

彩叶植物呈色机理及光合特性研究进展

姜卫兵¹ 庄 猛¹ 韩浩章¹ 戴美松¹ 花国平²

(¹南京农业大学园艺学院，南京 210095; ²江阴市未来园林绿化有限公司，江阴 214421)

摘要：本文在阐述彩叶植物的定义及分类的基础上，介绍了呈色机理的研究进展，总结了环境因子对叶片呈色的影响，并归纳了近年来对彩叶植物光合特性的研究，最后提出了彩叶植物未来的研究重点。

关键词：彩叶植物；呈色机理；光合特性

中图分类号：S 68 文献标识码：A 文章编号：0513-353X (2005) 02-0352-07

Progress on Color Emerging Mechanism and Photosynthetic Characteristics of Colored-leaf Plants

Jiang Weibing¹, Zhuang Meng¹, Han Haozhang¹, Dai Meisong¹, and Hua Guoping²

(¹College of Horticulture, Nanjing Agriculture University, Nanjing 210095, China; ²Future Landscape Greening Co., Ltd of Jiangyin, Jiangyin 214421, China)

Abstract: The concept and classification of the colored-leaf plants and the research progress on the leaf color emerging mechanism were presented in the paper. We also summarized the environmental effects on leaf color and the progress of the photosynthetic characteristics in colored-leaf plants. At last, some constructive suggestions about further research emphasis of the colored-leaf plants were discussed.

Key words: Colored-leaf plant; Color emerging mechanism; Photosynthetic characteristics

彩叶植物因其独特的叶色近年来在园林绿化中备受重视，应用越来越广泛。然而有关其生态生理性等方面的理论研究较少，特别是有关彩叶植物叶色形成及光合特性等方面的研究，目前文献报道不多。这就使得彩叶植物在新品种开发、育苗、日常管理措施的制订和园林配植应用方面存在一定的盲目性。近百年来，国外发达国家在彩叶植物品种的选育和栽培方面做了大量工作，国内这方面的工作开始较晚，尚处于起步阶段^[1]。本文主要总结介绍近年来有关彩叶植物叶色表现及光合特性等方面的一些研究工作，并提出彩叶植物未来研究和开发的一些重点。

1 彩叶植物定义及分类

彩叶植物是指在整个生长季节或生长季节的某一阶段全部或部分的叶片较稳定地呈现非绿色的植物^[2]。

彩叶植物根据叶片色彩呈现的不同时期可分为春色叶、秋色叶和常色叶植物 3大类^[3]。春、秋色叶植物在春季或秋季表现出彩叶特征，其他季节仍为绿色。如石楠、山麻杆、五角枫等在春季叶片彩色；鹅掌楸、红瑞木、鸡爪槭等在秋季色彩鲜艳。常色叶植物的叶片能长期呈现出彩色，如紫叶李、红枫等。

根据叶片上的色彩分布可以分为：(1) 单色叶类：叶片仅呈现一种色调，如紫叶朱蕉、金黄球柏等；(2) 双色叶类：叶片的上下表面颜色不同，如红背桂、小蜡花（背面红色正面绿色有花纹）；(3) 花叶类：叶片上呈现不规则的彩色斑块或条纹，如花叶假连翘、白斑叶子花等；(4) 彩脉类：叶脉呈现彩色，如金脉刺桐、金脉爵床等；(5) 镶边类：叶片边缘彩色，如银边洋常春藤、红边朱蕉等^[4]。

收稿日期：2004-03-24；修回日期：2004-09-08

2 彩叶植物的呈色机理研究

彩叶植物的叶色表现是遗传因素和外部环境共同作用的结果，通过改变植物叶片中各种色素的种类、含量以及分布形成了多彩的叶色。

2.1 色素变化决定叶片呈色

高等植物叶片中的色素主要有3大类：一为叶绿素类，主要有叶绿素a、叶绿素b；二为类胡萝卜素类，主要有类胡萝卜素和叶黄素；三为类黄酮类色素，又称为花色素苷。不同的色素在外观上表现为不同的颜色：叶绿素a为蓝绿色，叶绿素b为黄绿色，类胡萝卜素为橙黄色，叶黄素为黄色，花色素苷在酸性和碱性条件下分别呈现红色或蓝色。植物叶片呈色是相当复杂的，它与叶片细胞内色素的种类、含量以及在叶片中的分布有关^[5]。由于普通叶片中叶绿素比类胡萝卜素多，所以叶片总是呈现绿色^[6]。彩叶植物呈现彩色的直接原因就是叶片中的色素种类和比例发生了变化。桑树叶色突变体Cyt-Ym叶绿素a和叶绿素b的含量明显减少是导致叶色黄化的主要原因^[7]。变叶木的斑斓叶色也是光合色素（叶绿素a、b及类胡萝卜素）和非光合色素（花色素苷）的比例变化的结果^[8]。四季橘花斑叶片的绿色、淡绿色和淡黄色3部分的栅栏组织和海绵组织的结构所含叶绿素数量和分布不同^[9]，所以造成了3个部分不同的叶色。一种杂交矮牵牛叶色突变体叶色局部变白的原因也是叶片中存在不正常质体造成的^[10]。

