

热带雨林低光植物结构色产生机制及生物学功能研究进展

王 卅, 李玉花, 张 旻*

(东北林业大学生命科学学院, 哈尔滨 150040)

摘 要: 生长在热带雨林低光环境中的林木植被部分叶片表面呈现蓝晕色表型。这种蓝晕色表型由叶片表皮附近多种相同或相异的微结构所引起。各种微结构是植被适应低光生长环境而长期进化的产物。它通过改变植物组织内部反射光的物理特性, 在增强光合活性光吸收的同时产生蓝晕色或其它周期性变化的复合色, 从而形成植物结构色表型。结构色的存在在植物生长发育过程中起到关键作用。本文综述了植物结构色产生的机制以及生物学功能。

关键词: 低光环境; 蓝晕色; 结构色; 微结构; 生理功能; 应用性

中图分类号: S 68

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2012) 11-2291-10

Research Progress on Structural Color Mechanisms and Biological Functions of Low-light Plants in Tropical Rainforest

WANG Sa, LI Yu-hua, and ZHANG Yang*

(College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China)

Abstract: Many tropical rainforest plants under the low light exhibit a conspicuous blue iridescence on their leaves. The blue iridescence phenotype stems from the various same or different microstructures located in leaf epidermis. All kinds of microstructures are the products of adapting to low-light environment for growth and long-term evolution. The microstructures change the physical characteristics of the reflected light within plant tissue. They enhance light capture of photosynthetically important wavelengths and produce blue iridescence or composite color with periodic variation. The structural color also plays a key role in plant development. This review elaborates the formation mechanisms and biological functions of the structural color in plants.

Key words: low light environment; iridescent blue colour; structural colour; microstructure; physiological function; utility

植物的不同色彩受到不同地域自然条件的影响, 同时也取决于其自身的结构特性。生长在低纬度热带雨林生态系统中的一些陆生植物叶片在特定观察视角下会呈现一种蓝晕色(iridescent blue

收稿日期: 2012-06-05; **修回日期:** 2012-08-13

基金项目: 国家自然科学基金青年基金项目(31000318); 中国博士后科学基金面上项目(20090450945); 中国博士后特别资助项目(201104405); 东北林业大学研究生论文资助项目(ST1P10); 中央高校基本科研业务费专项资金项目(DL09AB13); 东北林业大学青年科研基金项目(07033)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: summerzhang@126.com; Tel: 0451-82191783)

colour) 的表型 (图 1), 通过与同物种绿色叶片对比进行色素含量测定和光谱反射试验后, 关于植物结构影响其颜色表型的假设得到了初步证实 (Lee & Lowry, 1975; Lee, 1991)。

有关晕色的研究在蝴蝶 (*Papilio palinurus* butterfly 和 *Ancyluris meliboeus* Fabricius butterfly)、甲虫类 (*Pachyrhynchus argus*) 及鸟类等动物中已有大量报道, 诸多试验结论阐明了动物表皮产生的晕色表型由生物体组织结构改变反射光特性所引起 (Vukusic et al., 2000, 2001; Vukusic & Sambles, 2003); 然而, 尽管在低纬度热带雨林的陆生植物中存在明显的晕色现象, 但关于产生此种晕色的植物解剖结构研究还较为少见。

关于植物叶片晕色结构色的研究报道可追溯到 Stahl (Lee & Lowry, 1975) 对于藤卷柏 (*Selaginella willdenovii*) 的叶片表皮细胞中存在反射颗粒的观察。尽管后期的部分研究结果反驳了 Stahl 的观点, 但他对于植物结构可以影响其外观色泽的研究思路, 为后续研究指明了方向。

目前, 人们对于改良观赏植物颜色的研究主要集中在调节花色素合成等方向, 培育植物花色新品种的手段主要依赖于优化植物色素合成途径等方法。植物结构色的深入探索将为植物颜色特别是花色的改造提供新的契机, 通过改变植物组织微结构来改良植物色素色, 产生新的植物结构色将是花色育种的一个新方向。

本文中通过阐述热带雨林中的不同物种底层林木的晕色叶片及相同物种同一株系的晕色与非晕色叶片间解剖学构造的差别来初步探讨植物结构色产生的原因及其进化优势。同时, 鉴于植物结构色产生多彩颜色的优越性及现阶段关于植物色研究较少的现状, 希望通过此文的探讨能有更多研究者关注植物结构色研究领域, 深入探索结构色成因和其应用性, 创造更加丰富多彩的花色世界。

1 热带雨林植被产生晕色的解剖学结构特征

在热带雨林底层的林木植被中存在多种可产生蓝晕色叶片的物种, 如卷柏属 (*Selaginella*) 中的藤卷柏 (*S. willdenovii*) 和翠云草 (*S. uncinata*), 位于马来西亚热带雨林中的 4 种底层树种——绒毛双盖蕨 (*Diplazium tomentosum*)、亮叶陵齿蕨 (*Lindsaea lucida*)、孔雀秋海棠 (*Begonia pavonina*) 和圆叶锦香草 (*Phyllagathis rotundifolia*), 分布于新热带区的两种蕨类——单蕨属典型种 (*Danaea nodosa*) 和假脉骨碎补 (*Trichomanes elegans*), 以及生长于亚洲热带和澳大利亚的圆果杜英 (*Elaeocarpus angustifolius*) 等。

