园林植物彩斑现象形成机理及原因

刘晓娟[1,2]，杨玉珍[1]，周红杰[1]，王国霞[1]，曲金柱[1]，杨秋生[2]

(1.郑州师范学院，河南 郑州 450044；2 河南农业大学 林学院，河南 郑州 450002)

摘　要：彩斑植物在园林绿化工程实践中已被广泛应用，为丰富园林景观提供了不可或缺的素材。该文从遗传、质体结构、超微结构、生长发育、光合作用等方面综述了植物彩斑的形成机理；又从基因突变、转座子理论、植物进化、环境因素、生长分裂的不均衡性以及环境因素等方面指出了彩斑出现的原因，以期能为从事园林植物遗传育种工作的科研人员提供参考。

关键词：彩斑；遗传变异；质体；园林植物

中图分类号：S 68　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：1001－0009(2014)03－0182－05

随着我国园林绿化水平的提高，园林植物品种不断丰富并推广应用，尤其是彩斑植物，令园林从业者和花卉爱好者耳目一新。目前，我国彩斑植物研究滞后，国内原产的彩斑植物品种较少，且大部分已经绝种，国外引进的也仅限于应用，很少有人对其进行研究，植物彩斑形成机制和彩斑育种体系尚未建立[1]。这限制了我国园林植物多样化的研究和应用。该文综述了国内外有关植物彩斑现象的研究成果，尤其是植物彩斑的形成机理和原因的研究，希望能对园林植物的遗传育种工作有所帮助。

1　植物彩斑现象及其在植物学科研究中的作用

有关植物彩斑现象的记录最早见于意大利博物学家 Plinius the Elder(公元 23～79)发现的常春藤彩斑品种的存在，但是之后对植物彩斑现象没有进行深入研究。19 世纪中叶，在植物学家发现叶绿体并研究其起源之后，彩斑现象才开始引起人们的关注。对彩斑植物的研究使人们发现了自然界的遗传密码，有利于修饰基因[2-3]和比较遗传学[4]的研究。最突出的 2 个贡献是 Baur 发现了非孟德尔遗传现象[5]和 McClintock[6]提出的转座子理论。大部分的彩斑发生在叶片上，主要是由于核基因或者质体基因的突变形成的，因而使叶绿体正常的发育过程受阻，造成叶绿素缺失或者损害(病毒感染的除外)，与白化植物不同，彩斑变种不是致命的，且这种现象在植物中普遍存在，这促使人们对它们进行比较和研究，揭示其存在的原因和利弊关系。例如叶片有彩斑的话，肯定会影响光合作用，那么可能对植物生长发育(尤其是经济作物的产量)有不利影响，但它是否就是一种不利的因素尚不得而知。另外，彩斑植物中彩斑样式的形成机制还没有弄明白，这也是发育生物学的一个重要课题。

目前对植物叶片彩斑研究较多的是美国爱荷华州立大学 Rodermel 实验室，他们认为彩斑植物是研究叶绿体生物发生和细胞核-叶绿体二者互作的最理想材料，他们集中研究拟南芥的 2 个彩斑变种：*IM* 变种和 *Var*2 变种，旨在明晰 *IMMUTANS*、*VAR* 2 蛋白在叶绿体生物合成、植物生长和发育中的作用，同时研究为什么彩斑突变体绿色部分的细胞不需要 *IMMUTANS*、*VAR* 2 这 2 个蛋白质起作用[7-11]。

