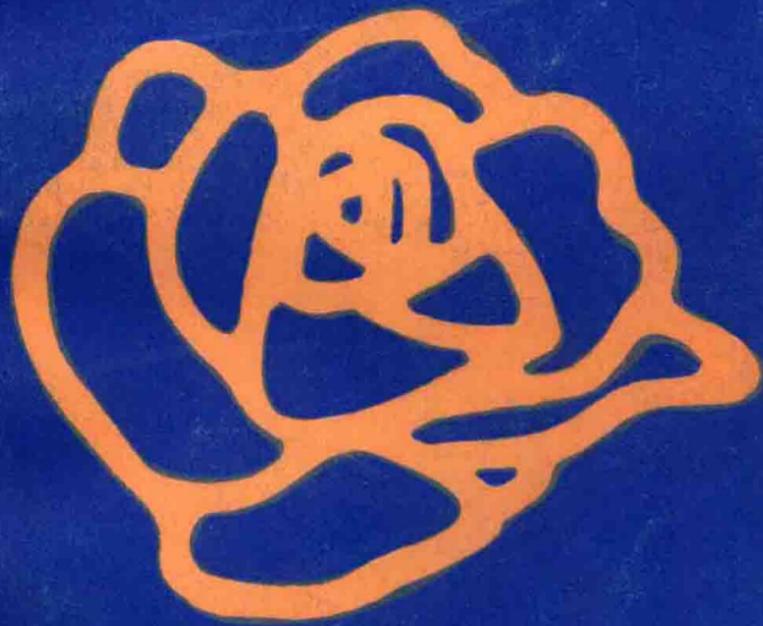


花色的生理生物化学

[日] 安田 齐著 傅玉兰 译 李志民 校



中国林业出版社

花色的生理生物化学

〔日〕 安田 齐 著

傅玉兰 译

李志民 校

中国林业出版社

花色の生理・生化学

著者 安田 齊

昭和48年5月25日 初版発行

昭和55年5月30日 補遺、訂正、
第一刷

花色的生理生物化学

〔日〕安田 齊 著

傅玉兰 译

李志民 校

中国林业出版社出版(北京西城区刘海胡同7号)

新华书店北京发行所发行 北京昌平百善印刷厂印刷

787×1092毫米32开本 10.5印张 插页1页 227千字

1989年9月第一版 1989年9月第一次印刷

印数 1—1,500册 定价: 4.50元

ISBN 7-5038-0565-X/S · 0249

修订新版序

这次正当重新印刷之际，补充了关于第二章章末的甜菜
色苷等，其后的研究进展情况，追记补充于书后。请在阅读
第二章、第三章时参阅书后的补充。

此前，本书得到很多人阅读，深表感谢。

安田齐

1980年3月

序

花色和叶的绿色都是植物所渲染出的美丽的自然色彩，而且总是存在于人们身边而给生活带来无限趣味。也许是的缘故，其研究历史也很悠久，在过去的100多年间，积累了很多关于形成花色的花色素类、黄酮、类胡萝卜素等色素群的知识，最近，关于这些物质的生物合成的研究也正取得划时代的进步。近年来，在欧美虽然出版了一些关于各类色素群的专门的综述性书籍，但以花色为题汇总的书籍在国内外尚未见到。

偶而听安田博士说已经汇总了“花色的生理生物化学”，并且将要出版，从中可了解详细内容。这的确是适宜作我国花色研究者伴侣的著作，也是我们所久已期待的。

安田博士在近乎孤立的研究环境中，十数年致力于花色的研究，基本上是依靠自力开拓着独自的研究领域，确实是笃学之士。对于安田博士从专心致志以文献为师为友而钻研的立场出发，涉猎无数的文献，将原文的意思忠实地反映在本书中的异常辛苦，我深表敬意。各章末尾所附的大量参考文献，作为花色研究的鸟瞰图也是有益的，有助于今后打算在我国使花色的生物化学向植物生理、遗传、育种等研究方面发展的人们，理顺并详细了解各类研究线索。

