

观赏植物叶斑的研究进展

冉浩然¹, 张毓², 陈简村¹, 于超¹, 张启翔¹, 罗乐¹

(¹北京林业大学园林学院/城乡生态环境北京实验室/花卉种质创新与分子育种北京市重点实验室/
教育部园林环境工程研究中心/林木花卉遗传育种教育部重点实验室/国家花卉工程技术研究中心/
林木资源高效生产全国重点实验室, 北京 100083; ²国家植物园, 北京 100093)

摘要: 斑叶植物种类丰富, 其叶片上色彩各异的斑纹具有特殊的观赏性, 不仅是植物重要的观赏性状, 还有着一定的生物学和生态学意义, 具有帮助繁衍、抵御天敌和适应环境变化等作用。本文综述了近年来观赏植物叶斑分类和形成的相关进展, 根据叶片中不同的色素积累和结构区别, 在微观结构上对叶斑类型进行划分并总结了叶斑形成的分子机制。现有研究表明, 叶片发育过程中色素合成和代谢有关的结构基因和转录因子 CHLH、DFR、CRD1 等的改变、细胞器发育的受损、细胞发育和分化基因 ZAT10、VAR3 等的突变会通过影响色素的差异积累、改变叶片结构直接或间接的参与叶斑的形成。虽然目前已有较多对于观赏植物叶斑形成机制的研究, 但观赏植物叶斑的遗传机制尚不清晰, 叶斑部分的差异基因表达的原因、叶斑图案的空间分布机制等仍有待进一步研究。未来可以通过对斑叶植物中模式植物的筛选, 构建泛基因组, 与基因组学、蛋白组学、代谢组学等多组学技术结合, 研究叶斑的起源、斑叶植物对于环境的适应等问题, 探索植物的重要性状与环境适应的进化机制。

关键词: 叶斑形成; 观赏植物; 分子机制; 叶斑分型

Research Progress of Leaf Variegation in Ornamental Plants

RAN Haoran¹, ZHANG Yu², CHEN Jiancun¹, YU Chao¹, ZHANG Qixiang¹, LUO Le¹

(¹School of Landscape Architecture, Beijing Forestry University/ Beijing Laboratory of Urban and Rural Ecological Environment/
Beijing Key Laboratory of Ornamental Plants Germplasm Innovation and Molecular Breeding/ Engineering Research Center of
Landscape Environment of Ministry of Education/ Key Laboratory of Genetics and Breeding in Forest-Trees and
Ornamental Plants of Ministry of Education/ National Engineering Research Center for Floriculture/
State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, Beijing 100083;
²China National Botanical Garden, Beijing 100093)

Abstract: The diverse array of variegated leaf plant species is characterized by a rich tapestry of chromatic patterns adorning their foliage. These distinctive markings not only confer aesthetic significance as a pivotal ornamental trait in plants, but also bear ecological and biological relevance such as facilitating reproductive processes, acting as a deterrent against natural adversaries, and adaptability to environmental fluctuations. This article provides a comprehensive review of recent advancements in the classification and formation of leaf variegation in ornamental plants. Based on distinctions in pigment accumulation and structural characteristics within leaf tissues, the microstructural categorization of variegation types is outlined, and the molecular mechanisms underlying leaf variegation formation are summarized. Alterations in structural genes and transcription factors that associate with pigment synthesis and metabolism, such as CHLH, DFR, CRD1,

收稿日期: 2023-10-13 网络出版日期: 2024-01-10

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20231013002>

第一作者研究方向为花卉种植资源遗传与育种, E-mail: rhrhr0001@126.com

通信作者: 罗乐, 研究方向为园林植物种质资源发掘与创新研究, E-mail: luolebjfu@163.com

基金项目: 中央高校基本科研业务费专项资金(QNTD202306); 国家重点研发计划项目(2022YFF1301704); 北京高校高精尖学科建设项目(城乡人居环境生态学)

Foundation projects: The Fundamental Research Funds for the Central Universities(QNTD202306); National Key Research and Development Program of China(2022YFF1301704); Beijing High-Precision Discipline Project, Discipline of Ecological Environment of Urban and Rural Human Settlements

during leaf development, as well as mutations in genes that are related to organelle development and cell differentiation, including *ZAT10* and *VAR3*, can directly or indirectly participate in leaf variegation formation by influencing differential pigment accumulation and altering leaf structure. While there have been numerous studies on the formation mechanisms of leaf variegation in ornamental plants, the genetic mechanisms underlying leaf variegation remain unclear. The reasons for differential gene expression in variegated leaf regions and the spatial distribution mechanisms of leaf variegation patterns are still areas requiring further investigation. Future research can involve the selection of model plants from variegated leaf species, building the pan-genome, integrating with multi-omics technologies such as pan-genomics, proteomics, and metabolomics. This approach might enable exploring the origin of leaf variegation, uncovering the adaptive responses of variegated leaf plants to their environments, and deciphering the evolutionary mechanisms underlying important plant traits and environmental adaptation.

