 2012; Kothari & Durgapal, 2014                                   |
| 53        |                                | 山奈酚 - 3- <i>O</i> -(2"- <i>O</i> - 乙酰 - 鼠李糖苷)<br>Kaempferol 3- <i>O</i> -( 2"- <i>O</i> -acetyl)-rhamnoside                             | Fossen et al., 1999; Zhu et al., 2012; Hsu et al.,<br>2013  |
| 54        |                                | 山奈酚 - 3- <i>O</i> -(3"- <i>O</i> - 乙酰 - 鼠李糖苷)<br>Kaempferol 3- <i>O</i> -(3"- <i>O</i> -acetyl) -rhamnoside                             | Fossen et al., 1999; Agnihotri et al., 2008; Zhu<br>et al., 2012; Hsu et al., 2013; Wu et al., 2016   |
| 55        |                                | 山奈酚 - 3- <i>O</i> -(3"- <i>O</i> - 丙二酰 - 鼠李糖苷)<br>Kaempferol 3- <i>O</i> -(3"- <i>O</i> -malonyl) -rhamnoside                           | Wu et al., 2016   |
| 56        |                                | 山奈酚 - 3- <i>O</i> - 乙酰 - 半乳糖苷 Kaempferol 3- <i>O</i> -acetyl-galactoside  | 朱满兰 等, 2012   |
| 57        |                                | 山奈酚 - 3- <i>O</i> - 没食子酰 - 半乳糖苷 Kaempferol 3- <i>O</i> -galloyl-galactoside   | 朱满兰 等, 2012   |
| 58        |                                | 山奈酚 - 3- <i>O</i> - 芦丁糖苷 Kaempferol 3- <i>O</i> -rutinoside   | 刘瑞凝 等, 2006; Zhao et al., 2011; 宋敏 等,<br>2016   |

续表 1

| 序号<br>No. | 类型<br>Type | 化合物 Compound  | 参考文献 Reference  |
|-----------|------------|---|---|
| 59        |            | 山奈酚 - 3- <i>O</i> -(2"- <i>O</i> - 没食子酰 - 芦丁糖苷)<br>Kaempferol 3- <i>O</i> -(2"- <i>O</i> -galloyl)- rutinoid        | 刘瑞凝 等, 2006   |
| 60        |            | 山奈酚 - 3- <i>O</i> - 半乳糖 - (1→2) - 鼠李糖苷<br>Kaempferol 3- <i>O</i> -galactosyl-(1→2)-rhamnoside                       | 朱满兰 等, 2012   |
| 61        |            | 山奈酚 - 3- <i>O</i> - 葡萄糖 - (1→2) - 鼠李糖苷<br>Kaempferol 3- <i>O</i> -glucosyl-(1→2)-rhamnoside                         | 朱满兰 等, 2012   |
| 62        |            | 山奈酚 - 3,7 - 二 - <i>O</i> - 半乳糖苷 Kaempferol 3,7-di- <i>O</i> -galactoside  | 朱满兰 等, 2012   |
| 63        |            | 山奈酚 - 3,7 - 二 - <i>O</i> - 葡萄糖苷 Kaempferol 3,7-di- <i>O</i> -glucoside  | 朱满兰 等, 2012   |
| 64        |            | 山奈酚 - 3- <i>O</i> - 半乳糖 - 7- <i>O</i> - 鼠李糖苷<br>Kaempferol 3- <i>O</i> -galactosyl-7- <i>O</i> -rhamnoside          | 朱满兰 等, 2012   |
| 65        |            | 山奈酚 - 7- <i>O</i> - 葡萄糖 - 3- <i>O</i> - 芦丁糖苷<br>Kaempferol 7- <i>O</i> -glucoside-3- <i>O</i> -rutinoside           | 刘瑞凝 等, 2006   |
| 66        |            | 山奈酚 - 7- <i>O</i> - 半乳糖 - (1→2) - 鼠李糖苷<br>Kaempferol 7- <i>O</i> -galactosyl-(1→2)-rhamnoside                       | Zhu et al., 2012  |
| 67        |            | 山奈酚 - 7- <i>O</i> - 没食子酰 - 半乳糖 - (1→2) - 鼠李糖苷<br>Kaempferol 7- <i>O</i> -galloyl-galactosyl-(1→2)-rhamnoside        | Zhu et al., 2012  |
| 68        |            | 槲皮素 - 3- <i>O</i> - 木糖苷 Quercetin 3- <i>O</i> -xyloside   | 刘瑞凝 等, 2006   |
| 69        |            | 槲皮素 - 3'- <i>O</i> - 木糖苷 Quercetin 3'- <i>O</i> -xyloside   | Fossen et al., 1998a; Kizu & Tomimori, 2003;<br>Zhao et al., 2011; Zhu et al., 2012   |
| 70        |            | 槲皮素 - 4'- <i>O</i> - 木糖苷 Quercetin 4'- <i>O</i> -xyloside   | Jambor & Skrzypczak, 1991   |
| 71        |            | 槲皮素 - 3- <i>O</i> - 吡喃鼠李糖苷 Quercetin 3- <i>O</i> -rhamnopyranoside  | Fossen et al., 1999; Agnihotri et al., 2008; Zhu<br>et al., 2012; 朱满兰 等, 2012; Wu et al., 2016  |