本书不仅仅是关于“花色”的教科书和参考书，而且可作为研究者的一本好书而广泛应用。愿蕴藏于花色中的自然及社会也有益的人们皆能受益。

结构能更正确、更深刻地被众多人们所理解而特此推荐作序。

林孝三

于东京农业大学育种研究所

1973年3月

虽然学过一些遗传学知识，但对植物育种的实践工作了解得还很不够。因此，阅读了小川先生的“日本农业人情小记”之后，深感受益良多，不胜快慰。该书的内容非常丰富，如稻田里夏夜的劳动、稻田里的各种鸟、青蛙、蝴蝶等，都写得非常形象生动，使人仿佛身临其境。一年以后还是希望先生再写一些有关农业方面的作品，相信会很受欢迎的。

“农业科学家的自传”不仅对这位老学者的学术研究和教育生涯起到很好的补充作用，对于年轻一代的农业科技工作者来说，也具有重要的参考价值。

作为植物育种工作者，不懂得遗传学原理是不行的。首先，遗传学原理是植物育种工作的基础，从单倍体到多倍体，从杂交育种到诱变育种，从常规育种到分子育种，遗传学原理都是必不可少的。其次，遗传学原理是植物育种工作的核心，育种家必须通过遗传学原理来解决育种中的实际问题。例如，通过遗传学原理来解决品种的稳定性问题，通过遗传学原理来解决品种的抗性问题，通过遗传学原理来解决品种的品质问题，通过遗传学原理来解决品种的产量问题，通过遗传学原理来解决品种的适应性问题，通过遗传学原理来解决品种的栽培管理问题，通过遗传学原理来解决品种的经济性状问题，通过遗传学原理来解决品种的生物学特性问题，通过遗传学原理来解决品种的生态学特性问题，通过遗传学原理来解决品种的生理学特性问题，通过遗传学原理来解决品种的生物化学特性问题，通过遗传学原理来解决品种的细胞学特性问题，通过遗传学原理来解决品种的分子生物学特性问题，通过遗传学原理来解决品种的生物工程特性问题，等等。这些问题是育种家必须考虑的问题，也是育种家必须解决的问题。

“农业科学家的自传”虽然没有提到遗传学原理，但小川先生在书中多次提到“遗传学”这个词，而且不时地提到“遗传学”，说明他十分重视遗传学原理。他在书中多次提到“遗传学”，说明他十分重视遗传学原理。

前　言

我从事花色研究已有10余年。此期间，我认为无论从哪方面说都处于孤立的研究环境中。那是由于在地方大学工作的关系，加之很少和同行们交流，花色的研究几乎是依靠自学开始的。

一般来说研究者成才的正规道路，大致上是首先开始于大学的毕业论文，其后接受恩师的指导，然后很快即独立研究的这样一个过程。而我走向花色研究的经过不同于此。我的毕业论文是“水稻子叶鞘中的琥珀酸脱氢酶”，毕业后的二三年间从事生物胺的酶学的研究。虽在这期间有导师，而在信州大学开始花色研究之后，至今没有直接指导者。

由于处于这种环境中，我经常注意避免视野狭窄，避免持有偏见，特别是收集文献之后，阅读工作花费了大量时间和精力。初时只在狭窄的范围内收集文献，随后范围逐渐扩大，不久就达到了相当的分量。因为难以原样利用收集的资料，因此将内容归纳整理成了我个人用的文献摘要集。将其放在身边，成为推进研究的好工具。

若回过头来查阅一下有关花色的读物，发觉将这方面内容综合整理的东西竟然见不到。因此，虽然对于现在的我，担子有些过重，但还是将上述文献摘要集进一步系统整理，对此加以通俗的解说，即试汇总成一本书。因此，确信此书将成为从事植物生理学、遗传学和育种学等研究的人们，以及对花色有兴趣的人们的参考书。

花色研究的历史非常悠久，如果也包括色素化学的研究，则可追溯到19世纪中期。由那时以来，很多前人创下了宝贵的业绩，解决了很多问题。但是，还有大量的问题尚未解决。痛感将来必须有更多的人从更多的方面进行花色研究。假若此书对今后花色研究的发展能有所帮助，实感荣幸。