2.2 春、秋色叶植物呈色机理

春秋季节气候因素的变化是引起春、秋色叶植物变色的主要原因。春季叶片刚刚萌发，叶绿素合成还较少，花色素苷在各种色素中占主导作用，所以叶片通常呈现红色。秋季温度较低，叶绿素净含量下降，而类胡萝卜素类和花色素苷的稳定性较好，所以银杏、金钱松等叶片含有较多的类胡萝卜素而呈现黄色；鸡爪槭、三角枫等花色素苷含量升高呈现红色。雁来红秋季叶片由紫色转变为鲜红色也是由于细胞衰老、叶绿素减少，使花色素苷的颜色显示出来的结果^[5]。

2.3 常色叶植物呈色机理

常色叶植物叶色形成一般是受内在或外界环境因素的影响，使生长点细胞的基因表达发生差异或者形成遗传嵌合体造成各种各样的叶色类型。

2.3.1 叶片呈色的基因控制 目前对于叶色表现控制基因的研究还主要集中在大田作物上。一般认为控制非绿叶色表达的基因大多为隐性基因，突变属于核基因控制的突变。对胡萝卜^[11]、向日葵^[12]、水稻^[13]、烟草^[14]、大豆^[15]、黄麻^[16]等叶色突变体的研究都认为叶色表达受隐型核基因控制，并且绿叶基因对紫叶或黄叶为显性。但是在凤梨^[17]和黄瓜^[18]上研究表明：绿叶基因对于紫叶或黄叶基因并不是完全显性。在金鱼草^[19,20]、矮牵牛^[21]上的研究表明：基因位置的变化，转座子的插入或剪切，引起染色体断裂、基因重组。如果这些变化影响了色素形成的基因的正常表达时就会形成彩叶现象。一种黄色叶片辣椒突变体的变异叶色部分的细胞中含有大量易位四价体^[22]也证明基因位置变化导致突变出现。对于叶色突变体植物的叶色表现基因控制研究还有待于进一步深入研究。

2.3.2 嵌合体变异与叶片呈色 花叶类、彩脉类、镶边类彩叶植物的叶色呈现一般认为是形成嵌合体所致。被子植物梢端分生组织都有几个相互区分的细胞层，叫做组织发生层，用L₁、L₂、L₃表示，植物的组织即由这3层细胞分别衍生。在正常情况下，这3层细胞具有相同的遗传物质基础，如果层间或是层内不同部位之间发生突变导致遗传物质基础出现差异，就形成了嵌合体^[22]。根据分生组织中遗传基础不同的细胞排列方式，可把嵌合体分为以下3类：1. 扇形嵌合体：层内由遗传物质不同的组织形成的嵌合体。如天竺葵的一种斑叶变异；2. 周缘嵌合体：在这种嵌合体中，至少有一个完整的顶端细胞层在遗传上是不同于其他层的，并且每一层中的所有细胞是同一个基因型。如一种烟草叶色突变体的叶色变异^[23]；3. 边缘嵌合体：一个顶端细胞层只有一部分细胞在遗传上不同于其他细胞，如金丝竹芋上表现黄绿相间呈条纹状的变异^[24]。在叶绿体的合成或质体形成过程中的自发

突变是产生嵌合体花叶现象最普遍的原因，如金鱼草的白绿斑叶就是自发核突变形成的嵌合体^[25]。白云杉^[26]的变异叶片为一种白色组织和绿色组织组成的嵌合体。吊竹梅^[27]、*Aglaonema nitidum*^[28]上的白色斑块是由于L形成层分裂产生的表皮下存在空气形气泡，当光线照射时发生反光造成的。

2.4 环境因素对叶片呈色的影响

环境因素主要是光照、温度、水分以及土壤条件等的变化干扰了叶绿素的正常合成，引起永久或暂时的叶片变色反应。

2.4.1 光照的影响 光照是影响彩叶植物叶色变化最重要的环境因素^[29]。它影响植物色素的合成及调节有关的酶活性进而影响彩叶植物的呈色和生长。

光强直接影响叶绿素、类胡萝卜素和花色素苷的含量及比例，从而影响叶片的呈色。不同的植物对光强的反应表现不同，如紫叶小檗、紫叶矮樱等必须在全光照下才能发挥其彩叶的最佳色彩^[30]；而一些彩叶植物只有在较弱的散射光下才呈现斑斓色彩，强光会使彩斑严重褪色^[31]，如花叶一叶兰在63%遮荫度下才能够较好地呈现花叶性状^[31]。在同一株树上树冠上部叶片叶色变化较下部快也是由于上、下部叶片接受光强不同造成的^[29]。