| 72        |            | 槲皮素 - 3- <i>O</i> - 吡喃半乳糖苷 Quercetin 3- <i>O</i> -galactopyranoside   | Jambor & Skrzypczak, 1991; 朱满兰 等, 2012  |
| 73        |            | 槲皮素 - 3- <i>O</i> - 吡喃葡萄糖苷 Quercetin 3- <i>O</i> -glucopyranoside   | Jambor & Skrzypczak, 1991; Agnihotri et al.,<br>2008; Zhao et al., 2011; 朱满兰 等, 2012;<br>Kothari & Durgapal, 2014; Acharya et al., 2019 |
| 74        |            | 3 - 甲基槲皮素-3'- <i>O</i> - 木糖苷 3-Methylquercetin 3'- <i>O</i> -xyloside   | Jambor & Skrzypczak, 1991; Fossen et al., 1998a;<br>Kizu & Tomimori, 2003; Zhao et al., 2011  |
| 75        |            | 槲皮素 - 3- <i>O</i> -(2"- <i>O</i> - 乙酰 - 吡喃鼠李糖苷)<br>Quercetin 3- <i>O</i> -(2"- <i>O</i> -acetyl)-rhamnopyranoside   | Fossen et al., 1999; Zhu et al., 2012   |
| 76        |            | 槲皮素 - 3- <i>O</i> -(3"- <i>O</i> - 乙酰 - 吡喃鼠李糖苷)<br>Quercetin 3- <i>O</i> -(3"- <i>O</i> -acetyl)-rhamnopyranoside   | Fossen et al., 1999; Agnihotri et al., 2008; Zhu<br>et al., 2012; Hsu et al., 2013; Wu et al., 2016                                     |
| 77        |            | 槲皮素 - 3- <i>O</i> -(3"- <i>O</i> - 丙二酰 - 吡喃鼠李糖苷)<br>Quercetin 3- <i>O</i> -(3"- <i>O</i> -malonyl)-rhamnopyranoside | Wu et al., 2016   |
| 78        |            | 槲皮素 - 3- <i>O</i> - 没食子酰 - 鼠李糖苷 Quercetin 3- <i>O</i> -galloyl-rhamnoside   | 朱满兰 等, 2012   |
| 79        |            | 槲皮素 - 3- <i>O</i> - 没食子酰 - 半乳糖苷 Quercetin 3- <i>O</i> -galloyl-galactoside  | 朱满兰 等, 2012   |
| 80        |            | 槲皮素 - 3- <i>O</i> - 没食子酰 - 葡萄糖苷 Quercetin 3- <i>O</i> -galloyl-glucoside  | 朱满兰 等, 2012   |
| 81        |            | 槲皮素 - 3- <i>O</i> - 半乳糖 - (1→2) - 鼠李糖苷<br>Quercetin 3- <i>O</i> -galactosyl-(1→2)-rhamnoside                        | 朱满兰 等, 2012   |
| 82        |            | 芦丁 Rutin  | Zhao et al., 2011; Cudalbeanu et al., 2018  |
| 83        |            | 槲皮素 - 7- <i>O</i> - 阿拉伯糖苷 Quercetin 7- <i>O</i> -arabinoside  | 朱满兰 等, 2012   |
| 84        |            | 槲皮素 - 7- <i>O</i> - 木糖苷 Quercetin 7- <i>O</i> -xyloside   | 朱满兰 等, 2012   |
| 85        |            | 槲皮素 - 7- <i>O</i> - 半乳糖苷 Quercetin 7- <i>O</i> -galactoside   | Zhu et al., 2012; 朱满兰 等, 2012; Wu et al.,<br>2016   |
| 86        |            | 槲皮素 - 7- <i>O</i> - 半乳糖 - (1→2) - 鼠李糖苷<br>Quercetin 7- <i>O</i> -galactosyl-(1→2)-rhamnoside                        | Zhu et al., 2012  |
| 87        |            | 槲皮素 - 7- <i>O</i> - 半乳糖 - (1→2) - 木糖苷<br>Quercetin 7- <i>O</i> -galactosyl-(1→2)-xyloside                           | 朱满兰 等, 2012   |
| 88        |            | 槲皮素 - 3,7 - 二 - <i>O</i> - 半乳糖苷 Quercetin 3,7-di- <i>O</i> -galactoside   | 朱满兰 等, 2012   |
| 89        |            | 异鼠李素 - 3- <i>O</i> - 木糖苷 Isorhamnetin 3- <i>O</i> -xyloside   | 朱满兰 等, 2012   |
| 90        |            | 异鼠李素 - 7- <i>O</i> - 木糖苷 Isorhamnetin 7- <i>O</i> -xyloside   | Zhu et al., 2012  |
| 91        |            | 异鼠李素 - 3- <i>O</i> - 鼠李糖苷 Isorhamnetin 3- <i>O</i> -rhamnoside  | 朱满兰 等, 2012   |
| 92        |            | 异鼠李素 - 3- <i>O</i> - 半乳糖苷 Isorhamnetin 3- <i>O</i> -galactoside   | 朱满兰 等, 2012   |
| 93        |            | 异鼠李素 - 3- <i>O</i> - 葡萄糖苷 Isorhamnetin 3- <i>O</i> -glucoside   | 朱满兰 等, 2012   |
| 94        |            | 异鼠李素 - 7- <i>O</i> - 半乳糖苷 Isorhamnetin 7- <i>O</i> -galactoside   | Zhu et al., 2012  |