化合物的日语译名是根据IUPAC规则，若有不当之处请多指正。

最后，特向为此书的出版帮忙、并在编写中给予多方指导的信州大学名誉教授中山 包先生，以及精心校阅并提出宝贵建议、而且给予较高评价的原东京教育大学教授林 孝三先生表示深厚谢意。同时，向为出版而尽力的内田老鹤圃新社的内田 悟、长谷部义夫两位先生、编辑泷山阳子等人深表谢意。

安 田 齐

于信州大学理学部

1973年3月

目 录

第 1 章 总 论.....	(1)
一、花色的定义.....	(1)
二、花色的母体——色素.....	(1)
三、花瓣内色素的分布.....	(2)
四、色的表示.....	(4)
五、花色的意义.....	(5)
六、花色的研究范畴.....	(6)
第 2 章 色素化学.....	(9)
一、类胡萝卜素.....	(9)
(一) 化学结构.....	(9)
(二) 提取及分离法.....	(12)
(三) 吸收光谱.....	(14)
二、类黄酮.....	(14)
(一) 花色素苷(之一)——化学结构.....	(18)
(二) 花色素苷(之二)——分离定性法.....	(27)
(三) 真花色素苷.....	(38)
(四) 花黄色素——黄酮和黄酮醇的化学结构.....	(47)
(五) 查耳酮及橙酮的化学结构.....	(52)
(六) 类黄酮的分离定性法.....	(54)
三、甜菜色苷和甜菜黄质.....	(64)
第 3 章 色素的生物合成.....	(68)
一、类胡萝卜素.....	(68)
(一) 生物合成的途径.....	(68)
(二) 生理条件对生物合成的影响.....	(80)

二、类黄酮	(83)
(一)生物合成的途径	(83)
(二)生理条件对生物合成的影响	(100)
第4章 花色变异的机理	(144)
一、花色和色素的种类	(144)
(一)色素组成	(144)
(二)花色素苷的化学结构和花色	(150)
二、色素的数量效应	(155)
(一)粉红色系和红色系的花色变异	(156)
(二)黑色系的花色	(157)
三、pH和花色	(159)
四、花瓣显现蓝色的金属络合物学说和金属花色素苷的分离结晶	(163)
(一)金属络合物学说	(163)
(二)由天然物分离结晶的蓝色色素及其化学结构	
(之一)——原花青苷	(164)
(三)原花青苷的化学结构(续)	(168)
(四)由天然物分离结晶的蓝色色素及其化学结构	
(之二)——鸭跖草苷	(170)
(五)由天然物分离结晶的蓝色色素及其化学结构	
(之三)——氰基矢车菊苷	(175)
(六)人工制取的花色素苷或花色素的金属络合物及其性质	(177)
五、辅助着色	(180)
六、细胞液的胶质状态	(187)
七、八仙花的花色变异	(189)
八、花瓣组织结构对花色的影响	(198)
九、以红色系蔷薇为中心看花色的微细变异	(202)
(一)基本实验方法	(202)
(二)色素的数量效应	(207)

(三)类辅助着色效应.....	(211)
(四)花瓣表面反射光的作用.....	(215)
(五)花瓣半透明性的影响.....	(219)
(六)花瓣色素层细胞液的pH.....	(222)
十、蔷薇花瓣中显现的发蓝现象.....	(224)
十一、花瓣的吸收光谱.....	(231)
(一)乳白玻璃透射法及其实验实例.....	(231)
(二)采用特殊光电管的透射法及其实验实例.....	(238)
(三)采用积分球反射法及其测定实例.....	(242)
第5章 花色的生化遗传.....	(246)
一、植物各论.....	(247)
(一)藏报春.....	(247)
(二)金鱼草.....	(254)
(三)虞美人.....	(259)
(四)大丽花.....	(263)
(五)桂竹香.....	(265)
(六)香豌豆.....	(265)
(七)李氏好望角苣苔(杂交种).....	(267)
(八)牵牛花.....	(268)
(九)蔷薇.....	(271)
(十)马铃薯.....	(277)
(十一)三色堇.....	(281)
(十二)凤仙花.....	(282)
(十三)蓝猪耳.....	(283)
(十四)一品红.....	(284)
(十五)半枝莲.....	(286)
二、关于花色变异因素的各论.....	(287)
(一)类黄酮的种类和基因.....	(290)
(二)参与花色素苷色调变化的基因.....	(299)