2　植物彩斑现象的机理

2.1　彩斑植物的遗传

很多彩斑植物的遗传遵循孟德尔遗传规律，属于核基因遗传，遗传稳定，由显性、半显性和隐性基因控制。如 *Selaginella kraussiana* var. *aurea* 黄绿叶片的遗传符合孟德尔遗传规律，受核基因控制[12]。Henny[2]指出花叶万年青的彩斑品种是由 1 个显性基因 *Pv* 控制的，翌年 Henny[3]又研究了万年青属的 3 个彩斑品种，发现这 3 个品种彩斑的遗传分别由 *Vt*、*Vc*、*Vch*3 个显性基因控制，所以指出花叶万年青的彩斑品种遗传是稳定的。三色堇及其相近物种(*Viola* spp.)的花斑观赏价值很高，花斑是由 *S* 和 *K* 基因控制的，符合孟德尔遗传规律。亚洲百合的斑点是由单基因控制，基因的 1 个等位基因决定斑点，另 1 个等位基因决定无斑点，决定斑点基因为显性基因，而无斑点的为隐性基因。只有携带 2 个隐性等

第一作者简介：刘晓娟(1982-)，女，河南郑州人，博士，讲师，现主要从事园林植物资源利用及园林规划设计等研究工作。E-mail：lxjhenan@126.com.

责任作者：杨秋生(1958-)，男，教授，博士生导师，现主要从事园林植物资源利用等研究工作。E-mail：qsyang@henau.edu.cn.

基金项目：国家自然科学基金资助项目(31140057)。

收稿日期：2013－11－11

PDF 文件使用 "pdfFactory Pro" 试用版本创建 www.fineprint.cn

位基因的植株,才开出无斑点的花,所以百合花多出现斑点(表 1)。

核内基因控制的彩斑一般遵循基本的遗传规律,核外基因控制的彩斑,其遗传比较复杂。叶绿体等的基因突变,叶绿体形成受阻,会导致白化。Correns(1909)首次发现紫茉莉(*Mirabilis jalapa* L.)彩斑的遗传不遵从孟德尔遗传规律,后代的性状特征只决定于雌花,而与雄花无关,因此这种彩斑只通过卵细胞遗传。许多植物(例如 *Selaginella martensii*, *Pelargonium hortorum* 和 *Antirrhinum majus* L.)彩斑的遗传都是通过这种形式遗传[13-14]。美国紫珠(*Callicarpa americana* L.)的彩斑变种'Berries and Cream',其叶子出现杂色斑驳不稳定的状态,这种性状由非核基因控制的,属于母性遗传[15]。Vaughn 等[16]证实玉簪(*Hosta plantaginea* Aschers)叶片的彩斑性状属于母系遗传,其特征由质体上的无核基因所控制。

表 1 百合中由基因控制形成的彩斑

Table 1 Lily variegation controlled by genes

种类	显性等位基因效应	隐性等位基因效应
亚洲百合	斑点	无斑点
亚洲百合	乳突上的斑点	无斑点(无乳突)
亚洲百合	刷状标记	无刷状标记
亚洲百合	整个花瓣为金色	金色条斑
东方百合	无条带	金色条带
东方百合	斑点	无斑点
北美品种	金色条斑	扩散到整个花瓣的金色

2.2 彩斑植物的质体和超微结构

对于许多植物来说,彩斑是植物或多或少的退化形成的,有时候是由于叶绿体被破坏形成的。园林植物白色、黄色或黄绿相间的彩斑所含的质体是不同的。在一些植物中,"白色部分"没有质体。在其它一些植物中,彩斑部分含有无色质体(白色体),例如在烟草彩斑变种 *Nicotiana* var. *xanthic* 的一些基因型中,'aurea'或'xantin'彩斑变种没有叶绿体,其色素母细胞只含有胡萝卜素和叶黄素[17]。在玉米的'aurea'类型中,叶色是由含有叶绿体的细胞和含有质体的细胞联合作用的结果。在番茄'ghost'品种中,有白色和黄色质体的绿色细胞也出现了彩斑现象。在玉簪(*Hosta plantaginea* Aschers)和矮牵牛(*Petunia hybrida* Vilm)中,同一个细胞中含有绿色、黄绿和白色质体[16]。