不同光质的单色光对植物的影响不同。蓝光和绿光对紫叶小檗、美人梅、紫叶李、紫叶矮樱、金山绣线菊、金焰绣线菊的色彩表现有较严重的影响，使紫红色或黄色叶色向绿色或绿褐色方向转化，红光有利于彩叶植物向紫色方向发展^[30]。

2.4.2 温度的影响 彩叶植物的叶片颜色随温度变化而变化。很多的彩叶植物在较低的温度下才能表现出最佳色彩。在拟南芥^[32]、黄栌属植物^[33]上的研究认为较低的温度可以诱导植物体内花色素苷的合成。昼夜温差大于15有利于美人梅、紫叶李的彩叶表现^[30]。夜温高于14，红叶鸡爪槭的叶色随温度升高转淡并且生长减缓，暗呼吸速率随温度的升高而升高^[34]。一种水稻叶绿素突变体W1在低于23时表现出叶片白化^[35]。但是也有一些彩叶植物需要较高的温度才能更好的呈色。如黄金榕、黄素梅的黄色叶片和绿色叶片中类胡萝卜素与叶绿素之比都随温度升高而增加^[36]。一种水稻叶色突变体的叶色表达需要高于25时才表现出白化^[37]。不同的彩叶植物对最佳叶色呈现的温度要求不同，有待于进一步研究。

2.4.3 土壤条件的影响 张佐双^[38]研究结果显示，微酸性或中性土壤促进彩叶呈色，碱性土壤则抑制呈色。也有一些彩叶植物如金叶莸喜中性及微碱性土壤，酸性土壤中生长不良^[39]。对复苏植物、黄栌的研究认为，适度的干旱胁迫能够增加叶片中的花色素苷含量^[40]。施肥水平对彩叶植物叶色有较大的影响，氮肥施用过多会引起植物徒长，使绿色组织快速增长，占据优势，影响彩叶的表现。适度缺氮、缺磷或者二者同时缺少均可以引起花色素苷增加^[41]。一种凤仙花属植物的叶色变异植株正常生长比绿叶植株所要求的土壤含氮量低^[42]。张启翔报道高光强和低氮量的土壤有利于金黄色叶的表现；在低光强和高水平含氮量下，叶片更绿更长^[30]。钾可以促进糖的合成和运输^[43]，而糖可作为能源物质，为花色素苷的合成提供碳骨架；作为代谢过程中的前体物质，促进花色素苷的代谢；作为渗透调节子调节细胞的渗透势，从而促进花色素苷的合成；也可作为信号分子，通过特异的信号转导途径诱导花色素苷的合成^[44]，因此增施适量的钾肥可以促进彩叶植物呈色。

3 彩叶植物的光合特性

彩叶植物作为一类特殊的观叶植物，虽叶色表现各有不同但都涉及到光合色素的变化，因而光合特性和能力也必然受到影响，从而影响植株的生长速度和生长量，并进一步影响生产周期和商品质量。

3.1 彩叶植物叶绿体结构特征

在光合作用中，光能的吸收、传递和转化过程是在叶绿体的类囊体膜上进行的。高等植物叶绿体中的类囊体不是杂乱无章排列的，它们大多垛叠形成基粒。对水稻^[45]、甘蓝型油菜^[46]叶色突变体研究发现其变异叶片中叶绿体的基粒发育不良，类囊体大多平行排列，很少垛叠，处于叶绿体发育的初

始阶段；叶绿体内缺乏淀粉粒，嗜锇颗粒较多。在电镜下观察到苏铁白化苗叶片细胞中仅存在呈支解、游离状类似叶绿体片层的结构，而不存在完整的叶绿体^[47]。雁来红的红色叶片细胞中叶绿体膨胀，基粒解体，基质片层分散于叶绿体基质中^[5]。红木的叶绿体比木的要小，基粒厚度大于木，而基粒片层数少于木。与一般的叶色突变体不同的是，相对木，红木叶绿体中含有大量同化淀粉粒^[48]。

对于大多数叶色突变体，类囊体膜的叶绿素a/b比值较高，LHC色素蛋白复合物的单体和三聚体明显减少，突变体的天线系统相对较小、捕光效率较低，PS活性低于正常绿色叶片，在玉米^[49]、油菜^[50]上都有类似的研究结果。但是小白菜黄苗突变体^[51]的PS活性反而升高，这可能是由于PS向PS传递的激发能较少的结果。