不同物种所产生的蓝晕色表型近似, 但是产生晕色的叶片解剖学构造却相互各异, 需要逐一去探讨; 同时, 植物产生晕色的生物学意义也值得去思考探索。

1.1 薄膜干涉滤器产生蓝晕结构色

1665 年 Hooke 在 *Micrographia* 一书中对孔雀 (peacock) 羽毛的结构色进行了科学描述 (Kinoshita & Yoshioka, 2005); 而 Stahl 对藤卷柏叶片表皮细胞中存在反射颗粒的报道 (Lee & Lowry, 1975) 是人们首次开展对植物结构色的研究。蓝晕结构色在卷柏属 (*Selaginella*) 植物中最为多见, 但 Lee 和 Lowry (1975) 通过显微镜对其观察, 并没有找到能够反射蓝光的基粒, 并且当叶片浸入水中后颜色即消失, 由此断定蓝晕色的存在是一种发生在叶片表面的光学现象, 而不是植物组织内部结构发光的结果。Héban 和 Lee (1984) 对生长在热带雨林中的卷柏属中的两个极端喜阴物种藤卷柏和翠云草进行观察, 蓝晕色多出现在两物种的下层阴暗叶片表面, 而较长时间暴露在阳光下的叶片依然呈现绿色; 将蓝晕色叶片长时间置于阳光直射下或当叶片逐渐衰老时, 蓝晕色又逐渐变为绿色, 但反之则不会由绿色变为蓝晕色。由此可知, 晕色的产生是植物体在低光环境下长期适应而形成的一种特化效应, 短时间内叶片无法由绿色向蓝晕色转变诠释了产生蓝晕色的叶片微结构是植物长期

进化的结果。利用透射电子显微镜(TEM)观察藤卷柏和翠云草蓝晕色叶片横切面的组织构造(Héban & Lee, 1984), 在叶片上层表皮的外侧细胞壁内存在两层薄膜结构, 而在底层表皮的外侧细胞壁和绿色叶片细胞壁内均不含此种薄膜结构。作者在研究过程中也拍摄到了具蓝晕色的翠云草叶片(图1), 并对叶片表皮进行了电子显微镜(TEM)观察(图2)。

通过借鉴动物表皮晕色的研究报道, 初步将散射和薄膜干涉两种物理光学现象作为叶片蓝晕色产生的原因; 然而当入射白光在一定入射角范围内照射时, 反射的蓝光并没有色散产生, 而叶片表面也不存在发挥光栅作用的组织结构, 所以认定卷柏属蓝晕色叶片的光学特征是由于叶片上层表皮的外侧细胞壁内两层薄膜结构引发光的薄膜干涉所致, 并将此种微结构称为薄膜干涉滤器(Lee & Lowry, 1975)。



图1 翠云草的蓝晕色叶片表型

Fig. 1 Iridescent blue leaves of *Selaginella uncinata*

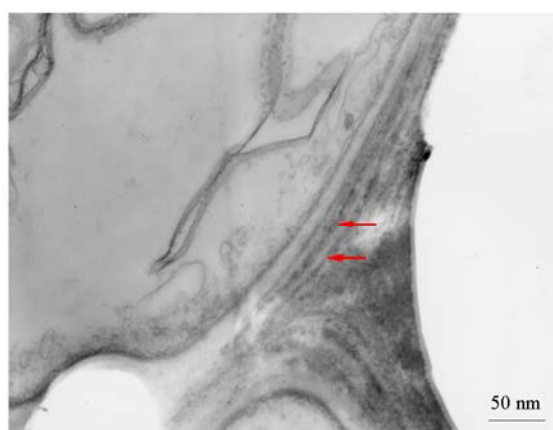


图2 翠云草蓝晕色叶片近轴面表皮横切面的电子显微镜照片

红色箭头标示两个薄膜结构片层。

Fig. 2 Electron micrograph of transverse section through cell wall in adaxial epidermis of *Selaginella uncinata*

The two lamellar layer are indicated by arrows.

不同的研究者对藤卷柏(Lee & Lowry, 1975)和翠云草(Héban & Lee, 1984)的蓝晕色叶片中的薄膜厚度分别进行计算, 分别为 80 nm 和 71 nm, 并发现两物种的反射光谱分别在 405 nm 和

410 nm 波长处出现峰值, 这个波长位置即为蓝光的光谱范围。综合蓝晕色叶片的生长环境及植物生理需求, 光照差异所带来的植物表面反射光的变化将与植物光能合成作用产生必然联系。处于阴暗环境的植物由于光照不足, 为保证充足的光能合成量, 植物叶片需通过改变自身组织结构和生理特性来提高光能合成效率, 蓝晕色即可能作为一种副产物伴随有效光吸收量的增加而产生; 此外, 它也可作为某一植物特性的选择优势而放大植物体结构变化所引起的积极作用。发生在藤卷柏叶片表面的光干涉作用即涉及增加蓝光(光合作用低活性光)反射的相长干涉(constructive interference)和光合作用高活性光反射的相消干涉(destructive interference)。叶片蓝晕色的强弱还与光照环境中红光与远红光(R/FR)的能量比率相关。比较翠云草物种在不同 R/FR 比率光环境中叶片的形态变化, 只有在 R/FR 比率为 0.35 时可产生强的蓝晕色表型(Thomas et al., 2010)。然而由于长期低光诱导产生的薄膜结构, 使得弱的蓝晕色叶片(R/FR = 1.5)在 R/FR 比率适当改变后可向强的蓝晕色表型(R/FR = 0.35)转变。由此反映出了远红光辐射在叶片蓝晕色表型形成中的作用, 同时说明了光敏色素对植物形态发育的控制作用。