对彩斑植物超微结构的研究表明几乎所有的彩斑品种,无论遗传类型是什么,质体都出现结构缺失(但并不是完全缺失),如 *Selaginella martensii*, *Eurya japonica*, *Pittosporum viridiflorum*, *Trachelospermum jasminoides*, *Acer negundo*, *Weigela florida*, *Hosta sieboldii*, *Antirrhinum majus*, *Oenothera*, *Betula pubescens*, *Abutilon striatum* 等。Webster 等[12]指出彩斑叶子的"白色质体"含有许多内陷的膜结合空泡,与正常的叶绿体比较,泡囊看起来含有更多的嗜锇颗粒,常成群的聚集在一起,黄绿色叶子的质体是不正常的,内囊体形成很长的叶绿体基粒,基质含有囊泡,叶绿体和胡萝卜素含量剧减。

Webster 等[12]指出 *Selaginella martensii* 地上部分的所有质体源自于原分生组织的 1~4 个细胞的 1 个质体。新叶的每个细胞里只含有 1 个叶绿体。在细胞分裂中叶绿体分离,每个子细胞都得到 1 个质体。在卷柏的彩斑品种中,经常发生 1 个子细胞中的叶绿体是正常的,而另外 1 个子细胞的叶绿体则退变,首先成为空泡化,叶绿体去除混杂,质体分裂并消失,这样的话,有时候会发生气孔的 1 个保卫细胞包含 1 个叶绿体,而另 1 个就没有叶绿体,这样彩斑就形成了。*Selaginella martensii* 的另外 1 个彩斑变种,绿色细胞中的质体与卷柏的 4 个其它非彩斑变种一样。在 *Selaginella martensii* 退化的第一个阶段,白化苗的质体结构和彩斑苗的质体结构只有稍微的差异,单内囊体膜,不规则的叶绿体基粒,聚集的质体小球,淀粉缺失很明显。

2.3 彩斑植物的生长

完全白化的植株因为没有光合能力,最终走向死亡。有一些彩斑植株会出现矮化症状,但是大部分的彩斑植物却和无彩斑植株生长情况一样。Vaughn 等[16]研究发现玉簪属的 1 个黄色彩斑变种比正常的绿色植株生长要快,彩斑植物的质体通常含有较少的基粒,较多的嗜锇颗粒,类囊体常向外扩张,这样就会使质体中的运输和卸载区域增加。他们认为彩斑植株的质体在某种程度上与 C_4 植物相似,周边都有网状结构,方便代谢物的运输。广大的周边网状系统成为一个有效的寄生状态,弥补了它们缺少的光合能力,因此彩斑植株要比非彩斑植株生长速度要快。但这个理论并不是解释这种寄生类型的唯一方式,也可能白色细胞的存在在某种程度上增加了绿色细胞的光合活力,从而弥补了白细胞所不能进行的光合作用[18]。因此这个领域需要进一步深入研究。

2.4 彩斑植物的光合作用

一般说来,植物叶片出现彩斑的话,叶绿体会缺失或者受到伤害,必然会降低光合速率。Miles 等[19]在 1979 年发现玉米的彩斑变体中叶绿体 a/b 光捕获体(LHCP)缺失,LHCP 缺失,使堆垛在叶绿体中的叶绿体基粒缺少,PSII 活性降低,类囊体膜缺少 32 kd 的多肽(PSII 功能必须的),其编码的叶绿体缺失,因此 PSII 活性受到抑制[20]。Aluru 等[9]指出拟南芥 *im* 和 *var*2 这 2 个突变基因的研究是提供了一种新颖的研究细胞核-器

PDF 文件使用 "pdfFactory Pro" 试用版本创建 www.fineprint.cn

官互作的方法,尤其是研究光保护机制。Esteban 等[21]研究了 *Eryronium dens-canis* L(有红色斑块)和 *Pulmonaria officinalis* L.(有绿色斑块)2 种彩斑植物,他们指出非绿色的部分可以减弱阳光到达叶肉细胞的量,所以想要弄明白这些彩斑植物是不是比正常的植物更具有光保护作用,彩斑现象是不是进化的结果。通过试验,没有得到预想的结果。所以他们指出,如果植物彩斑会给植物带来益处的话,绝不是提高了光合效率。