续表 1

| 序号<br>No. | 类型<br>Type | 化合物 Compound   | 参考文献 Reference   |
|-----------|------------|--|--|
| 95        |            | 3-甲基杨梅酮-3'-O-β-D-木糖苷 Annulatin 3'-O-β-D-xyloside   | 赵军 等, 2013   |
| 96        |            | 杨梅酮-3-O-吡喃鼠李糖苷 Myricetin 3-O-rhamnopyranoside  | Fossen et al., 1998a, 1999; Agnihotri et al., 2008; 朱满兰 等, 2012; Wu et al., 2016 |
| 97        |            | 杨梅酮-3'-O-木糖苷 Myricetin 3'-O-xyloside   | Fossen et al., 1998a; 刘瑞凝 等, 2006; Zhu et al., 2012                              |
| 98        |            | 杨梅酮-3-O-半乳糖苷 Myricetin 3-O-galactoside   | Zhu et al., 2012; 朱满兰 等, 2012; Wu et al., 2016                                   |
| 99        |            | 杨梅酮-3-O-葡萄糖苷 Myricetin 3-O-glucoside   | Agnihotri et al., 2008; 朱满兰 等, 2012  |
| 100       |            | 杨梅酮-3-O-葡萄糖醛酸苷 Myricetin 3-O-glucuronide   | 朱满兰 等, 2012  |
| 101       |            | 杨梅酮-3-O-(2"-O-乙酰-吡喃鼠李糖苷)<br>Myricetin 3-O-(2"-O-acetyl)-rhamnopyranoside                           | Fossen et al., 1999; Zhu et al., 2012; Wu et al., 2016                           |
| 102       |            | 杨梅酮-3-O-(3"-O-乙酰-吡喃鼠李糖苷)<br>Myricetin 3-O-(3"-O-acetyl)-rhamnopyranoside                           | Agnihotri et al., 2008; Zhu et al., 2012; Wu et al., 2016                        |
| 103       |            | 杨梅酮-3-O-(3"-O-丙二酰-吡喃鼠李糖苷)<br>Myricetin 3-O-(3"-O-malonyl)-rhamnopyranoside                         | Wu et al., 2016  |
| 104       |            | 杨梅酮-3-O-没食子酰-鼠李糖苷 myricetin 3-O-galloyl-rhamnoside   | 朱满兰 等, 2012  |
| 105       |            | 杨梅酮-3-O-(2"-O-没食子酰-6"-O-丙二酰-吡喃半乳糖苷)<br>Myricetin 3-O-(2"-O-galloyl-6"-O-malonyl-galactopyranoside) | Wu et al., 2016  |
| 106       |            | 杨梅酮-3-O-吡喃鼠李糖-(1→6)-吡喃半乳糖苷<br>Myricetin 3-O-rhamnopyranosyl (1→6)-galactopyranoside                | 朱满兰 等, 2012  |
| 107       |            | 杨梅酮-3-O-半乳糖-7-O-葡萄糖醛酸苷<br>Myricetin 3-O-galactosyl-7-O-glucuronide                                 | 朱满兰 等, 2012  |
| 108       |            | 杨梅酮-3-O-葡萄糖-7-O-木糖苷<br>Myricetin 3-O-glucosyl-7-O-xyloside   | 朱满兰 等, 2012  |
| 109       |            | 杨梅酮-3-O-半乳糖-7-O-木糖苷<br>Myricetin 3-O-galactosyl-7-O-xyloside                                       | 朱满兰 等, 2012  |
| 110       |            | 杨梅酮-3-O-半乳糖-(1→2)-鼠李糖苷<br>Myricetin 3-O-galactosyl-(1→2)-rhamnoside                                | 朱满兰 等, 2012  |
| 111       |            | 杨梅酮-3,7-二-O-半乳糖苷 Myricetin 3,7-di-O-galactoside  | 朱满兰 等, 2012  |
| 112       |            | 杨梅酮-7-O-木糖苷 Myricetin 7-O-xyloside   | 朱满兰 等, 2012  |
| 113       |            | 杨梅酮-7-O-半乳糖苷 Myricetin 7-O-galactoside   | 朱满兰 等, 2012  |
| 114       |            | 杨梅酮-7-O-鼠李糖-(1→2)-鼠李糖苷<br>Myricetin 7-O-rhamnosyl-(1→2)-rhamnoside                                 | Zhu et al., 2012   |
| 115       |            | 万寿菊素-3-O-木糖苷 Patuletin 3-O-xyloside  | 朱满兰 等, 2012  |
| 116       |            | 万寿菊素-3-O-阿拉伯糖苷 Patuletin 3-O-arabinoside   | 朱满兰 等, 2012  |
| 117       |            | 万寿菊素-3-O-半乳糖苷 Patuletin 3-O-galactoside  | 朱满兰 等, 2012  |

睡莲花瓣中的花青素仅包含两种苷元：飞燕草素和矢车菊素，没有检测到甲基化的花青素。检测到的花青苷类型较多，既有花青素单糖苷，还有花青素双糖苷和花青素三糖苷；连接的糖多为半乳糖，还有葡萄糖和鼠李糖。睡莲花瓣中的花青素酰基化现象普遍，检测到的 20 种花青苷中有 14 种均发生酰基化修饰，说明酰基化对睡莲花色形成可能具有特别重要的意义。Fossen 等（1998b）利用光谱、质谱和二维核磁共振技术，在白色、粉色和红色的广温带睡莲花瓣中分离到了 5 种花青苷，分别是飞燕草素-3-O-β-吡喃半乳糖苷、飞燕草素-3-O-(6"-O-乙酰-β-吡喃半乳糖苷)、飞燕草素-3-O-(2"-O-没食子酰-β-吡喃半乳糖苷)、飞燕草素-3-O-(2"-O-没食子酰-6"-O-乙酰-β-吡喃半乳糖苷)和矢车菊素-3-O-(2"-O-没食子酰-6"-O-乙酰-β-吡喃半乳糖苷)。广热带睡莲中一些蓝/蓝紫色系种和品种中检测到糖基化位置比较特殊的花青素苷：飞燕草素-3'-O-(2"-O-没食子酰-β-吡喃半乳糖苷)和飞燕草素-3'-O-(2"-O-没食子酰-6"-O-乙酰-β-吡喃半乳糖苷)（Fossen & Andersen, 1999; Zhu et al., 2012; Wu et al., 2016; 吴倩, 2018）。朱满兰（2012）比较不同花色的热带睡莲和耐寒睡莲花瓣花青苷成分，发现仅蓝/蓝紫色系中检测到上述两个 3' 位置

发生糖基化的飞燕草素, 推测睡莲蓝/蓝紫色系花的形成与其花瓣中飞燕草素 B 环 3' 位的糖基化可能有很大关系。

睡莲花瓣中检测到 9 种查尔酮苷, 其中柚皮素查尔酮-2'-O-葡萄糖苷 (又叫异杞柳苷) 在蓝色的延药睡莲花瓣中检测到, 其余 8 种查尔酮苷均是在黄色的睡莲花瓣中检测到 (Agnihotri et al., 2008; Zhu et al., 2012; 朱满兰 等, 2012)。Agnihotri 等 (2008) 在埃及蓝睡莲花的提取物中检测到了 20 种抗氧化成分, 其中包括柚皮素和柚皮素-5-O-葡萄糖苷, 这是最先从睡莲花瓣中检测到的黄酮类化合物。除此之外, 3,7-二羟基黄酮、柚皮素-7-O-半乳糖苷和柚皮苷也相继在睡莲花瓣中检测出来 (朱满兰 等, 2012; Hsu et al., 2013; 董柳青, 2017; Cudalbeanu et al., 2018)。检测到 9 种黄酮类化合物, 包括 4 个黄酮和 5 种黄酮苷, 分别是芹菜素、木犀草素、金圣草黄素和麦黄酮, 其中除氧苷黄酮外, 还从欧洲白睡莲 (*N. alba*) 花中检测到了 1 种碳苷黄酮 (木犀草素-8-C-葡萄糖苷) (Jambor & Skrzypczak, 1991; Zhao et al., 2011; 朱满兰 等, 2012; Cudalbeanu et al., 2018)。