Thomas 等(2010)在对藤卷柏叶片蓝晕色表型的研究中提出了 4 层薄膜结构模型, 即由两层明亮的电子透明带和两层黑暗的电子不透明带组成。而其与上述提到的两层薄膜结构的区别在于明亮电子透明带之间的间隙部分作为电子不透明带对待。此种模型更全面地考虑了所有可引起反射光干涉而产生蓝晕色表型的结构组件。当入射光的入射角从很小角度逐渐增大时, 反射光吸收峰的波长逐渐降低, 由此可产生颜色深浅不一的蓝晕色表型。这是由于叶片表皮细胞并不是平面结构, 而是呈现略有凸起的弧顶状, 当入射角度很小时入射光近似于照射在水平表面上, 短波长光随着入射角增大而增加反射作用。但是当入射角度很大时入射光会部分照射在细胞边缘, 致使反射光为顶部反射光和细胞边缘散射光的叠加, 从而使反射光波长变大, 产生“红移”现象(Thomas et al., 2010)。同时, 每层薄膜结构的折射率差异也会影响蓝晕色的颜色变化。最外层电子透明带的折射率往往最大, 而内层薄膜结构由于其水合度的逐渐增高, 折射率逐渐降低, 不同层反射光的相位差异促使了不同波长干涉光的产生。采用不同折射率(n_1 和 n_2)的多层膜结构模拟分析介质间的折射率差异对反射的干涉光波长的影响(Thomas et al., 2010), 膜结构间折射率相差越大, 干涉光峰值越向短波长方向移动。由此可见, 蓝晕色在低光环境中生长的植物表面稳定存在与植物组织稳定的水合度所致的折射率差异密切相关。

植物叶片薄膜滤器的形成及其产生的蓝晕色表型参与植物对光信号应答的调控作用, 叶片的蓝晕色可向普通绿色表型转变体现了前者的产生对特殊光环境的依赖性(Héban & Lee, 1984); 不同红光和远红光比例的光环境对蓝晕色形成产生的影响提示了蓝晕色与可见光谱中其它波长光的相关性及光敏色素在植物叶片颜色、结构和功能发育中的调控作用(Lee et al., 2000); 而不同物种植物反射吸收峰的细微差异及不同入射光角度对蓝晕色反射光的波长等物理性质的改变诠释了叶片的蓝晕色在一定的蓝光波长范围内的动态变化及其物种特异性(Thomas et al., 2010)。

1.2 螺旋面细胞壁内多层薄膜结构

生长在马来西亚雨林下层的蕨类植物叶片通常表现为蓝晕色的表型, 这种蓝晕色同样源于叶片组织反射光的相长干涉作用。绒毛双盖蕨和亮叶陵齿蕨均具有蓝晕色叶片, 并含有相仿的产生蓝晕色的组织微结构(Gould & Lee, 1996)。绒毛双盖蕨叶片的近轴面表皮的最外层细胞壁呈现螺旋面状, 使用透射电子显微镜(TEM)观察细胞壁的横断面, 在蓝晕色叶片中发现了由 20 ~ 23 个弧状巢分隔开的多个薄膜结构; 而在绿色叶片中薄膜结构只与 6 ~ 7 个弧状巢相间隔开。各自叶片薄膜间的距离大致恒定, 但蓝晕色叶片间的薄膜间距明显小于绿色叶片。数量多而间距小的薄膜结构增加了反射光发生干涉的几率, 在叶片表面反射光测定中峰值位于蓝光波长范围内, 由此说明了薄膜

数量和结构的不同决定了蓝晕色和绿色叶片间表面反射光性质的差异。在弧状巢中可观察到存在大量电子致密粒子, 它们无规则地随机分布可能并不对蓝晕色的产生起作用, 但可作为将弧状巢和薄膜结构分别称为电子不透明层和电子半透明层的依据。它们连续交替的排列在叶片近轴表皮最外层螺状面细胞壁内, 作为蓝晕色产生的微结构基础。

同为蕨类植物的亮叶陵齿蕨在其叶片近轴面和远轴面的最外层细胞壁均为螺旋状, 总共包含 17 个弧状巢结构, 这些电子不透明和透明层微结构促使叶片表面发生反射光的相长干涉, 干涉光的波长位于蓝绿色的光谱重叠区 (Gould & Lee, 1996)。与绒毛双盖蕨叶片相比, 它们产生晕色的微小差异仅仅源于产生晕色的微结构的薄膜反射带数量及相邻电子半透明带间距离的不同。而同物种的蓝晕色叶片与绿色叶片的颜色区别同样源于这种微结构差异的增大。

蕨类植物单蕨属典型种同样具有螺旋状表面的细胞壁, 但与上述两者不同的是, 单蕨属典型种叶片产生蓝晕色相长干涉的电子半透明与不透明带位于叶片近轴表皮细胞的远轴侧的细胞壁内, 每层薄膜结构具有约 83 nm 的厚度 (Graham et al., 1993)。蓝晕色叶片的反射光检测在 480 nm 处出现峰值, 而绿色叶片却缺乏此吸收峰, 但这两种叶片细胞内均存在含有高度折叠基粒附着的叶绿体。由于蓝晕色叶片浸入水中后晕色并不消失 (Graham et al., 1993), 所以认为该种微结构产生的反射光的相长干涉在表皮细胞内部就已经发生。但由于对比蓝晕色叶片与绿色叶片反射光谱的高活性光区, 并没有显著差异的吸收峰出现, 所以可能薄膜结构并没有直接通过增强长波吸收来改善植物在低光环境的光合作用效率, 蓝晕色表型的选择优势也没有明显体现, 但因其存在的广泛性, 不能忽视其对于植物生长发育所起到的未知作用, 这还需要进一步研究探索。