3　植物彩斑现象的形成原因

3.1　基因突变和转座子

Correns[22]于 1919 年在荠菜(*Capsella bursa-pastoris*)中发现了第 1 个被隐性核基因控制的彩斑品种,这也是第 1 个被发现的质体突变。一般说来,质体突变的本质完全依靠染色体和叶绿体,在某种情况下不受细胞质的影响。由单独的隐性基因引起的彩斑在很多植物中被发现[23-25]。Galego 等[4]发现金鱼草(*Antirrhinum majus* L.)的 1 个花斑变种,花部彩斑的形成是由编码二氢黄酮醇-4-还原酶(DFR)的 1 个不稳定等位基因引起的,这个等位基因阻止自身的表达,因此出现了彩斑现象,这个等位基因之所以不稳定是由于携带了转座子。

在 McClintock[6]提出转座子理论之后,很多学者发现许多植物的彩斑也是由转座子引起的。其中,金鱼草由转座子引起的花斑现象研究最多,金鱼草的花斑品种大部分是由转座子形成的,它含有至少 11 个不同的可“粘贴和复制”的转座子,这就提供了很多机会在不同的基因上面来获取各种各样稳定或者不稳定的变体。金鱼草花的彩斑变种‘Globosa’,其花序含有 1 个不稳定同源异形的 *GLOBOSA*(*GLO*)基因的等位基因,变异体中 *GLO* 基因的功能被损害。在基因中插入 1 个转座子能够破坏基因的结构和功能,转座子使基因不稳定,干扰基因的正常功能,把转座子切除又能够修复基因的功能。但切除转座子不一定是非常精确的,可能会导致基因变异,使基因功能受到损坏或者丧失[26]。2 个携带基因(活跃或者不活跃)细胞的相邻并列,会引起普遍的镶嵌结构,被称为扇形嵌合体或者周缘嵌合体[26]。

拟南芥作为一种模式植物,在彩斑的研究方面做出的贡献也很大。Eiko 等[27]指出拟南芥彩斑变种(*Arabidopsis yellow variegated*)叶子的彩斑是由蛋白合成和叶绿素的降解之间的平衡来决定的。拟南芥 *VAR* 2 位点的突变,引起叶绿体 FtsH 蛋白的缺失,叶片彩斑由此产生[28]。Lorenzo 等[29]研究指出拟南芥彩斑变种的形成是由脱氧-5-磷酸木酮糖合酶(D-1-deoxyxylulose 5-phosphate,DXP)的下调,使色素减少,叶绿体发育受限所形成的。

解释彩斑变体对植株引起的伤害以及为什么是斑块而不是色素的完全缺失(如白化或者浅绿)等这些问题却很少,主要的一个障碍就是,很难通过一个变异的基因来克隆整个植株。许多彩斑是核基因突变影响质体功能而引起的,但是到目前为止,只有很少的突变基因能够被克隆出来[30],最有名的例子就是玉米的 *IOJAP* 基因[31]和拟南芥的 *IM* 基因[32]。