睡莲中检测到的黄酮醇类化合物有 74 种, 包括山奈酚、槲皮素、异鼠李素、杨梅素和万寿菊素 5 种黄酮醇苷元, 其中山奈酚 2 种、山奈酚苷 18 种; 槲皮素 2 种、槲皮素苷 21 种; 异鼠李素 1 种、异鼠李素苷 6 种; 杨梅素 1 种、杨梅素苷 20 种; 万寿菊素苷 3 种。黄酮醇中酰基化现象比较常见, 但酰基化供体种类有限, 仅检测到乙酸、丙二酸、没食子酸。同时, 睡莲花瓣中黄酮醇糖苷化的糖基供体种类较多, 既有半乳糖、葡萄糖、鼠李糖, 还有木糖、阿拉伯糖以及葡萄糖醛酸。糖苷化位置多样, 在检测到的槲皮素苷和杨梅素苷中, 除 3 位、7 位发生糖苷化外, 还检测到了 3' 位和 4' 位发生糖苷化, 如槲皮素-3'-O-木糖苷、3-O-甲基槲皮素-3'-O-木糖苷、槲皮素-4'-O-木糖苷和杨梅素-3'-O-木糖苷 (Jambor & Skrzypczak, 1991; Fossen et al., 1998a; Kizu & Tomimori, 2003; 刘瑞凝 等, 2006; Zhao et al., 2011; Zhu et al., 2012)。

## 2.2 花色与类黄酮组成的关系

植物花色是多因素共同作用的结果, 这些影响因素包括花瓣内色素的种类和含量、辅助色素效应、液泡 pH 值、花瓣表皮细胞形状和厚度、金属络合物作用等, 其中最主要的影响因素是花瓣内色素的种类及含量, 尤其是花瓣内花青素的种类和含量 (程金水和刘青林, 2010)。

白色睡莲和黄色睡莲花瓣中不含有花青素, 白色睡莲中异鼠李素衍生物和槲皮素衍生物含量较高, 而黄色睡莲中以查尔酮衍生物为主, 其次是槲皮素衍生物和山奈酚衍生物 (朱满兰, 2012)。飞燕草素糖苷化取代位置对睡莲花色影响较大, 粉色、红色和紫红色睡莲中花青素主要是飞燕草素 3 位糖苷化衍生物和矢车菊素 3 位糖苷化衍生物, 蓝色睡莲和蓝紫色睡莲中, 花青素主要是飞燕草素 3' 位糖苷化衍生物, 其次是飞燕草素 3 位糖苷化衍生物 (朱满兰, 2012; 吴倩, 2018)。

朱满兰 (2012) 对不同花色睡莲的研究发现, 柚皮素查尔酮-2'-O-半乳糖苷含量的增加, 使热带睡莲花色更加鲜黄, 同时明度有一定程度的增加; 2',3',4',6'-四羟基查尔酮-2'-O-双没食子酰-葡萄糖苷含量的有效积累可使耐寒睡莲花瓣红色减退形成更鲜艳黄色; 飞燕草素-3-O-(2''-O-没食子酰-半乳糖苷) 的含量与  $a^*$  值正相关, 而与明度  $L^*$  值呈负相关, 即增加其含量, 睡莲花瓣的红色程度会增加, 并在一定程度上降低花瓣的明度。

## 3 睡莲类黄酮生物合成途径推定

植物类黄酮合成途径一直以来都受到研究人员的关注, 在一些模式植物中已研究得比较清楚



[illegible]

CHS: 查尔酮合酶; CHI: 查尔酮异构酶; F3'H: 类黄酮 3'-羟化酶; F3'5'H: 类黄酮 3',5'-羟化酶; F3H: 黄酮 3-羟化酶; FNS: 黄酮合酶; FLS: 黄酮醇合酶; DFR: 二羟基黄酮醇 4-还原酶; ANS: 花青素合酶; MT: 甲基转移酶; GT: 糖基转移酶; AT: 酰基转移酶。虚线箭头表示不确定在哪一步发生的反应。

CHS: Chalcone synthase; CHI: Chalcone isomerase; F3'H: Flavonoid 3'-hydroxylase; F3'5'H: Flavonoid 3',5'-hydroxylase; F3H: Flavanone 3-hydroxylase; FNS: Flavone synthase; FLS: Flavonol synthase; DFR: Dihydroflavonol 4-reductase; ANS: Anthocyanidin synthase; MT: Methylation transferase; GT: Glycosyltransferase; AT: Acyltransferase. The dotted arrows indicate uncertain reaction.

物种的基因组信息是研究该物种起源与演化的重要基础，同时也为后续研究该物种性状奠定基础。到目前为止，睡莲科中蓝星睡莲(*N. colorata*)、卢旺达睡莲(*N. thermarum*)和芡实(*Euryale ferox*)



基因组已于 2020 年发表 (Povilus et al., 2020; Yang et al., 2020; Zhang et al., 2020)。睡莲的基因组信息挖掘有助于花色的深入研究。睡莲花瓣类黄酮合成途径中相关结构基因和调控基因的研究还比较少。首个发表的睡莲类黄酮结构基因是在睡莲‘路易斯金’花瓣中克隆到的黄烷酮 3-羟化酶基因 (*F3H*)。研究人员发现该基因与荷花中克隆到的 *F3H* 序列相似性较高, 且在其花瓣和雄蕊中大量表达, 叶片中几乎检测不到 (Chaipanya et al., 2017)。吴倩 (2018) 在睡莲‘泰国王’花瓣中克隆了类黄酮糖基转移酶基因 (*NnGT6*), 并对其功能进行了验证, 发现该酶在体外对飞燕草素、矢车菊素、山奈酚、槲皮素、杨梅素和异鼠李素均具有催化活性; 转化烟草后, 过表达烟草的花冠颜色加深。田洁 (2018) 也在睡莲‘泰国王’花瓣中克隆到 1 个 R2R3 型 MYB 转录因子, 并对其功能进行了初步验证。Zhang 等 (2020) 检测了蓝星睡莲 (蓝紫色) 花瓣中的花青素组成, 结合基因组数据, 推测了花青素合成途径; 比较蓝星睡莲和其白色花变种花瓣中的基因表达情况, 推测花青素合酶基因 (*NC9G0274510*) 和类黄酮糖基转移酶基因 (*NC8G0218160*) 是其花色形成的关键结构基因。睡莲花瓣类黄酮的合成途径涉及多个步骤, 并由多种酶催化, 作用机理复杂, 其合成途径中的结构基因和调控基因的功能还有待进一步深入研究。