(三) 影响类黄酮分布的基因	(304)
三、关于类胡萝卜素的生化遗传	(307)
补充 甜菜色素	(311)
索引	(318)

第1章 总论

一、花色的定义

在说明花色 (flower color) 的生理、生化之前，必须先明确花色的定义。花色，若按字面意思来解释，就是指显花植物的整个生殖器官的颜色。但是，花的构造绝不是单一的，而是由若干部分构成的。花色并不是指花的整体颜色，而是指色彩明显部分，特别是指发育为花瓣状的那部分的颜色。对大多数植物来说这部分是指内花被 (inner perianth) ——又被称为花冠 (corolla)，但是也有的象百合、鸢尾、水仙等那样，其花的外花被 (outer perianth) ——又被称为萼 (caryx) ——也发育成花瓣状而和花冠难以区别。另外，有些仅花萼发育成花瓣状 [例如：乌头 (*Aconitum chinense* Sieb.)，瓜子金，荞麦等]；也有的苞片 (bract) 明显发育成花瓣状而缺少真正的花被 (例如：蕺菜，一品红等)。

花被^①和苞片可以看成与雄蕊、心皮等一样都是叶的变态，总称为花叶 (floral leaf)。因此，如果广义地解释花色，应该说是花叶所显示的整体颜色，但一般常用的意思比它狭窄，只限于花叶中发育成花瓣状部分所显现的颜色。

二、花色的母体——色素

严格地说，花色并不是所含色素的本来色调，实际上只

① 构成花被的一片一片的单位叫萼片 (sepal) 或花瓣 (petal)。

有当色素形成母体之后，才能确定基本花色。

由于花色的种类极为丰富，故母体色素（花色素）的种类也非常多。对这些色素的结晶分离、化学结构的确定等方面的研究从19世纪中期就开始了。进入本世纪以后这方面的研究进展很快，至今仍在继续着。

从这些大量的研究结果来看，参与花色的大部分色素属于类胡萝卜素（carotenoid）或属于类黄酮（flavonoid）。也有些色素不属于上述两类化合物的任何一种，但这些色素种类少，而且仅存在于特殊的植物中，因此在本书中删略了这部分说明。但是，最近搞清了含氮的色素甜菜色苷（beta-cyanin）和甜菜黄质（betaxanthin）的化学结构，而且它与植物系统的关系已引起注视，故在本书的某些地方也引入了这方面的内容。

类胡萝卜素是一类色素的总称，这类色素在化学结构上与萜〔烯〕（terpene）类和橡胶（rubber）类的化学结构具有共同的基本骨架，即属异戊间二烯化合物（isoprenoid）的一种。另外，类黄酮属于植物性多价苯酚类（plant polyphenols），和木质素（lignin）及单宁（tannin）等的基本骨架相似。后面章节中将详细阐述这些色素，但不论哪种色素都是植物的二次代谢产物（secondary plant products）。

三、花瓣内色素的分布

色素并不是均匀分布在花叶内，而只是分布于某一部分（层）中。以花瓣为例说明一下色素在花叶中存在的主要部位。在花瓣以外的花叶中也同于此。

为此必须首先简单说明一下花瓣的内部构造。大多数情况下，花瓣上表皮由一列乳头状细胞排列而成，其下是由

1—2列细胞构成的栅栏组织，海绵组织紧接其下方，海绵组织中有很多充满着空气的细胞间隙。另外，维管束也通过海绵组织。最下面是由一列细胞构成的下表皮。可见，花瓣的内部结构和叶的基本相同。蔷薇花瓣的断面模式图如图1—1所示。