3.2　植物进化的结果

Campitelli 等[33]指出叶子彩斑出现的几率很高,大约是在 6%～31%,与彩斑叶子相比,非彩斑叶子受伤害的几率是彩斑叶子的 2 倍,因此他们认为有彩斑的叶子的可减少食草动物对其的伤害。有些植物营养器官上的彩斑是模仿被食草动物伤害时的情况,来减少食草动物的伤害[34]。如 Soltau 等[35]发现 *Caladium steudneriifolium* 的叶片会模仿被矿蛾伤害后的样子,形成白色斑点,以此来躲避矿蛾的虫害。斑叶上叶绿素的缺失导致光合作用的减少,可以正好弥补病虫的伤害。所以他们得出结论,斑叶能在野生环境中生存下来,表明它具备一定的选择有利性。地中海地区的兰花(*Anacamptis papilionacea*)的唇形花瓣上有斑状花纹和天鹅绒般的绒毛,像一只雌性蜜蜂,采用“性欺骗”来吸引蜜蜂,达到较高的“花粉运输效率”[36]。Lev-Yadun[37]指出沙漠菊科植物 *Silybium* 上面的彩斑就是要提醒食草动物,这种植物是有刺的,起到警戒色的作用。目前还没有很明确的数据来说明植物的拟态和警戒色给植物带来的益处,而且也不知道植物更倾向于哪一种方式,所以还不能在视觉方面进行开发[38]。

程金水[1]指出彩斑的大小、出现时间的先后与进化过程直接相关,园艺化程度越高的种类往往其彩斑发生频率也越高。这是因为在栽培中,人们有意识的进行选择并保留具有彩斑的植物,人工选择的强度远比自然选择的强度大。

3.3　环境影响

一些彩斑变种受环境条件的影响。卷柏、玉簪和新月花的彩斑的形成取决于温度。在很多情况下,光照对彩斑也有些影响。Evenari[18]指出拟南芥的 1 个彩斑品种中,低光照强度和短日照使彩斑数量减少,持续光照则使质体变成白色,蓝光和绿光使植物变绿,红光和黄光则正好相反;拟南芥的 1 个由隐性基因引起的彩斑突变体,其子叶在高光照强度下变成白色,在低光照强度下则变成绿色,而且红光比绿光更有效。而拟南芥另 1 个不同的彩斑品种则在高光照强度的连续照射下,纯合体出现了从绝对白色到正常绿色的彩斑变化。因为在这个试验中,白色叶子中却有许多绿色细胞复合物,所

PDF 文件使用 "pdfFactory Pro" 试用版本创建 www.fineprint.cn

以彩斑控制的机制是易受影响的、变化的。Hermann等[39]发现天竺葵(*Pelargonium*)的原质体变种在弱光条件下变成绿色,并且有类囊体生成。Knoth[40]也强调了光照对金鱼草和天竺葵彩斑原质体变种的作用。Feierabend等[41]指出 *Secale cereal* 的叶子在32℃光照下变色,质体中的核糖体非常缺乏。Hopkins等[20]发现,玉米黄绿彩斑变种的彩斑由光照强度控制。Ignate'ev等[42]指出,特定的光强引起叶绿体的退化,灼伤使类囊体分解。珊瑚卷柏蕨的彩斑变种,如果处于10℃以上的环境中,叶子就只呈现绿色,而没有彩斑[18]。所有的这些可以解释为多样的环境变化通过刺激新蛋白质的生成和抑制正常存在的蛋白质来改变基因的表达[38]。环境通过影响植物易变的细胞核和质体基因组而决定彩斑的形成。

3.4 生长的不均衡

还有一些学者从生物化学方面研究了彩斑形成的模式。其中值得一提的是一些学者直接或者间接的提出不平等的细胞分裂形成了不同的彩斑模式,他们研究发现,彩斑植物的细胞表皮与普通植株的细胞表皮不同[17],皮发育的过程中细胞的不均等分裂就发生了,产生了有叶绿体的气孔,与正常的含有白色体的表皮细胞形成对比。但是还不知道,在细胞不均等分裂的过程中,被不均等分裂的物质是什么,需要进一步研究。