## 4 睡莲花色遗传和育种

### 4.1 花色遗传

睡莲不同种或品种在进行杂交时, 其遗传力差别较大, 致使不同花色的亲本杂交后产生的后代存在广泛的花色变异。George Pring 曾用开黄色花的斯图睡莲 (*N. stuhlmannii*) 和开紫红色花的‘独立’睡莲 (*N. ‘Independence’*) 杂交, 产生的  $F_1$  代中花色为淡红色和蓝色为显性, 而黄色为隐性, 再将  $F_1$  后代中开淡蓝色花的植株进行自交,  $F_2$  代中黄色表现为显性, 若再以  $F_2$  代中黄色子代与其他深蓝和淡红色花的品种进行杂交, 黄色性状则又转为隐性; 反之, 当以‘独立’睡莲为母本, 斯图睡莲为父本进行杂交时,  $F_1$  代花色呈现淡蓝色,  $F_2$  代以黄色为显性; 当以斯图睡莲为母本, 开白花的睡莲为父本时, 子代花色中黄色为显性, 其他花色表现为隐性 (黄国振 等, 2008)。墨西哥黄睡莲 (*N. mexicana*) 的后代多表现为黄色和橙色花, 但利用不同花色的亲本与其杂交后, 也可以得到白色、粉色等后代 (Li, 2019)。

研究睡莲花色的遗传规律, 有利于在育种中选择合适的亲本, 更有效地获得具有目的性状的后代, 但到目前为止关于睡莲花色遗传规律的研究还比较少。李淑娟和陶连兵 (2008) 以柔毛齿叶睡莲 (*N. pubescens*) 为母本, 埃及白睡莲 (*N. lotus*) 为父本进行杂交, 观察了后代的花色分离情况, 发现后代花瓣、萼片近轴及远轴、花丝、心皮附属物、叶片及花梗颜色均表现为两亲本及其之间的过渡色。Songpanich 和 Hongtrakul (2010) 在培育蓝色耐寒睡莲时, 以粉色的广温带睡莲‘超级粉’ (*N. ‘Supranee Pink’*) 为母本, 蓝紫色的广热带睡莲 O. P. hybrid #11 为父本进行杂交得到 20 株开花后代, 其中仅 3 株花色类似父本, 另外 17 株表现为不同程度的粉色。上述试验证明了睡莲花色的遗传既有质量性状特点, 也有数量性状特点。

### 4.2 花色育种

花色是观赏植物主要观赏性状之一, 创制新颖花色是育种者的共同目标。睡莲花色育种手段多样, 包括诱变育种、芽变育种、杂交育种和分子育种。诱变育种、杂交育种和芽变育种均存在较大的不可预估性。利用诱变育种进行花色改良的报道仅两例。张启明等 (2015) 对睡莲‘科罗拉多’

植株进行电子束辐照，发现第2年和第3年同一变异株中都有1朵花的花色发生变化，由对照的橙色变成一半橙色一半黄色。史明伟等（2020）利用 $^{60}\text{Co-}\gamma$ 射线对睡莲‘弗吉尼亚’和‘奥毛斯特’块茎进行处理，发现‘奥毛斯特’的花出现褪色现象。

中国睡莲育种研究起步较晚，开始于2000年前后，到2020年已育成近300个品种，其中黄国振培育了120余个耐寒睡莲品种和60余个热带睡莲品种。近5年来睡莲育种研究发展更为迅猛，中国育种者在国际睡莲及水景协会（International Waterlily & Water Gardening Society, IWGS）上共登录了105个睡莲品种，包括16个耐寒睡莲、72个热带睡莲和17个跨亚属睡莲（表2），极大地丰富了中国睡莲品种的花色。睡莲主要是通过杂交手段来进行品种选育，除此之外，芽变育种也能获得优良品种。2016年西安植物园登录的耐寒品种‘天赐’（*N. ‘Tianci’*）就是由睡莲‘诱惑’（*N. ‘Attraction’*）芽变选育而来；2017年中国科学院西双版纳热带植物园登录的‘粉月亮’（*N. ‘Pink Moon’*）是从印度红睡莲（*N. rubra*）芽变选育而来（Kilbane, 2017; 李淑娟等, 2018）。在IWGS主办的国际睡莲新品种竞赛中获得2010年总冠军和耐寒组冠军的‘万维莎’（*N. ‘Wanvisa’*）是从睡莲‘黄乔伊’（*N. ‘Joey Tomocik’*）的芽变中选育得到（Stroupe, 2010）。

表2 中国育种者国际登录的睡莲品种数量

Table 2 Number of waterlily cultivars registered internationally by Chinese breeders

| 生态型 Eco-type        | 登录年份 Registration year |      |      |      |      | 合计 Total |
|---------------------|------------------------|------|------|------|------|----------|
|                     | 2016                   | 2017 | 2018 | 2019 | 2020 |          |
| 耐寒型 Hardy           | 1                      | 0    | 8    | 5    | 2    | 16       |
| 热带型 Tropical        | 10                     | 16   | 20   | 14   | 12   | 72       |
| 跨亚属 Intersubgeneric | 1                      | 3    | 6    | 4    | 3    | 17       |
| 合计 Total            | 12                     | 19   | 34   | 23   | 17   | 105      |

分子育种可缩短育种周期，且能获得定向改变的后代。利用分子手段进行睡莲花色育种还处于研究摸索阶段。到目前为止，已经获得睡莲类黄酮代谢途径中的几个关键基因并进行了初步的功能验证，如黄烷酮3-羟化酶基因（*F3H*）、类黄酮糖基转移酶基因（*NnGT6*）和MYB转录因子基因（Chaipanya et al., 2017; 田洁, 2018; 吴倩, 2018）。Yu等（2018）建立了睡莲花粉管通道法转基因体系，成功将拟南芥中的耐寒基因*Coda*转化至热带睡莲中。该方法开创了睡莲花色分子育种先河，但睡莲成熟高效的遗传转化体系尚未建立起来。