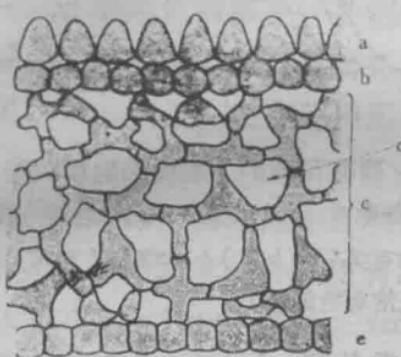


图1—1 蔷薇花瓣断面模式图（原图）

- a. 上表皮
- b. 栅栏组织
- c. 海绵组织
- d. 细胞间隙
- e. 下表皮

一般色素存在于上表皮细胞中，但颜色较深的花瓣中，栅栏组织和海绵组织的细胞中也含有色素。甚至，有时连下表皮细胞中也含有色素。

色素仅存于健全的花瓣细胞内。但是，不同种类的色素在细胞内存在的位置不同。一般而言，类胡萝卜素以沉积或结晶状态存在于细胞质内的色素体上，而类黄酮则以溶解于细胞液的状态存在于液泡内（图1—2）。有时在同一细胞内，类胡萝卜素存在于细胞质内，类黄酮存在于液泡中。

类黄酮除了以溶解于细胞液的状态存在以外，有时也在液泡内以特殊形式存在。在这样的细胞中，或液泡局部显

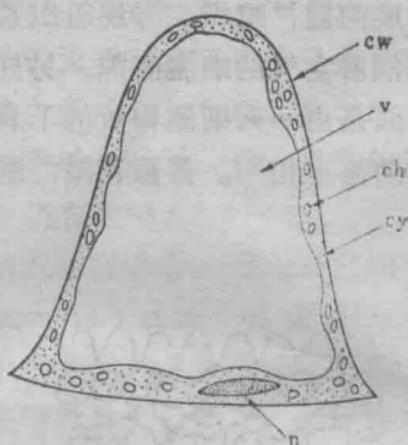


图1—2 蔷薇花瓣的上表皮细胞模式图(原图)

cy. 细胞质 n. 细胞核 cw. 细胞壁 ch. 有色体
(含有类胡萝卜素) v. 液泡(充满了细胞液,
而且溶有类黄酮)

色，或局部呈现异常色调。

例如，花色素苷载体 (anthocyanophore) 就是类黄酮之一的花色素苷 (anthocyanin) 在液泡内形成块状物。其原形还不大清楚，不过据推断可能是花色素苷在单宁和果胶质 (pectin)、粘液质中凝结成冻胶状，而成为不溶于水的物质 (例如：香石竹和鸢尾的花，倒挂金钟的果皮等)。

另外，有时花色素苷被某种单宁体吸附 (例如：蔷薇的发蓝 (bluing) 花瓣)。这种单宁体是由普通液泡中以单宁为主的块状结构发展而成的。详情后述。

此外，有时花色素苷在细胞质内以结晶状或拟结晶状存在，有时沉附于细胞膜上，不过这方面的实例不太多。

四、色的表示

不仅是花色难以准确表示，物质的颜色也难以准确表

示。当色彩相差较大时，用所谓俗称尚能区别，但要区别细微的色差时用俗称就不可能确切。

为正确表示物质的颜色，有物理方法，即色彩学的方法，这种方法的概要将在后面叙述。此法是用色差计等观察光谱，由此得出一些数值，由这些数值判断颜色的性质，确定具体的色名，例如I. S. C. C. -N. B. S. 等色名。按色彩学的方法能正确地掌握颜色，并能表示出来，但这并不是普通的方法。在花色领域内，只有特殊情况下采取这种方法，一般仍采用俗称表示。在实际应用中往往这也就足够了。

有时很难用日语简单地表达出外文的色名。与其勉强地译成日语倒不如直接用原来的外文更有助于理解颜色。在本书中如white(白)、yellow(黄)、red(红)等较易懂的外文色名根据辞典译成了日语，但特殊的色名没有勉强译成日语，而是按其发音音译，用片假名表示。

五、花色的意义

很明显，花色在植物的种族繁衍方面具有重要作用。就是花叶的某一部分发育成花瓣状，呈现绿色以外的色彩，以引诱蜜蜂及其它昆虫，这对于植物的繁殖具有重要作用。

花色和蜜蜂行动的关系，早在18世纪末Sprengel及19世纪Darwin就已进行了观察。据他们的观察，认为蜜蜂最喜欢蓝色。并认为温带植物的花色是逐步向蓝色色调增加的方向进化的，将它和蜜蜂对颜色的感受性结合起来考虑是很有趣的。

据说蜜蜂除了蓝色以外，对黄色及其它颜色，甚至我们辨别不出的淡黄色——我们所说的普通白色花大都属于这种