3.5 病毒感染

还有很多植物的彩斑是由病毒引起的。当病毒侵入植物体内并繁殖,就会使叶、花都会表现彩斑。如郁金香、大丽花、香石竹、水仙、百合等都曾因感染病毒出现彩斑。

4 问题与展望

园林植物常见的彩斑为花瓣彩斑和叶部彩斑。花瓣彩斑多见于1、2 a生草花及部分宿根花卉和木本观花植物;叶部彩斑多见于观叶为主的植物[1]。调查发现,观叶植物大多数都有彩斑的现象。彩斑能极大地丰富园林植物的观赏性状,是植物进化、自然选择和人工选择创新的综合结果。如果能明白彩斑的形成机理和影响因素,能从叶、花、茎等观赏部位改良园林植物,增加观赏点,丰富园林植物的育种途径,无疑是园林植物遗传育种的一大进步。

要培育新的园林彩斑植物品种,基因工程是必经途径。到目前为止,引起植物彩斑的基因只有很少能被克隆出来,而且也很难通过1个变异的基因来克隆整个植株,因此彩斑植物的育种就变得很困难。我国尚未见相关报道,这也是园林植物遗传育种领域的空白。另一方面,有关彩斑发育形成过程中,彩斑样式的形成机制在国内外研究很少,这也是彩斑研究领域的空白,需要发育生物学、生物化学以及分子生物学等学科的相互交叉和合作。

参考文献

[1] 程金水.园林植物遗传育种学[M].北京:中国林业出版社,2000:33-44.

[2] Henny R J. Inheritance of foliar variegation in two *Dieffenbachia* cultivars [J]. The Journal of Heredity,1982,73(5):384.

[3] Henny R J. Inheritance of foliar variegation in three *Aglaonema* species [J]. The Journal of Heredity,1983,74(6):475-476.

[4] Galego L,Almeida J. Molecular genetic basis of flower colour variegation in *Linaria*[J]. Genetics Research,2007,89(3):129-134.

[5] Baur E. Zur Atiologie tier geaderten Panaschierung[J]. Ber Deutsch Bot Ges,1904,22(5):453-460.

[6] McClintock B. The origin and behaviour of mutable loci in maize[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences,1950,36(6):344-355.

[7] Chen M,Jensen M,Rodermel S. The yellow variegated mutant of *Arabidopsis* is plastid autonomous and delayed in chloroplast biogenesis[J]. Journal of Heredity,1999,90(1):207-214.

[8] Aluru M R,Bae H,Wu D,et al. The *Arabidopsis immutans* mutation affects plastid differentiation and the morphogenesis of white and green sectors in variegated plants[J]. Plant Physiology,2001,127(1):67-77.

[9] Aluru M R,Yu F,Fu A,et al. *Arabidopsis* variegation mutants:new insights into chloroplast biogenesis[J]. Journal of Experimental Botany,2006,57(9):1871-1881.

[10] Yu F,Fu A,Aluru M,et al,Variegation mutants and mechanisms of chloroplast biogenesis[J]. Plant Cell and Environment,2007,30(3):350-365.

[11] Yu F,Liu X,Alsheikh M,et al. Mutations in *SUPPRESSOR OF VARIEGATION* $_1$,a factor required for normal chloroplast translation,suppress var_2-mediated leaf variegation in *Arabidopsis*[J]. Plant Cell,2008,20(7):1786-1804.

[12] Webster T R,Tanno J A. Inheritance of pigment efficiencies and ultrastructural defects in plastids of *Selaginella kraussiana* var. *aurea*[J]. Canada Journal of Botany,1980,58(3):1929-1937.

[13] Burgeff H,Filippi H. Analyse und Erblichkeit hei *Selaginella martensii* Spring. var. variegata hort[J]. Biology Zentralbl,1957,76(6):637-680.

[14] Tanno J A,Webster T R. Variegation in *Selaginella martensii* f. *albo-variegata*. Expression and inheritance[J]. Canada Journal of Botany,1982,60(3):2375-2383.