3.2 彩叶植物的需光特性和光合能力

一般认为叶色突变减少了捕光色素蛋白复合体的含量，因而影响到光系统Ⅱ供体侧的稳定性，使突变体对光强和高温的耐受性比野生型低^[52]，但对南黄大麦^[53]的研究认为：叶色突变体的饱和光强高于普通绿叶植物，在强光下有较强的热耗散能力。这可能是因为天线色素叶绿素b的含量处在一定水平，使叶绿素a/b处于较适宜范围，使植株既有一定的捕光能力又能避免光照过强引起的光抑制，类胡萝卜素降低较少也对其有一定的作用^[54]。

彩叶植物的光合能力一般较绿色植物低。日本花叶卫矛^[55]的黄色叶片同正常叶片相比表观量子效率低；这可能是聚光色素蛋白复合体减少的结果。龙舌兰^[56]、条纹钝叶草^[57]的变异叶片的变异叶色组织中，Rubisco活性、磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶（PEPC）活性均比正常绿色组织低。小麦返白系的白色叶片中Rubisco含量极低^[58]，因为Rubisco大亚基至少有45%~72%是在基粒类囊体膜上合成的，所以可能是突变体由于缺乏基粒类囊体片层，使Rubisco含量降低^[59]。金叶国槐的净光合速率基本上都低于同期的普通国槐^[60]；红木在绿叶期的光合速率比在红叶期高许多^[48]。彩叶草^[61]、龙舌兰^[56]上的研究表明，花叶类彩叶植物的白色或黄色叶片部分几乎没有光合能力，而只是作为叶片光合作用产物的一个“库”，欧美夹竹桃叶片的黄色部分几乎没有光合能力，这一点可通过较低的叶绿素荧光证明^[62]。但是也有一些彩叶植物的光合能力并没有降低，反而比普通绿叶植物升高，如美国红栌的光合速率明显高于普通黄栌，这可能是因为美国红栌叶片中叶绿体对温度的敏感度小于普通黄栌^[63]。

4 研究展望

了解彩叶植物的呈色机理和光合特性对选育彩叶植物新品种、合理进行苗木培育、工程应用和栽培养护有着极其重要的意义。目前对呈色机理和光合特性方面的研究大多集中在大田作物的叶片失绿突变体，对彩叶观赏植物的研究很少。今后应加强以下几个方面的研究工作。

4.1 加强和深化彩叶植物呈色机理的研究

加强彩叶植物叶片色素种类、比例和变化动态与叶色变化的关系、彩色植物叶片的解剖结构与叶色表现的关系等方面的研究。同时对观赏价值高的彩叶植物从分子水平进行遗传多样性和亲缘关系研究，对资源进行鉴别和分类，为新品种创新奠定物质基础。

4.2 深入探索环境条件对彩叶植物叶色表现的影响

光照、温度、湿度、土壤条件等环境因素对彩叶植物的叶色表现有着很大的影响，对任何一方面的忽视都会带来苗木生产和绿化美化应用等的不良后果。如从国外引进的北美花楸，在沈阳和上海种植时都表现良好，单从温度条件来看在北京种植应该问题不大，但是北美花楸却非常不适应北京的干燥气候。因此要深入探索多种环境条件对叶色表现的综合影响。

4.3 加强彩叶植物光合生理、光合生态生理和光合栽培生理特性的研究

彩叶植物的光合特性影响其生长速度、生长量，最终影响苗木生产效率、产品质量和园林应用效果。因此进一步研究了解不同彩叶植物种类、类型和品种间光合特性的差异、不同叶色类型彩叶植物

间光合特性的差异、不同环境因素对不同种类彩叶植物光合特性的影响差异及不同的栽培养护管理措施(如土、肥、水、pH、植物配置方式、树形等)对不同种类彩叶植物光合特性的影响特点等,为彩叶植物苗木生产区域化规划、苗木繁育技术措施及工程应用栽培养护措施的完善制定提供科学合理的依据。

参考文献:

- 1 于小南, 张启翔. 彩叶植物多彩形成的研究进展. 园艺学报, 2000, 27 (增刊): 533~538
Yu X N, Zhang Q X. Review of researches on leaf color changing of color-leaved plants. *Acta Horticulturae Sinica*, 2000, 27 (Supp1): 533~538 (in Chinese)
- 2 张一明, 王晓华. 灿烂一族—金叶乔灌木新品集锦 (一). 中国花卉盆景, 2002, (5): 4~5
Zhang Y M, Wang X H. Introduce some golden-leaf plants (first chapter). *Chinese Journal of Flower and Miniascape*, 2002, (5): 4~5 (in Chinese)
- 3 梁 蕴, 刘 燕. 森林公园中的植物景观设计探讨. 亚热带植物科学, 2004, 33 (2): 47~49
Liang Y, Liu Y. Plant design in forest garden. *Subtropical Plant Science*, 2004, 33 (2): 47~49 (in Chinese)
- 4 袁 涛. 彩叶植物漫谈. 植物杂志, 2001, (5): 12~13
Yuan T. Causerie of the color-leaved plants. *Plant Journal*, 2001, (5): 12~13 (in Chinese)
- 5 何亦昆, 代庆阳, 苏学辉. 雁来红叶色转变与超微结构及色素含量的关系. 四川师范学院学报(自然科学版), 1995, 16 (3): 195~197
He Y K, Dai Q Y, Su X H. The relationship between leaf discoloration and the leaf ultrastructure and pigments in *Amaranthus tricolor* L. *Journal of Sichuan Teachers College (Natural Science)*, 1995, 16 (3): 195~197 (in Chinese)
- 6 潘瑞炽, 董愚得. 植物生理学. 第3版. 北京: 高等教育出版社, 1995. 77, 79
Pan R C, Dong Y D. *Plant physiology*. 3rd ed. Beijing: Advanced Education Press, 1995. 77, 79 (in Chinese)
- 7 谈建中, 刘美娟, 张国英, 丁 悅. 桑树叶色突变体类型与特性的初步研究. 蚕业科学, 2003, 29 (3): 286~289
Tan J Z, Liu M J, Zhang G Y, Ding Y. The preliminary study on the type and character of leaf coloration mutant in mulberry. *Sericulture Science*, 2003, 29 (3): 286~289 (in Chinese)
- 8 Singh S, Singh S O. Photosynthetic and non-photosynthetic pigments in crotalaria varieties. *Journal of the Andaman Science Association*, 1988, 4 (1): 77~78
- 9 林尤河, 詹道潮, 李 微. 四季橘花斑变异原因的研究. 海南大学学报(自然科学版), 2000, 18 (4): 406~408
Lin Y H, Zhan D C, Li W. Causes of mosaic variation of *citrus mictocarpa*. *Nature Science Journal of Hainan University*, 2000, 18 (4): 406~408 (in Chinese)
- 10 Nothnagel T, Straka P. Inheritance and mapping of a yellow leaf mutant of carrot (*Daucus carota*). *Plant Breeding*, 2003, (19): 4, 339~342
- 11 Aoki C, Wada T, Nishimura T, Hattori K. Characterization and inheritance of 'variegated leaf' mutant in *Petunia hybrida*. *Breeding Science*, 1995, 45 (1): 31~35, 113~114
- 12 Joshi S S, Giriraj K. Inheritance of Chlorina-leaf colour mutant in sunflower. *Crop Research Hisar*, 1995, 2 (10): 221~222
- 13 夏英武, 刘贵付, 舒庆尧, 蒋荣花, 谢嘉华. 粱型温敏核不育水稻叶绿素突变体的诱变及其初步研究. 核农学报, 1995, 9 (3): 129~133
Xia Y W, Liu G F, Shu Q Y, Jiang R H, Xie J H. Preliminary study on induction and identification of chlorophyll mutants of indica type temperature sensitive genic male-sterile rice. *Acta Agriculturae Nucleatae Sinica*, 1995, 9 (3): 129~133 (in Chinese)
- 14 Wang Y C, Duby G, Pumelle B, Boutry M. Tobacco VDL gene encodes a plastid DEAD box RNA helicase and is involved in chloroplast differentiation and plant morphogenesis. *Plant Cell*, 2000, 12 (11): 2129~2142
- 15 Ubertifilho J A, Siqueira W J, Spironelli A. Inheritance of leaf spininess and segregation of leaf color in pineapple (*Ananas comosus* L. Merrill). *Brazilian Journal of Genetics*, 1995, 18 (4): 547~552
- 16 国艳梅, 顾兴芳, 张春震, 方秀娟, 张圣平, 徐彩清. 黄瓜叶色突变体遗传机制的研究. 园艺学报, 2003, 30 (4): 409~412
Guo Y M, Gu X F, Zhang C Z, Fang X J, Zhang S P, Xu C Q. Genetic mechanism of the cucumber leaf mutant. *Acta Horticulture Science*, 2003, 30 (4): 409~412 (in Chinese)
- 17 于双奴, 王培英. 大豆叶绿素缺失突变体的鉴定和利用. 核农学通报, 1990, 11 (3): 121~122
Yu B S, Wang P Y. Identification and application of chlorophyll-deficient soybean mutant. *Acta Agriculturae Nucleatae Sinica*, 1990, 11 (3): 121~122 (in Chinese)
- 18 Paria P, Basak S L. Inheritance of some induced mutant characters in jute (*Cochlospermum olitorius* L.). *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*, 1997, 57 (1): 32~35
- 19 Coen E S, Carpenter R, Martin C. Transposable elements generate novel spatial patterns of gene expression in *Antirrhinum majus*. *Cell*, 1986, 47: 285~297
- 20 Fincham J R S. Patterns in flower pigmentation. *Nature*, 1987, 325 (6103): 390~391