## 5 总结与展望

睡莲花色研究在花色素组成、花色素生物合成途径、花色遗传和花色育种等方面均取得了一定的进展，但关于睡莲的花色形成与调控的分子机理及其在育种上的应用还有待深入研究。古热带睡莲、澳大利亚睡莲、广热带睡莲和广温带睡莲中仅部分种和品种花色素组成有过报道，还有较多的种和品种没有进行过详细的色素分析，且新热带睡莲花色素成分鲜有报道。鉴定各亚属睡莲花色素成分的化学结构，阐明花色形成的化学与分子机制，有利于加快花色育种的进程。研究花色遗传规律是进行花色定向育种的基础，但至今对睡莲花色遗传规律知之甚少。早期很多育种者为了保护自己的品种，并不公布杂交亲本，导致很多品种家系不清。目前蓝星睡莲和卢旺达睡莲的基因组信息已经公布，今后应加大睡莲花色遗传规律的研究，构建其遗传图谱，明确花色性状的基因定位。杂交育种是睡莲育种的主要手段，杂交后代随机性较强，直接得到目的花色性状后代的可能性小。分子育种定向性高，但睡莲分子育种技术还处于起步阶段。应深入研究睡莲花色形成与调控的分子机

制, 加快突破高效遗传转化体系, 为睡莲花色分子育种提供理论和技术支撑。

## References

- Agnihotri V K, ElSohly H N, Khan S I, Smillie T J, Khan I A, Walker L A. 2008. Antioxidant constituents of *Nymphaea caerulea* flowers. *Phytochemistry*, 69 (10): 2061 – 2066.
- Anand A, Komati A, Katragunta K, Shaik H, Nagendra N K, Kuncha M, Mudiam M K R, Babu K S, Tiwari A K. 2021. Phytometabolomic analysis of boiled rhizome of *Nymphaea nouchali* (Burm. f.) using UPLC-Q-TOF-MS<sup>E</sup>, LC-QqQ-MS & GC-MS and evaluation of antihyperglycemic and antioxidant activities. *Food Chemistry*, 342 (128313): 1 – 13.
- Begum H A, Ghosal K K, Chattopadhyay T K. 2010. Comparative morphology and floral biology of three species of the genus *Nymphaea* from Bangladesh. *Bangladesh Journal of Botany*, 39 (2): 179 – 183.
- Chaipanya C, Saetiew K, Arunyanart S, Parinthewong N. 2017. Isolation and expression analysis of the flavanone 3-hydroxylase genes in lotus (*Nelumbo nucifera* Gaertn.), waterlily (*Nymphaea* sp.) and transient silencing in waterlily. *Chiang Mai Journal of Science*, 44 (2): 427 – 437.
- Cheng Jin-shui, Liu Qing-lin. 2010. Genetics and breeding of landscape plants. 2nd ed. Beijing: China Forestry Publishing House. (in Chinese)
- 程金水, 刘青林. 2010. 园林植物遗传育种学. 2版. 北京: 中国林业出版社.
- Choo T P, Lee C K, Low K S, Hishamuddin O. 2006. Accumulation of chromium (VI) from aqueous solutions using water lilies (*Nymphaea spontanea*). *Chemosphere*, 62: 961 – 967.
- Cudalbeanu M, Ghinea I O, Furdui B, Dahnouvlessounon D, Raclea R, Costache T, Cuculea I E, Urlan F, Dinica R M. 2018. Exploring new antioxidant and mineral compounds from *Nymphaea alba* wild-grown in Danube delta biosphere. *Molecules*, 23: 1247.
- Dong Liu-qing. 2017. Study on the regulation of lipid metabolism by *Nymphaea hybrid* extracts [M. D. Dissertation]. Hangzhou: Zhejiang University. (in Chinese)
- 董柳青. 2017. 香水莲花提取物调节脂代谢作用研究 [硕士论文]. 杭州: 浙江大学.
- Fossen T, Andersen Ø M. 1999. Delphinidin 3'-galloylgalactosides from blue flowers of *Nymphaea caerulea*. *Phytochemistry*, 50: 1185 – 1188.
- Fossen T, Froystein N Å, Andersen Ø M. 1998a. Myricetin 3-rhamnosyl (1→6) galactoside from *Nymphaea × marliacea*. *Phytochemistry*, 49 (7): 1997 – 2000.
- Fossen T, Larsen Å, Andersen Ø M. 1998b. Anthocyanins from flowers and leaves of *Nymphaea × marliacea* cultivars. *Phytochemistry*, 48 (5): 823 – 827.
- Fossen T, Larsen Å, Kiremire B T, Andersen Ø M. 1999. Flavonoids from blue flowers of *Nymphaea caerulea*. *Phytochemistry*, 51: 1133 – 1137.
- Grotewold E. 2006. The science of flavonoids. Germany: Springer.
- Hsu C L, Fang S C, Yen G C. 2013. Anti-inflammatory effects of phenolic compounds isolated from the flowers of *Nymphaea mexicana* Zucc. *Food & Function*, 4 (8): 1216 – 1222.
- Huang Guo-zhen, Deng Hui-qin, Li Zu-xiu, Li Gang. 2008. *Nymphaea*. Beijing: China Forestry Publishing House. (in Chinese)
- 黄国振, 邓惠勤, 李祖修, 李刚. 2008. 睡莲. 北京: 中国林业出版社.
- Huang Y N, Zhao Y L, Gao X L, Zhao Z F, Jing Z, Zeng W C, Yang R, Peng R, Wang L F, Cen J Q, Gao H. 2010. Intestinal  $\alpha$ -glucosidase inhibitory activity and toxicological evaluation of *Nymphaea stellata* flowers extract. *Journal of Ethnopharmacology*, 131: 306 – 312.
- Jambor J, Skrzypczak L. 1991. Flavonoids from the flowers of *Nymphaea alba* L. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 60 (1 – 2): 119 – 125.
- Kilbane T. 2017. 2017 plant registrations new waterlilies. *IWGS Water Garden Journal*, 32 (4): 8 – 14.
- Kim Y S, Kwon W C, Song M J, Nam S W, Park J S. 2019. The Complete chloroplast genome sequence of the *Nymphaea lotus* L. (*Nymphaeaceae*). *Mitochondrial DNA Part B-Resources*, 4 (1): 389 – 390.
- Kizu H, Tomimori T. 2003. Phenolic constituents from the flowers of *Nymphaea stellata*. *Natural Medicines*, 57 (3): 118.
- Kothari P, Durgapal P. 2014. Flavanol from flower's of *Nymphaea stellata* Willd. *Natural Products*, 10 (7): 237 – 238.
- Li Shu-juan, Tao Lian-bing. 2008. Breeding of new varieties of *Nymphaea lotus* var. *Pubescens* × *Nymphaea lotus*. *Journal of Northwest Forestry University*, 23 (5): 95 – 98. (in Chinese)