[15] Nelson C R. Interspecific hybridization, ploidy manipulation, and cytological and genetic analyses as tools for breeding and improvement of *Callicarpa* L. ,*Cryptomeria* D. Don, *Hibiscus* L. , and *Tecoma* Jus [D]. University of Georgia,2009.

[16] Vaughn K C,Wilson K G. An ultrastructural survey of plastom mutants of *Hosta* (Liliaceae)[J]. Cytobios,1980,28(110):71-83.

[17] Dulieu H L,Boelpape R,Deshayes A. Genetique vegetale:Sur l'existence spontanee recombinaisons somatiques chez un mutant de *Nicotiana xanthi* u. c. et leur induction parle rayonnement. Premieres udes gen6tiques[J]. Compt Rend Hebd Seances Acad Sci,1971,272(1):3287-3290.

[18] Evenari M. The history of research on white-green variegated plants [J]. The Botanical Review,1989,55(2):106-139.

[19] Miles C D,Markwell J P,Thornber J P. Effect of nuclear mutation of maize on photosynthetic activity and content of chlorophyll-protein complexes

PDF 文件使用 "pdfFactory Pro" 试用版本创建 www.fineprint.cn

[J]. Plant Physiology,1979,64(5):690-694.
[20] Hopkins W G,Hayden D B,Neuffer M G. A light sensitive mutant in maize (*Zea mays* L.). I. Chlorophyll,chlorophyll-protein and ultrastructural studies. [J]. Zeitschrift für Pflanzenphysiologie,1980,99(5):417-426.
[21] Esteban R, Fernandez-Marin B, Becerril J M, et al. Photoprotective implications of leaf variegation in *E. dens-canis* L. and *P. officinalis* L[J]. Journal of Plant Physiology,2008,165(12):1255-1263.
[22] Correns. Vererbungsversuche mit buntbliittrigen Sippen I. *Capsella bursa-pastoris*. Sitzungsber[M]. Preuss Akad Wiss, Phys Math K1, 1919: 585-610.
[23] Wang Y,Duby G,Purnelle B,et al. Tobacco *VDL* gene encodes a plastid DEAD box RNA helicase and is involved in chloroplast differentiation and plant morphogenesis[J]. Plant Cell,2000,12(11):2129-2142.
[24] Curie C,Panaviene Z,Loulergue C,et al. Maize *yellow stripe*1 encodes a membrane protein directly involved in Fe(III) uptake[J]. Nature,2001,409 (1):346-349.
[25] Yaronskaya E,Ziemann V,Walter G,et al. Metabolic control of the tetrapyrrole biosynthetic pathway for porphyrin distribution in the barley mutant albostrians[J]. The Plantt Journal,2003,35(4):512-522.
[26] Schwarz-Sommer Z,Davies B,Andrew H,et al. An everlasting pioneer: the story of *Antirrhinum* research[J]. Nature Review,2003,4(8):655-664.
[27] Eiko M,Kato Y,Matsushima R,et al. The balance between protein synthesis and degradation in chloroplasts determines leaf variegation in *Arabidopsis yellow variegated* Mutants[J]. The Plant Cell, 2007, 19(4): 1313-1328.
[28] Chen M,Choi Y,Voytas D F,et al,Mutations in the Arabidopsis *VAR* 2 locus cause leaf variegation due to the loss of a chloroplast FtsH protease[J]. The Plant Journal,2000,22(4):303-313.
[29] Carretero-Paulet L, Cairo'A, Botella-Pavia P, et al. Enhanced flux through the methylerythritol 4-phosphate pathway in *Arabidopsis* plants overexpressing deoxyxylulose 5-phosphate reductoisomerase [J]. Plant Molecular Biology,2006,62(7):683-695.
[30] Wetzel C M,Jiang C Z,Meehan L A,et al. Nuclear-organelle interactions:the immutans variegation mutant of *Arabidopsis* is plastid autonomous and impaired in carotenoid biosynthesis[J]. The Plant Journal, 1994, 6 (2):161-175.