- 21 Prakash N S, Harini I, Lakshmi N. Interchange heterozygosity in a yellow leaf mutant of *Capsicum annuum* L. *Cytologia*, 1992, 1157: 1, 81~83
- 22 沈德绪. 果树育种学. 第2版. 北京: 农业出版社, 1992. 82~83, 85
Shen D X. Fruit tree breeding 2nd ed Beijing Agricultural Press, 1992. 82~83, 85 (in Chinese)
- 23 Chang H B, Tomoko A. Characterization of a periclinal chimera variegated tobacco (*Nicotiana tabacum* L.). *Plant Science*, 2000, 151 (1): 93~101.
- 24 李天菲, 蔡得田. 植物嵌合体机理及研究进展. *湖北大学学报(自然科学版)*, 2002, 3 (1): 81~86
Li T F, Cai D T. Studies on mechanism and research progress of plant chimera *Journal of Hubei University (Natural Science Edition)*, 2002, 3 (1): 81~86 (in Chinese)
- 25 Mc p K, Skirvin R M. Histogenic layer manipulation in chimeral 'Thornless Evergreen' trailing blackberry. *Euphytica*, 1983, 32: 351~360
- 26 Isabel N, Boivin R, Levasseur C. Occurrence of somaclonal variation among somatic embryo derived white spruces (*Picea glauca*, Pinaceae). *American Journal of Botany*, 1996, 83 (9): 1121~1130
- 27 Hoch N C, Partt C, Marx G A. Sub epidermal air space: basis for the phenotypic expression of the argenteum mutant of *Pisum*. *Amer J Bot*, 1980, 67: 905~911
- 28 Fooshee W C, Henny R J. Chlorophyll levels and anatomy of variegated and non-variegated areas of *Aglaonema nitidum* leaves. *Proceedings of the Florida State Horticultural Society*, 1990, 103: 170~172
- 29 李红秋, 刘石军. 光强度和光照时间对色叶树种叶色变化的影响. *植物研究*, 1998, 18 (2): 194~205
Li H Q, Liu S J. Effects of light intensity and illumination time on leaf color variations of colored leaf trees. *Bulletin of Botanical Research*, 1998, 18 (2): 194~205 (in Chinese)
- 30 张启翔, 吴 静, 周肖红, 罗 成. 彩叶植物资源及其在园林中的应用. *北京林业大学学报*, 1998, 20 (4): 126~127
Zhang Q X, Wu J, Zhou X H, Luo C. Resources of colored-leaf plants and their use in landscape. *Journal of Beijing Forestry University*, 1998, 20 (4): 126~127 (in Chinese)
- 31 Stamps R H. Effects of shade level and fertilizer rate on yield and vase life of *Aspidistra elatior* 'Variegata' leaves. *Journal of Environmental Horticulture*, 1995, 13 (3): 137~139
- 32 Graham T L. Flavonoid and flavonol glycoside metabolism in *A rabidopsis*. *Plant Physiol Biochem*, 1998, 36: 135~144
- 33 Oren S M, Levi N A. Temperature effect on the leaf pigmentation of *Cotinus coggygri* 'Royal Purple'. *Journal of Horticulture Science*, 1997, 72: 425~432
- 34 Deal D L. Leaf color retention, dark respiration, and growth of red-leaved Japanese maples under high night temperature. *Journal of the America Society for Horticultural Science*, 1990, 115 (1): 135~140
- 35 崔海瑞, 夏英武, 高明尉. 温度对水稻突变体W1叶色及叶绿素生物合成的影响. *核农学报*, 2001, 15 (5): 269~273
Cui H R, Xia Y W, Gao M W. Effects of temperature on leaf color and chlorophyll biosynthesis of rice mutant W1. *Acta Agriculturae Nucleatae Sinica*, 2001, 15 (5): 269~273 (in Chinese)
- 36 文祥凤, 赖家业, 和太平. 温度与光照对黄素梅、黄金榕叶色变化的影响. *广西农业生物科学*, 2003, 22 (1): 32~34
Wen X F, Lai J Y, He T P. The effect of temperature and illumination on the color variation of *Duranta repens* cv. Golden Leaves and *Ficus microcarpa* cv. Golden Leaves. *Journal of Guangxi Agric. and Biol. Science*, 2003, 22 (1): 32~34 (in Chinese)
- 37 舒庆尧, 刘贵付, 夏英武. 温敏型水稻叶色突变体的研究. *核农学报*, 1996, 10 (1): 6~10
Shu Q Y, Liu G F, Xia Y W. Utilization of greenable albino mutation lines of thermosensitive genic male sterile rice (*Oryza sativa* L. ssp. *indica*). *Acta Agriculturae Nucleatae Sinica*, 1996, 10 (1): 6~10 (in Chinese)
- 38 张佐双, 胡冬燕. 北京地区彩叶园林植物的引种与繁殖的研究. *北京园林*, 1997, (2): 5~10
Zhang Z S, Hu D Y. Introducing and breeding of colored-leaf gardening plants in Beijing region. *Beijing Garden*, 1997, (2): 5~10 (in Chinese)
- 39 袁 涛, 苏雪痕. 彩叶木本花卉金叶莸的引种与栽培. *园艺学报*, 2004, 31 (1): 112~114
Yuan T, Su X H. *Caryopteris × clandonensis* 'Worcester Gold' and its domestication, culture. *Acta Horticulturae Sinica*, 2004, 31 (1): 112~114 (in Chinese)
- 40 Shewry H W, Farrant J M. Protection mechanisms against excess light in the resurrection plants *Craterostigma wilmsii* and *Xerophyta viscosa*. *Plant Growth Reg*, 1998, 24: 203~210
- 41 孙明霞, 王宝增, 范 海, 赵可夫. 叶片中的花色素苷及其对植物适应环境的意义. *植物生理学通讯*, 2003, 39 (6): 688~694
Sun M X, Wang B Z, Fan H, Zhao K F. Anthocyanins of leaves and their environmental significance in plant stress responses. *Plant Physiology Communications*, 2003, 39 (6): 688~694 (in Chinese)
- 42 Whipker B E, Dasaju S, Dosmann M S. Fertilizer rate effects on growth of variegated and green-leaved double *Impatiens*. *North Carolina Flower Growers' Bulletin*, 1998, 43 (5): 15~18
- 43 郭衍银, 徐 坤, 王秀峰, 朱艳红. 矿质营养与植物病害机理研究进展. *甘肃农业大学学报*, 2003, 38 (4): 385~393
Guo Y Y, Xu K, Wang X F, Zhu Y H. Research progress on the mechanism of plant disease related to mineral nutrition. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2003, 38 (4): 385~393 (in Chinese)
- 44 Neta S I, Shoseyov O, Weiss D. Sugars enhance the expression of gibberellin induced chalcone synthase gene expression in *Petunia coronaria*