蕨类植物在热带低光的生存环境决定了其部分叶片蓝晕色表型的普遍性, 但这种蓝晕色可由不同的植物组织微结构所引起。螺状面细胞壁内的多重电子不透明与半透明带的交替排列构成了产生反射光相长干涉的微结构。致密水平的纤维素原纤维与垂直弯曲的纤维素原纤维相互交织形成了细胞壁的螺状面。而参与反射光相长干涉的纤维素层所起的作用可能要得益于不同纤维素层间所呈现的位置角度 (Graham et al., 1993)。这种角度的存在有效地轻微改变不同反射层的折射率, 从而提供了反射光发生干涉的条件。螺状面细胞壁所具有的胆甾晶体的特性同样诠释了其独特的反射特性 (Neville & Careney, 1969)。螺状面细胞壁产生蓝晕色的功能也具有物种特异性, 在某些陆生植物叶片表面并不发生相长干涉, 这同样与植物的生存环境相关, 但对于包括上面所述的部分蓝晕色表型物种来讲, 螺状面细胞壁的作用是不可或缺的 (Neville & Lery, 1985)。

1.3 晕色体结构

马来西亚雨林下层林木中的圆叶锦香草和孔雀秋海棠分别属于野牡丹属和海棠属植被, 其产生蓝晕色表型的微结构不同于上述物种 (Gould & Lee, 1996)。圆叶锦香草叶片的蓝晕色斑点来源于表皮层细胞, 这与其它已知物种相仿, 但通过透射电子显微镜 (TEM) 观察其叶片横断面, 发现叶片近轴面表皮细胞的下层平周壁毗邻处存在一种特化的质体, 称之为晕色体 (iridoplasts)。这种晕色体在横断面下观察呈现雪茄形, 包含质体小球及 16 条交替排列的电子不透明和半透明带, 这些薄膜结构的长度与特化的质体保持一致。每个电子不透明带由 3 个类囊体的堆叠组成, 毗邻的堆叠结构轻微的重合, 将电子不透明带连接起来形成整体。平行表皮切面观察到的晕色体呈椭圆形, 在圆叶锦香草的绿色叶片中同样存在, 但其电子不透明带的厚度明显薄于蓝晕色叶片, 这与含有螺状面细胞壁的植物蓝晕色叶片相邻薄膜结构间距离小于绿色叶片的微结构差别恰好相反。由此反映了植物不同微结构和光作用原理产生了同种表型特征。

孔雀秋海棠叶片的蓝晕色光特性与圆叶锦香草相比, 其电子半透明带明显更为狭窄 (Gould & Lee, 1996)。利用反射光光路的不同将入射光在晕色体结构中的反射情况分类: (1) 在每一层电子

不透明带的上、下表面反射；(2) 在每一个电子半透明带的上、下表面反射；(3) 仅在不透明带或透明带的上表面反射 (Gould & Lee, 1996)。应用已知公式 (Neville & Careney, 1969) 计算反射光波长并与实际测定值进行比较, 最接近的反射模式是一部分反射光来源于顶层电子不透明带的上表面, 另一部分反射光源于次级不透明带的顶部, 不同反射面产生具有相位差异的反射光, 随即发生相长干涉, 出现蓝晕色表型; 而发生相消干涉的反射光则作为透射光改变植物组织内部光环境并被植物体二次利用 (Gould & Lee, 1996)。但试验中并未找到与圆叶锦香草叶片微结构反射光波长相匹配的模型系统 (Gould & Lee, 1996), 可见组织结构的微小差异即可能改变植物的组织特性。

圆果杜英是源于亚热带和澳大利亚杜英属 (*Elaeocarpus*) 中的一个物种, 其果实具有明亮的蓝晕色表型 (Lee, 1991)。由于在蓝晕色果皮内未提取到相关色素, 所以果皮的内部组织结构成了蓝晕色存在的主要因素。透射电子显微镜 (TEM) 观察结果显示圆果杜英果皮近轴表皮的上层细胞壁下端明显的薄膜结构, 即晕色体结构, 包含一个大致平行排列的多层电子半透明带网络。利用薄膜干涉公式 (Jenkins & White, 1957) 计算了每层带的厚度为 76 ~ 81 nm, 相邻半透明带间有约 39 nm 的间隙, 平行表皮切面显示晕色体网络呈直线排列。借鉴对闪蝶属 (*Morpho*) 翅膀结构色的研究 (Kinoshita et al., 2002), 圆果杜英果皮晕色体应由一个三维晶格结构组成, 这种结构增强颜色的产生, 所以蓝晕色显得格外明亮 (Lee, 1991)。由于在未成熟果实的表面未观察到蓝晕色表型, 所以晕色体结构只特异地存在于成熟果实表皮中。晕色体位于细胞质膜和近轴壁之间, 推测其可能由细胞质分泌, 且紧靠细胞质的层结构压缩更加致密, 电子密度更大, 这为颜色强度的增加提供可能 (Lee, 1991)。与螺旋状细胞壁膜结构类似, 组织化学染色确定了晕色体主要由多糖结构组成, 多层原纤维的线性排列是反射光相长干涉的成因 (Jensen, 1962)。