- 李淑娟, 陶连兵. 2008. 柔毛齿叶睡莲 × 埃及白睡莲新品种选育. 西北林学院学报, 23 (5): 95 – 98.
- Li Shu-juan, Yu Qian, Zhang Zhao, Shang Yu-dong, Liu An-cheng, Wu Yong-peng. 2018. Breeding of new variety of hardy *Nymphaea* ‘Tianci’. Northern Horticulture, (3): 208 – 210. (in Chinese)
- 李淑娟, 尉倩, 张昭, 尚煜东, 刘安成, 吴永朋. 2018. 耐寒睡莲新品种‘天赐’的选育. 北方园艺, (3): 208 – 210.
- Li Z J. 2019. *Nymphaea mexicana*: a treasure from Neotropic. IWGS Water Garden Journal, 34 (4): 6 – 7.
- Lim T K. 2016. Edible medicinal and non-medicinal plants. Cham: Springer.
- Liu Rui-ning, Wang Wei, Xie Wei-dong, Ding Yi, Du Li-jun. 2006. *Nymphaea candida* flavonols: antioxidation and ischemic injury effect on neurons. World Science and Technology/Modernization of Traditional Chinese Medicine and Materia Medica, 8 (5): 33 – 36. (in Chinese)
- 刘瑞凝, 王伟, 谢伟东, 丁怡, 杜力军. 2006. 雪白睡莲花中黄酮类成分抗氧化及拟缺血对神经细胞作用的研究. 世界科学技术: 中医药现代化, 8 (5): 33 – 36.
- Moreira A D R, Bove C P. 2017. Flora do Rio de Janeiro: Nymphaeaceae. Rodriguesia, 68 (1): 91 – 97.
- Nengroo Z R, Rauf A. 2020. Fatty acid composition, functional group analysis and antioxidant activity of *Nymphia alba* and *Lupinus polyphyllus* seed extracts. Journal of Oleo Science, 69 (4): 317 – 326.
- N'Guessan B B, Asiamah A D, Arthur N K, Frimpong-Manso S, Amoateng P, Amponsah S K, Kukuia K E, Sarkodie J A, Opuni K F M, Asiedu-Gyekye I J, Appiah-Openg R. 2021. Ethanolic extract of *Nymphaea lotus* L. (Nymphaeaceae) leaves exhibits *in vitro* antioxidant, *in vivo* anti-inflammatory and cytotoxic activities on Jurkat and MCF-7 cancer cell lines. BMC Complementary Medicine and Therapies, 21: 22.
- Parimala M, Shoba F G. 2014. *In vitro* antimicrobial activity and HPTLC analysis of hydroalcoholic seed extract of *Nymphaea nouchali* Burm. f. BMC Complementary and Alternative Medicine, 14: 361.
- Povilus R A, DaCosta J M, Grassa C, Satyaki P R V, Moeglein M, Jaenisch J, Xi Z, Mathews S, Gehring M, Davis C C, Friedman W E. 2020. Water lily (*Nymphaea thermarum*) genome reveals variable genomic signatures of ancient vascular cambium losses. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 117 (15): 8649 – 8656.
- Rakesh S U, Patil P R, Salunkhe V R, Dhabale P N, Burade K B. 2009. HPTLC method for quantitative determination of quercetin in hydroalcoholic extract of dried flower of *Nymphaea stellata* Willd. International Journal of ChemTech Research, 1 (4): 931 – 936.
- Shi Ming-wei, Pan Hong, Yan Jia-ning, Jin Qi-jiang, Wang Yan-jie, Xu Ying-chun. 2020. Biological effect of <sup>60</sup>Co-γ ray on water lily tubers. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 34 (10): 2125 – 2132. (in Chinese)
- 史明伟, 潘鸿, 颜佳宁, 金奇江, 王彦杰, 徐迎春. 2020. <sup>60</sup>Co-γ射线对睡莲生物学效应的影响. 核农学报, 34 (10): 2125 – 2132.
- Slocum P D. 2004. Waterlilies and lotuses: species, cultivars, and new hybrids. Portland, Cambridge: Timber Press.
- Song Min, Li Chen-yang, Tan Wei, Zhao Jun, Xu Fang, Jing Si-qun. 2016. Optimization of extraction technology of nicotiflorin from *Nymphaea candida* Presl. Food Research And Development, 37 (9): 128 – 131. (in Chinese)
- 宋敏, 李晨阳, 谭为, 赵军, 徐芳, 敬思群. 2016. 雪白睡莲花中烟花苷的提取工艺研究. 食品研究与开发, 37 (9): 128 – 131.
- Songpanich P, Hongtrakul V. 2010. Intersubgeneric cross in *Nymphaea* spp. L. to develop a blue hardy waterlily. Scientia Horticulturae, 124 (2010): 475 – 481.
- Stroupe S. 2010. “One man’s weed is another man’s flower” the story of *Nymphaea* ‘Wanvisa’. IWGS Water Garden Journal, 25 (3): 24 – 27.
- Tanaka Y, Sasaki N, Ohmiya A. 2008. Biosynthesis of plant pigments: anthocyanins, betalains and carotenoids. The Plant Journal, 54: 733 – 749.
- Tian Jie. 2018. Transcriptome analysis, and functional study of transcription factor MYB6 in waterlily petals [M. D. Dissertation]. Nanjing: Nanjing Agricultural University. (in Chinese)
- 田洁. 2018. 睡莲花瓣转录组分析及转录因子 MYB6 的功能研究 [硕士论文]. 南京: 南京农业大学.
- Vajpayee P, Tripathi R D, Rai U N, Ali M B, Singh S N. 2000. Chromium (VI) accumulation reduces chlorophyll biosynthesis, nitrate reductase activity and protein content in *Nymphaea alba* L. Chemosphere, 41 (2000): 1075 – 1082.
- Weiss M R. 1995. Floral color change: a widespread functional convergence. American Journal of Botany, 82 (2): 167 – 185.
- Wiersema J H, Alejandro N R, Bonilla-Barbosa J R. 2008. Taxonomy and typification of *Nymphaea ampla* (Salisb.) DC. Sensus Lato (Nymphaeaceae). Taxon, 57 (3): 967 – 974.
- Wu Q, Wu J, Li S S, Zhang H J, Feng C Y, Yin D D, Wu R Y, Wang L S. 2016. Transcriptome sequencing and metabolite analysis for revealing