- Physiologia Plantarum, 2000, 109: 196 ~ 202
- 45 吴殿星, 舒庆尧, 夏英武, 刘贵付. ^{60}Co -射线诱发水稻温度调控叶色白化突变基因表达突变系. 中国农业科学, 1997, 30 (3): 95
- Wu D X, Shu Q Y, Xia Y W, Liu G F. ^{60}Co gamma-ray induced temperature-regulatory leaf color albino mutated gene expression mutant line in rice (*Oryza sativa L.*). *Scientia Agricultura Sinica*, 1997, 30 (3): 95 (in Chinese)
- 46 董遵, 刘敬阳, 马红梅, 许才康, 孙华, 张建栋. 甘蓝型油菜黄化(苗)突变体的叶绿素含量及超微结构. 中国油料作物学报, 2000, 22 (3): 27 ~ 34
- Dong Z, Liu J Y, Ma H H, Xu C K, Sun H, Zhang J D. Chlorophyll contents and chloroplast ultrastructure of chlorophyll deficient mutant in *B. napus*. *Chinese Journal of Oilcrop Sciences*, 2000, 22 (3): 27 ~ 34 (in Chinese)
- 47 傅瑞树, 卢健. 苏铁白化苗叶片细胞的超微结构. 亚热带植物通讯, 1997, 26 (1): 29 ~ 31
- Fu R S, Lu J. The ultrastructure of leaf cells in albino seedlings of *cycas revolute*. *Subtropical Plant Communications*, 1997, 26 (1): 29 ~ 31 (in Chinese)
- 48 唐前瑞. 红木和木叶绿体超微结构的比较. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2003, 29 (1): 41 ~ 42
- Tang Q R. Study on the chloroplast ultrastructure of *Loropetalum chinensis* var. *nubnonyien* and *L. Chinensis*. *Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences)*, 2003, 29 (1): 41 ~ 42 (in Chinese)
- 49 赵琦, 唐崇钦, 匡廷云. 玉米突变体(zb/zb)叶绿体光合特性. 植物学报, 1997, 39 (11): 102 ~ 108
- Zhao Q, Tang C Q, Kuang T Y. Photosynthetic characteristics of an albino mutant (zb/zb) in maize. *Acta Botanica Sinica*, 1997, 39 (11): 102 ~ 108 (in Chinese)
- 50 杨胜洪, 杜林方, 赵云, 张义正. 抽薹期叶绿素缺乏油菜突变体类囊体膜的研究. 云南植物研究, 2001, 23 (1): 97 ~ 104
- Yang S H, Du L F, Zhao Y, Zhang Y Z. Study on the thylakoid membranes from a chlorophyll-deficient oilseed rape mutant at the bolting stage. *Acta Botanica Yunnanica*, 2001, 23 (1): 97 ~ 104 (in Chinese)
- 51 郭士伟, 张云华, 金永庆, 师素云, 谭秀云, 刘蔼民. 小白菜(*B. rapa chinensis* L.)黄苗突变体的叶绿素荧光特性. 作物学报, 2003, 29 (6): 958 ~ 960
- Guo S W, Zhang Y H, Jin Y Q, Shi S Y, Tan X Y, Liu A M. Characterization of chlorophyll fluorescence in a mutant of *B. rapa chinensis* L. with Xaxtha seedling leaves. *Acta Agronomica Sinica*, 2003, 29 (6): 958 ~ 960 (in Chinese)
- 52 Havaux M, Tardy F. The instability and photostability of photosystem II in leaves of the Chlorina-F2 barley mutant deficient in light-harvesting chlorophyll a/b protein complexes. *Plant Physiol.*, 1997, 113: 913 ~ 923
- 53 汤泽生, 何亦昆. 南黄大麦光合性状的研究. 西南农业学报, 1990, 3 (4): 38 ~ 41
- Tang Z S, He Y K. Photosynthetic properties of Nan-Xanthochroid Barley. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 1990, 3 (4): 38 ~ 41 (in Chinese)