1.4 叶绿体基粒类囊体结构

如前所述, 生长在热带低光环境中的植物叶绿体通常呈现高度折叠状态, 多层类囊体结构增大植物感光面积, 从而适应低光的环境要求。一些植物特化的叶绿体在进行光合作用的同时还参与了反射光干涉作用的形成。Graham 等 (1993) 在蕨类植物假脉骨碎补中观察到了可产生蓝/绿晕色干涉光的特化叶绿体结构。假脉骨碎补叶片的反射光谱在 550 nm 处出现吸收峰, 对应于蓝/绿晕色的光谱区域。观察其叶片的解剖学结构, 狭长的叶绿体毗邻于近轴表皮的上层细胞壁; 而在显微镜下观察入射光照射后的叶片表面, 在近轴细胞壁下的表皮细胞内产生无数的蓝/绿色斑点; 透射电子显微镜 (TEM) 下更是可以清晰地看到明显的叶绿体微结构。综合晕色出现的样式和叶绿体存在的位置和微结构, 反射光的相长干涉正是源于这些特化的叶绿体质体的作用。

在假脉骨碎补叶片的横断面中观察, 位于近轴面的叶绿体被平行排列的致密的基粒类囊体堆叠所填满, 每个类囊体一般包含有 5 个紧密贴靠的单层基粒类囊体膜, 相邻的薄层类囊体微小空隙间是电子半透明间质 (Graham et al., 1993)。基粒类囊体的厚度与发生薄膜干涉的薄膜结构相仿, 而电子半透明间质的折射率又小于类囊体层, 从而使反射光产生相位变化, 为相长干涉创造了条件。在叶片远轴表皮细胞中同样含有类囊体高度折叠的类囊体结构, 但由于低光环境更加极端, 致使类囊体折叠厚度增加, 虽然加大了光合作用面积, 但很可能超过了发生薄膜干涉的膜厚度范围, 所以在叶片的远轴面并未发现蓝/绿晕色表型。而这种更厚的叶绿体类囊体堆叠在单蕨属典型种叶片的近、远轴表皮细胞及叶肉细胞内均被观察到 (Graham et al., 1993; Thomas et al., 2010), 但由于其叶片近轴表皮含有螺旋状细胞壁, 所以蓝晕色的表型依然存在。不同物种含有的相同质体却有着各异的功能, 当自然环境改变质体原有特性时, 植物体通过自身调节弥补缺失的功能。

2 蓝晕色表型在植物生长发育中的作用

蓝晕色着色在热带雨林低光环境下的形成是植物长期适应自然环境的表现, 所以它的存在应该具有某种选择优势。

至今, 不同研究者对其功能的研究结果还存在分歧。Lee 和 Lowry (1975) 的推测观点倾向于低光环境下产生蓝晕色的薄膜干涉滤器增强了植物光合作用的高活性光的渗透而被叶绿体充分利用。然而, Thomas 等 (2010) 经过试验得出结论, 尽管蓝晕色叶片的反射光谱在红色光区并没有获得比绿色叶片更高的吸收峰, 红光和蓝紫光同为植物光合作用的生理有效光, 植物叶片在减少蓝光的吸收的同时增强红光渗透却并没有大量提高总体的光合作用效率。但 Lee 等 (1979) 的试验发现孔雀秋海棠蓝晕色叶片接收入射光覆盖的速度明显快于非晕色叶片; 而这种现象在绒毛双盖蕨叶片中却并不明显。由此可推测蓝晕结构色在不同物种植物中的功能具有特异性。

此外, 多数昆虫的复眼对蓝晕色的反射并不敏感, 这使叶片提高了对有害昆虫的自我防卫能力; 而昆虫在多角度观察蓝晕色叶片产生的可变色时改变了特定物种的视觉稳定性, 这种颜色交替的变更致使移动中的昆虫产生混淆, 从而避免了被觅食的命运 (Sherratt et al., 2005; Stevens & Merilaita, 2009)。杜英属 (*Elaeocarpus*) 中的圆果杜英果实表皮明亮的蓝晕色 (Lee, 1991), 对以果肉为食的鸟类具有明显的吸引作用。

蓝晕色叶片多在热带雨林的底层低光环境中出现, 极端的生长环境使叶片对光照更加敏感, 产生蓝晕色的相长干涉有助于叶片抵抗高光刺激, 并改变植物细胞内光的微环境, 避免光热灼烧和光抑制现象对植物叶片的伤害 (Hughes et al., 2008; Lee et al., 2008)。

在高山火绒草 (*Leontopodium nivale*) 花瓣周围排列的托叶绒毛内的三维光子结构通过散射作用吸收大量紫外 (UV) 光 (Glover & Whitney, 2010), 保护内部花瓣免受高强度 UV 刺激, 同时也保证了花瓣内色素含量的稳定性和花色的恒定, 为授粉者提供持续的作业目标 (Whitney et al., 2009a), 也为自身授粉创造和谐的繁衍条件。