- the blue flower formation in waterlily. *BMC Genomics*, 17: 897.
- Wu Qian. 2018. Isolation and functional analysis of flavonoid *O*-glycosyltransferase from waterlily (*Nymphaea*) [Ph. D. Dissertation]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences. (in Chinese)
- 吴倩. 2018. 睡莲类黄酮糖基转移酶基因克隆及功能分析[博士论文]. 北京: 中国科学院大学.
- Xiao Ke-yan. 2017. Distribution, current situation and protection of wild water lily in China. *Humanistic Garden*, (8): 34 - 35. (in Chinese)
- 肖克炎. 2017. 中国野生睡莲的分布、现状和保护. *人文园林*, (8): 34 - 35.
- Yang Y Z, Sun P C, Lv L K, Wang D L, Ru D F, Li Y, Ma T, Zhang L, Shen X X, Meng F B, Jiao B B, Shan L X, Liu M, Wang Q F, Qin Z J, Xi Z X, Wang X Y, Davis C C, Liu J Q. 2020. Prickly waterlily and rigid hornwort genomes shed light on early angiosperm evolution. *Nature Plants*, 6: 215 - 222.
- Yin D D, Yuan R Y, Wu Q, Li S S, Shao S, Xu Y J, Hao X H, Wang L S. 2015. Assessment of flavonoids and volatile compounds in tea infusions of water lily flowers and their antioxidant activities. *Food Chemistry*, 187: 20 - 28.
- Yu C W, Qiao G R, Qiu W M, Yu D B, Zhou S R, Shen Y, Yu G C, Jiang J, Han X J, Liu M Y, Zhang L S, Chen F, Chen Y C, Zhuo R Y. 2018. Molecular breeding of water lily: engineering cold stress tolerance into tropical water lily. *Horticulture Research*, 5: 73.
- Zahedi R, Dabbagh R, Ghafourian H, Behbahani A. 2015. Nickel removal by *Nymphaea alba* leaves and effect of leaves treatment on the sorption capacity: a kinetic and thermodynamic study. *Water Resources*, 42 (5): 690 - 698.
- Zhang L S, Chen F, Zhang X T, Li Z, Zhao Y Y, Lohaus R, Chang X J, Dong W, Ho S Y W, Liu X, Song A X, Chen J H, Guo W L, Wang Z J, Zhuang Y Y, Wang H F, Chen X Q, Hu J, Liu Y H, Qin Y, Wang K, Dong S S, Liu Y, Zhang S Z, Yu X X, Wu Q, Wang L S, Yan X Q, Jiao Y N, Kong H Z, Zhou X F, Yu C W, Chen Y C, Li F, Wang J H, Chen W, Chen X L, Jia Q D, Zhang C, Jiang Y F, Zhang W B, Liu G H, Fu J Y, Chen F, Ma H, Van de Peer Y, Tang H B. 2020. The water lily genome and the early evolution of flowering plants. *Nature*, 577: 78 - 84.
- Zhang Qi-ming, Zhou Yu, Li-Jia, Ji Jian-bin, Li Qing-qing, Zhou Yun-long, Su Ying, Liang Qian-jin. 2015. Electron beam irradiation mutagenic effect on water lily and its RAPD analysis. *World Sci-Tech R & D*, 37 (3): 281 - 285. (in Chinese)
- 张启明, 周瑜, 李佳, 吉建斌, 李清清, 周云龙, 苏颖, 梁前进. 2015. 电子束辐照对睡莲植株的诱变效应及 RAPD 分析. *世界科技研究与发展*, 37 (3): 281 - 285.
- Zhao J, Liu T, Ma L, Yan M, Gu Z Y, Huang Y, Xu F, Zhao Y. 2011. Antioxidant and preventive effects of extract from *Nymphaea candida* flower on *in vitro* immunological liver injury of rat primary hepatocyte cultures. *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine*, (15): 1 - 8.
- Zhao J, Tuersunmaiti M, Ji T F, Liu T, Xu F. 2019. Hepatoprotective activity of isostrictiniin from *Nymphaea candida* on Con A-induced acute liver injury in mice. *Natural Product Research*, 35 (10): 1662 - 1666.
- Zhao Jun, Xu Fang, Ji Teng-fei, Chen Yan, Li Chen-yang, Tan Wei. 2013. Studies on phenolic compounds from buds of *Nymphaea candida* Presl. *Natural Product Research and Development*, 25: 916 - 918. (in Chinese)
- 赵军, 徐芳, 吉腾飞, 陈燕, 李晨阳, 谭为. 2013. 雪白睡莲花酚类成分研究. *天然产物研究与开发*, 25: 916 - 918.
- Zhu M L, Zheng X C, Shu Q Y, Li H, Zhong P X, Zhang H J, Xu Y J, Wang L J, Wang L S. 2012. Relationship between the composition of flavonoids and flower colors variation in tropical water lily (*Nymphaea*) cultivars. *PLoS ONE*, 7 (4): e34335.
- Zhu Man-lan. 2012. The flavonoid composition and coloration mechanism in water lily petals[M. D. Dissertation]. Nanjing: Nanjing Agricultural University. (in Chinese)
- 朱满兰. 2012. 睡莲花瓣类黄酮成分分析及其花色形成的化学机制[硕士论文]. 南京: 南京农业大学.
- Zhu Man-lan, Wang Liang-sheng, Zhang Hui-jin, Xu Yan-jun, Zheng Xu-chen, Wang Li-jin. 2012. Relationship between the composition of anthocyanins and flower color variation in hardy water lily (*Nymphaea* spp.) cultivars. *Chinese Bulletin of Botany*, 47 (5): 437 - 453. (in Chinese)
- 朱满兰, 王亮生, 张会金, 徐彦军, 郑绪辰, 王丽金. 2012. 耐寒睡莲花瓣中花青素苷组成及其与花色的关系. *植物学报*, 47 (5): 437 - 453.