- 54 Reinbothe S, Reinbothe C. Regulation of chlorophyll biosynthesis in angiosperms. *Plant Physiol.*, 1996, 111: 1 ~ 17
- 55 Funayama S, Hikosaka K, Yahara T. Effects of virus infection and growth irradiance on fitness components and photosynthetic properties of *Eupatorium makinoi* (Compositae). *American Journal of Botany*, 1997, 84 (6): 823 ~ 829
- 56 Raveh E, Wang N, Nobel P S. Gas exchange and metabolite fluctuations in green and yellow bands of variegated leaves of the monocotyledonous CAM species *Agave americana*. *Physiologia Plantarum*, 1998, 103 (1): 99 ~ 106
- 57 Suzuki E, Ohnishi J, Kashiwagi M. Comparison of photosynthetic and photorespiratory enzyme activities between green leaves and colorless parts of variegated leaves of a C₄ plant, *Stenotaphrum secundatum* (Walt.) Kuntze. *Plant & Cell Physiology*, 1986, 27 (6): 1117 ~ 1125
- 58 郭蔼光, 王振镒, 王保莉, 汪沛红. 小麦返白系返白阶段叶片蛋白质变化与叶绿素含量的关系. 植物生理学报, 1996, 22 (2): 130 ~ 136
- Guo A G, Wang Z Y, Wang B L, Wang P H. Relationship between the change of protein and the content of chlorophyll in the leaves of albescent line of wheat during the time when the plants were turning albescent. *Acta Phytophysiologica Sinica*, 1996, 22 (2): 130 ~ 136 (in Chinese)
- 59 翁晓燕, 蒋德安, 陆庆. 水稻转绿型白化突变系W25转绿过程中Rubisco、Rubisco活化酶活性与光合速率的变化. 植物生理学报, 2000, 26 (3): 213 ~ 218
- Weng X Y, Jiang D A, Lu Q. Changes in Rubisco activity, rubisco activase activity and photosynthetic rate in greenable albino mutation line of rice during greening. *Acta Phytophysiologica Sinica*, 2000, 26 (3): 213 ~ 218 (in Chinese)
- 60 刘桂林, 梁海永, 刘兴菊. 国槐光合特性研究. 河北农业大学学报, 2003, 26 (4): 68 ~ 70 (in Chinese)
- Liu G L, Liang H Y, Liu X J. Study on photosynthesis characteristic of *Sophora japonica* L. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 2003, 26 (4): 68 ~ 70 (in Chinese)
- 61 Weisburg L A, Wimmers L E, Turgeon R. Photoassimilate-transport characteristics of nonchlorophyllous and green tissue in variegated leaves of *Coleus blumei* Benth. *Planta*, 1988, 175 (1): 1 ~ 8
- 62 Downton W J S, Grant W J R. Photosynthetic and growth responses of variegated ornamental species to elevated CO₂. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1994, 21 (3): 273 ~ 279
- 63 姚砚武, 周连第, 李淑英, 常力. 美国红栌光合作用季节性变化的研究. 北京农业科学, 2000, 18 (5): 32 ~ 34
- Yao Y W, Zhou L D, Li S Y, Chang L. Study on photosynthesis seasonal fluctuation of *Cotinus coggygria* 'Royal Purple'. *Beijing Agricultural Sciences*, 2000, 18 (5): 32 ~ 34 (in Chinese)