芙蓉属的野西瓜苗 (*Hibiscus trionum*) 花瓣表皮的纹路作为衍射光栅在白色的花瓣基部产生红晕色斑块 (Whitney et al., 2009b), 而斑块区与非斑块区的花瓣表皮结构的差异就是是否存在多条纹路排列, 这些更加明亮的红晕色斑块可为授粉者提供良好的选择判断依据。

叶片的晕色作为一种从硅藻类 (Gordon et al., 2009) 到海藻类再到被子植物的长期进化和驯化过程中形成的低光环境适应特征 (Graham et al., 1993), 在诸多生长在阴暗条件下的植物中出现, 必将对植物的发育过程产生积极的促进作用; 尽管薄膜干涉滤器为植物生长带来的最直接益处还有待研究, 但其存在的普遍性和现阶段推测的功能已经初步诠释了其为植物在如热带雨林底部等极端环境中生存繁衍所做出的巨大贡献。

3 动物与植物中的结构色异同特性

植物结构色的相关研究最早是通过参照动物表皮结构色的观察来展开的。蝴蝶翅膀的表面颜色是早期人们对于结构色进行探索的研究对象。Vukusic 等 (2000) 对呈现亮绿色表型的一种印度尼西亚雄性蝴蝶 *Papilio palinurus* 的翅膀表皮进行扫描电子显微镜 (SEM) 观察, 其翅膀表面包含多层的直径约 $4 \sim 6 \mu\text{m}$ 、 $0.5 \sim 3 \mu\text{m}$ 深的规则二维凹面结构。随后 Vukusic 等 (2001) 又在对含有亮晕色翅膀的 *A. meliboeus* 蝴蝶表皮微结构观察中找到了与植物中多层薄膜结构类似的由空气层相隔的表皮内多层结构, 它对反射光的影响与植物叶片组织中如叶绿体反射和细胞壁下薄膜干涉滤器等微结构的共同作用异曲同工。在甲虫类象鼻虫背部外壳上可观察到金属着色 (Parker et al., 2003; Seago

et al., 2009), 这源于与材料结构学中的一种蛋白石的光子晶体结构相仿的微结构。此种微结构与高山火绒草 (*Leontopodium nivale*) 中覆盖花瓣托叶的狭长毛状物内部的微结构 (Glover & Whitney, 2010) 相似, 具有汇聚光线的作用。

动物与植物间存在的微结构的差异带来了功能上的变化。与植物中结构色可提高叶片光合作用效率, 保护叶片花瓣免受光灼伤和光抑制, 为鸟类等捕食者或昆虫类等授粉者提供选择目标等功能相比, 动物中结构色的作用既有相同之处又具有其自身特异性 (Doucet & Meadows, 2009)。动物表皮的结构色可以帮助被捕食对象成功逃脱被食的命运, 可作为动物间信息交换的工具, 可帮助动物在种间进行相互辨认或寻找合适的配偶以及作为反应动物身体状况的指标。飞蛾和蝴蝶的眼睛具有多孔和纳米结构组成的光学涂层 (Stavenga et al., 2006), 与植物表皮微结构一样对部分波长反射光谱具有抗反射的过滤作用, 有助于降低其眼部的聚光反射作用, 从而降低被捕食者察觉的可能性。无论动植物体微结构的存在形式和功能如何变化, 结构色的存在都是其长期适应自然环境并满足自身繁衍需求的结果。

4 展望

结构色的存在早期通过色素分离试验被感知。Lee (1977) 在对卷柏属蓝晕色叶片的研究中并未提取到蓝色色素, 从而为植物结构色的确认奠定了试验基础。在已有研究记录的植物物种中, 位于不同组织部位的多层膜状结构成为植物结构色产生的主要发源地, 少数物种与动物结构色的产生类似, 通过多维晶体结构模型改变反射光相位, 利用反射光的衍射、干涉和折射等作用产生不同频率的偏振光, 即从不同角度所观察到的结构色。目前, 由于动物结构色的表型显著 (Parker, 2000), 植物色素色的研究广泛, 所以前者的研究比较普遍, 而关于植物结构色的研究还仅局限于热带雨林气候中底层林木的少数物种, 但根据植物相同生长环境中的物种数量及部分植物组织结构的保守性推断, 在众多未知的物种中一定具有各种相同或相异的结构色表型。由于植物微结构对入射光的作用特征决定了其微小入射角度的改变即导致明显的结构色表型变化, 而微结构的观察需要借助精密仪器才能实现 (Meadows et al., 2009), 这都为植物结构色的深入研究设置了障碍。但动植物顺应自然的进化规律决定了其可知性, 在同种光选择压力生长条件下的生物群落必将存在微结构的相似性和从简单到复杂的结构关联性 (Vukusic & Sambles, 2003), 这为研究者对植物结构色的不断探索指引了方向。

此外, 在努力搜寻自然存在的植物微结构的同时, 着重关注结构色在植物生长发育中的作用及其结构变化将是一个具有应用性的研究方向。如微结构帮助低光植物提高光合作用效率, 满足植物生长发育的能量需求 (Thomas et al., 2010); 藤卷柏和翠云草晕色叶片的蓝晕色表型随着叶片衰老而逐渐减弱 (Héban & Lee, 1984) 等特性, 均为研究微结构的作用与变化提供研究思路。与此同时, 尝试利用分子生物学手段在基因水平上探索并改造调控植物微结构形成的相关基因, 有目的地发挥微结构在目标植物中的作用, 也具有广阔的研究前景。利用基因工程等手段改良或创造植物结构色的思路将与调整植物色素合成信号通路一样为植物花色或叶片颜色的修饰和丰富增添可行的方法。