[31] Han C D,Coe. Jr E H,Martienssen R A. Molecular cloning and characterization of iojap (ij), a pattern striping gene of maize[J]. The EMBO Journal,1992,11(11):4037-4046.
[32] Carol P,Stevenson D,Bisanz C,et al. Mutations in the Arabidopsis gene *IMMUTANS* cause a variegated phenotype by inactivating a chloroplast terminal oxidase associated with phytoene desaturation[J]. The Plant Cell, 1999,11(1):57-68.
[33] Campitelli B E,Stehlik I,Stinchcombe J R. Leaf variegation is associated with reduced herbivore damage in *Hydrophyllum virginianum*[J]. Botany, 2008,86(3):306-313
[34] Lev-Yadun S,Inbar M. Defensive ant,aphid and caterpillar mimicry in plants[J]. Biol J Linn Soc,2002,77(3):393-398.
[35] Soltau U. Leaf variegation in *Caladium steudneriifolium* (Araceae):a case of mimicry[J]. Evolutionary Ecology,2009,23(4):503-512.
[36] Scopece G,Juillet N,Müller A,et al. Pollinator attraction in *Anacamptis papilionacea* (Orchidaceae): a food or a sex promise[J]. Plant Species Biology,2009,24(2),109-114.
[37] Lev-Yadun S. Defensive coloration in plants:a review of current ideas about anti-herbivore coloration strategies[M]. Floriculture, Ornamental and Plant Biotechnology. Advances and Topical Issues,2006(VI):292-299.
[38] Schaefer H M,Ruxton G D. Deception in plants:mimicry or perceptual exploitation[J]. Trends in Ecology and Evolution,2009,24(12):676-685
[39] Hermann F,Hagemann R. Struktur und Funktion der genetiscken Information in den Plastiden: III. Genetik, Chlorophyll und Photosyntheseverhalten der Plastommutanten 'Mrs. Pollock' und der Genmutante 'Cloth of Gold' yon Pelargonium zonale[J]. Biocbem Physiol Pflanzen, 1971, 162: 390-409.
[40] Knoth R. Struktur und Funktion der genetischen Information in den Plastiden. XIV. Die Auswirkungen der Plastommutationen en: alba-1 yon *Antirrhinum majus* und en:gilba yon *Pelargoniu rn zonale* auf die Feinstruktur der Plastiden[J]. Biol Zentralbl,1975,94:681-694.
[41] Feierabend J, Reiehardt U. Biochemical differentiation of plastids and other organelles in rye leaves with a high temperature-induced deficiency of plastid ribosomes[J]. Planta,1976,120:113-145.
[42] Ignate'ev L A,Kallimnllina F R. Chloroplast ultrastructure in spring wheat leaves during adaptive increase of heat resistance. Soviet P1[J]. Physiol,1986,33:452-456.

Causes and Formation Mechanism of Variegation Landscape Plants

LIU Xiao-juan[1,2], YANG Yu-zhen[1], ZHOU Hong-jie[1], WANG Guo-xia[1], QU Jin-zhu[1], YANG Qiu-sheng[2]
(1. Zhengzhou Normal University, Zhengzhou, Henan 450044; 2. College of Forestry, Henan Agricultural University, Zhengzhou, Henan 450002)

Abstract: Variegation plants had been widely used in landscape engineering and were an indispensable part of landscape. The variegation formation mechanism from these following aspects: genetic, plastid structure, ultrastructure, development and photosynthesis were overviewed in this paper, the reasons for variegation phenomenon, such as genetic variation, transpose on theory, biological evolution environmental factors and so on were also analyzed. The paper will be helpful for landscape practitioners to better understanding the variegation, especially for the genetics and breeding of landscape plants.

Key words: variegation; genetic variation; plastids; landscape plants

PDF 文件使用 "pdfFactory Pro" 试用版本创建 www.fineprint.cn