目前, 本实验室对苔藓属的广叶星蕨 (*Microsorium steerei*) 和卷柏属的翠云草 (*Selaginella uncinata*) 物种的植物叶片也做了初步的观察研究, 通过制作电镜切片观察到明显的多层薄膜结构, 而去掉叶片表皮后的叶肉部分没有特异颜色呈现, 这些观察结果与已发表的部分研究结果基本一致。光学显微镜下观察叶片近轴面表皮细胞, 其形状部分表现为呈现乳突状突起的锥状以及含有不规则轮廓的表皮细胞 (Zhang et al., 2008)。这些表皮细胞的形状必定影响叶片内部反射光特性, 改变叶

片内光环境, 从而带来不寻常的结构色表型。使用显微镜在不同角度观察叶片表面时也看到了叶片表面颜色的变化, 而这种变化也存在一定的周期性。本实验室现阶段的研究结果为继续开展植物结构色研究和利用基因工程手段进行无结构色物种的微结构改良工作奠定了基础。

虽然通过微结构改良的方法改造植物结构色、丰富植物花色表型的前景可观, 但所遇到的研究困惑同样存在。如极化偏振光干涉所产生的结构色对植物生长发育的影响还存在争议, 关于结构色是植物提高光合作用效率的副产物的说法还未确定是与非, 但诸如花瓣晕色吸引授粉者并提高授粉率等观点 (Whitney et al., 2009a) 已得到了试验证实。在此, 我们认为不同植物种类晕色的功能具有物种特异性, 但都在遵守用进废退的原则, 伴随着生物永不停息的进化过程, 必将有部分物种的晕色结构色消失, 而新的结构色表型将会逐步建立起来, 伴随机遇与挑战并存的研究时期, 未来关于植物结构色领域的研究将会越来越深入。

References

- Doucet S M, Meadows M G. 2009. Iridescence: A functional perspective. *J R Soc Interface*, 6: S115 – S132.
- Glover B J, Whitney H M. 2010. Structural colour and iridescence in plants: The poorly studied relations of pigment colour. *Annals of Botany*, 105: 505 – 511.
- Gordon R, Losic D, Tiffany M A, Nagy S S. 2009. The glass menagerie: Diatoms for novel applications in nanotechnology. *Trends Bioelectron*, 27: 116 – 127.
- Gould K S, Lee D W. 1996. Physical and ultrastructural basis of blue leaf iridescence in four Malaysian. *American Journal of Botany*, 83 (1): 45 – 50.
- Graham R M, Lee D W, Norstog K. 1993. Physical and ultrastructural basis of blue leaf iridescence in two neotropical ferns. *American Journal of Botany*, 80 (2): 198 – 203.
- Héban C, Lee D W. 1984. Ultrastructural basis and developmental control of blue iridescence in *Selaginella* leaves. *American Journal of Botany*, 71 (2): 216 – 219.
- Hughes N M, Vogelmann T C, Smith W K. 2008. Optical effects of abaxial anthocyanin on absorption of red wavelength by understorey species: Revisiting the back-scatter hypothesis. *J Exp Bot*, 59: 3435 – 3442.
- Jenkins F A, White H E. 1957. *Fundamentals of optics*. New York: McGraw-Hill.
- Jensen W A. 1962. *Botanical histochemistry*. San Francisco: Freeman.
- Kinoshita S, Yoshioka S, Kawagoe K. 2002. Mechanisms of structural colour in the *Morpho* butterfly: Cooperation of regularity and irregularity in an iridescent scale. *Proc R Soc Lond B*, 269: 1417 – 1421.
- Kinoshita S, Yoshioka S. 2005. Structural colors in nature: The role of regularity and irregularity in the structure. *Chemphyschem*, 6 (8): 1442 – 1459.
- Lee D W. 1977. On iridescent plants. *Gardens Bulletin (Singapore)*, 30: 21 – 29.
- Lee D W. 1991. Ultrastructural basis and function of iridescent blue colour of fruits in *Elaeocarpus*. *Nature*, 349: 260 – 261.
- Lee D W, Kelley J, Richards J H. 2008. Blue leaf iridescence as a by-product of photoprotection in tropical rainforest understory plants. Vancouver, Canada: Botanical Society of America.
- Lee D W, Lowry J B. 1975. Physical basis and ecological significance of iridescence in blue plants. *Nature*, 254: 50 – 51.
- Lee D W, Lowry J B, Stone B C. 1979. Abaxial anthocyanin layers in leaves of tropical rain-forest plants-enhancer of light capture in deep shade. *Biotropica*, 11: 70 – 77.
- Lee D W, Oberbauer S F, Johnson P, Krishnapilay B, Mansor M, Mohamad H, Yap S K. 2000. Effects of irradiance and spectral quality on leaf structure and function in seedlings of two Southeast Asian *Hopea* (Dipterocarpaceae) species. *American Journal of Botany*, 87 (4): 447 – 455.
- Meadows M G, Butler M W, Morehouse N I, Taylor L A, Toomey M B, McGraw K J, Rutowski R L. 2009. Iridescence: Views from many angles. *J R Soc Interface*, (Suppl 2): 107 – 113.
- Neville A C, Caveney S C. 1969. Scarabaeid beetle exocuticle as an optical analogue of cholesteric liquid crystals. *Biol Rev Camb Philos Soc*, 44 (4): 531 – 562.
- Neville A C, Levy S. 1985. The helicoidal concept in plant cell wall ultrastructure and morphogenesis//Brett C T, Hillman J R. *Biochemistry of plant*

- cell walls. New York: Press Syndicate of the University of Cambridge: 94 – 124.
- Parker A R. 2000. 515 million years of structural colour. *J Opt A*, 2 (6): R15 – R28.
- Parker A R, Welch V L, Driver D, Martini N. 2003. Structural colour: Opal analogue discovered in a weevil. *Nature*, 426 (6968): 786 – 787.
- Seago A E, Brady P, Vigneron J P, Schultz T D. 2009. Gold bugs and beyond: A review of iridescence and structural colour mechanisms in beetles (Coleoptera). *J R Soc Interface*, 6 (Suppl 2): S165 – S184.
- Sherratt T N, Rashed A, Beatty C D. 2005. Hiding in plain sight. *Trends Ecol Evol*, 20: 414 – 416.
- Stavenga D G, Foletti S, Palasantzas G, Arikawa K. 2006. Light on the moth eye corneal nipple array of butterflies. *Proc R Soc B*, 273: 661 – 667.
- Stevens M, Merilaita S. 2009. Defining disruptive coloration and distinguishing its function. *Phil Trans R Soc B*, 364: 481 – 488.
- Thomas K R, Kolle M, Whitney H M, Glover B J, Steiner U. 2010. Function of blue iridescence in tropical understorey plants. *J R Soc Interface*, 7 (53): 1699 – 1707.
- Vukusic P, Sambles J R, Lawrence C R. 2000. Colour mixing in wing scales of a butterfly. *Nature*, 404 (6777): 457.
- Vukusic P, Sambles J R, Lawrence C R, Wootton R J. 2001. Now you see it-now you don't. *Nature*, 410: 36.
- Vukusic P, Sambles J R. 2003. Photonic structures in biology. *Nature*, 424: 14.
- Whitney H M, Kolle M, Andrew P, Chittka L, Steiner U, Glover B J. 2009a. Floral iridescence, produced by diffractive optics, acts as a cue for animal pollinators. *Science*, 323 (5910): 130 – 133.
- Whitney H M, Kolle M, Alvarez-Fernandez R, Steiner U, Glover B J. 2009b. Contributions of iridescence to floral patterning. *Communicative & Integrative Biology*, 2 (3): 230 – 232.
- Zhang Y, Hayashi T, Inoue M, Oyama Y, Hosokawa M, Yazawa S. 2008. Flower color diversity and its optical mechanism. *Acta Horticulture*, 766: 469 – 476.

征 订

《中国蔬菜栽培学》(第2版)

《中国蔬菜栽培学》(第2版)于2009年10月由中国农业出版社出版发行。全书约250万字,分总论、各论、保护地蔬菜栽培、采后处理及贮藏保鲜共4篇。总论篇概要地论述了中国蔬菜栽培的历史、产业现状,中国蔬菜的起源、来源和种类,蔬菜作物生长发育和器官形成与产品质量的关系,蔬菜生产分区、栽培制度和技术原理,蔬菜栽培的生理生态基础以及环境污染与蔬菜的关系等;各论篇较详细地介绍了根菜类、薯芋类、葱蒜类、白菜类、芥菜类、甘蓝类、叶菜类、瓜类、茄果类、豆类、水生类、多年生类、芽苗菜以及食用菌类蔬菜的优良品种、栽培技术、病虫害综合防治、采收等方面的技术经验和研究成果;保护地蔬菜栽培篇论述了中国蔬菜保护地的类型、构造和应用,主要栽培设施的设计、施工,保护地环境及调节,保护地蔬菜栽培技术;采后处理及贮藏保鲜篇重点介绍了蔬菜采后处理技术及贮藏原理和方法等。与原著(1987年版)相比较,具有如下特点:

1. 重点增加了自20世纪80年代后期以来,中国在蔬菜栽培理论、无公害蔬菜栽培技术、推广应用的新品种、病虫害综合防治以及在蔬菜产品质量、产品采后处理及贮藏保鲜原理和技术等方面取得的新成果、新进展;概述了改革开放以来中国蔬菜产、销通过商品基地建设、流通体系建设等在解决蔬菜周年生产和供应方面所取得的成绩。
2. 对蔬菜栽培历史,蔬菜的起源、来源,分类,蔬菜学名,病虫害学名等进行了复核,校勘。
3. 尽可能地反映不同学术思想和观点;尽量反映不同生态区,包括中国台湾地区在内的栽培技术特点。
4. 删去了“蔬菜的加工”和“野生蔬菜”两章,以使本书的内容更加切题。另在附录中增加了“主要野生蔬菜简表”、“主要野生食用菌简表”和“主要香辛料蔬菜简表”3个附表。

本书由中国农业科学院蔬菜花卉研究所主编,组织全国有较高学术水平和实际工作经验的专家、学者和技术人员130余人分别撰写,反映了21世纪初中国蔬菜栽培科学研究和蔬菜生产技术的水平,内容较全面、系统,科学性、学术性强,亦有较强的实用性,插有近500张彩图,可供相关科研人员、农业院校师生、专业技术及管理人员等参考。

定价330元(含邮费)。

购书者请通过邮局汇款至北京中关村南大街12号中国农科院蔬菜花卉研究所《园艺学报》编辑部,邮编100081。