Key words: leaf variegation formation; ornamental plants; molecular mechanism; leaf variegation classification

斑叶植物 (Variegated leaf plants) 的叶片近轴面存在多种颜色, 以规则或不规则的斑点、斑块形式构成特定和稳定的叶斑图案, 是非病理原因导致叶绿素缺失而形成的病斑及斑纹存在于叶片以外其他器官表面的植物种类^[1-3], 属于斑彩色叶植物中的一类^[4-5]。斑叶植物的种类繁多, 大多为草本或攀缘植物, 主要分布在常绿阔叶林中, 其中热带雨林林荫下的物种多样性最高^[6]。在长期的进化过程中, 斑纹可以起到代替花朵吸引传粉者和潜在猎物的作用^[7-10], 也可以从视觉上保护植物免受食草动物和昆虫攻击^[11-12], 通过伪装让植株看起来像死亡、衰老、生病、营养不良或是已经受到攻击的植物状态, 如水飞蓟 (*Silybum marianum* (L.) Gaertn.)、银脉蓟 (*Notobasis syriaca* (L.) Cass.)、斑叶刺苣 (*Scolymus maculatus* L.) 等植物叶斑形状模仿被食叶昆虫啃食过后的叶肉隧道, 伪装成已经受到攻击的叶子, 阻止雌性昆虫在叶片上产卵^[13-16], 从而让食草动物失

去兴趣^[17], 或是通过视觉错觉让天敌无法正确咬合或着陆叶片从而达到防御效果^[18]。与斑纹叶相比, 无斑纹叶遭受的损害几乎是斑纹叶的两倍^[19], 可见斑叶植物除了拥有特殊的观赏性状之外, 也具有较强的生态学和生物学效益。斑叶植物适宜在室内等散射光条件下陈设和观赏^[20], 是一类优质的观赏植物。

张建行^[3]将叶斑成因归为: 叶绿素型、非光合色素型、表皮型、空隙型和附属物型 5 种类型, 图 1 为各分型中常见的观赏植物艳山姜 (*Alpinia zerumbet* (Pers.) B. L. Burtt & R. M. Sm.)、红车轴草 (*Trifolium pratense* L.)、红花酢浆草 (*Oxalis corymbosa* DC.)、血叶兰 (*Ludisia discolor* (Ker-Gawl.) A. Rich.) 和科阿球花凤梨 (*Hohenbergia correia-arauji* E. Pereira et Moutinho)。本文基于这 5 种叶斑分型进行概述, 总结其叶斑形成的分子机制, 探讨观赏植物中叶斑的生物学意义, 为更好的开发和利用斑叶植物提供依据和参考。



图 1 5 种叶斑分型的植物图片

Fig.1 Picture of plants with five leaf pattern types

1 叶斑分型

1.1 叶绿素型

叶绿素型斑纹区域内细胞的叶绿素含量通常明显低于非斑纹区域,栅栏细胞和表皮细胞之间或栅栏组织细胞自身之间没有明显的细胞间隙(图2A)。这类叶片的斑纹区域通常为浅绿色或黄绿色,叶片表面呈现点状或羽状^[3]。银杏(*Ginkgo biloba* L.)、艳山姜叶片有着黄绿色条纹叶斑,黄色部分叶绿素含量低于绿色部分^[21-22],墨兰达摩(*Cymbidium sinense* 'Damo')叶片黄色区域的总叶绿素含量和类胡萝卜素含量均显著低于绿色区域^[23]。花叶蝴蝶花(*Iris japonica* var. *variegata*)叶片白色区域叶绿体的结构被严重破坏,仅为未发育的质体,叶绿素含量也较绿色区域更低^[24],羽衣甘蓝(*Brassica oleracea* var. *acephala* de Candolle)白绿花斑叶突变体中白色区域叶绿素总含量以及类胡萝卜素含量显著降低,叶绿体垛叠程度较低,趋于瓦解^[25]。

叶斑的形成除了带来更多的观赏价值,也有一定的生物学意义,能够对植物的生存带来一定的益处。叶绿素型的斑叶植物绿萝大理石皇后(*Epipremnum aureum* 'Marble Queen')叶片白色部分的ORP3基因表达下调,导致大量12-氧植物二烯酸(OPDA, *cis*(+)-12-oxophytodienoic acid)的积累,上升的12-氧植物二烯酸作为信号分子引起应激和

清除活性相关基因的上调表达,导致活性氧(ROS, reactive oxygen species)水平的降低和谷胱甘肽(GSH, glutathione)水平的升高,从而为叶片白斑部分提供生存优势^[26]。一些研究表明,叶斑对于植物适应环境中的非生物因素例如低温、高辐射、缺氮等方面发挥着重要作用。天竺葵(*Pelargonium hortorum* Bailey)叶片的白斑区域和绿色区域的氮来源是共同的,白斑区域的氮同化作用较弱^[27],可能起到氮储备的作用,在缺氮的情况下可以向叶片绿色部分输送精氨酸,弥补绿色区域较低的蛋白质水解,有助于维持光合活性^[28];马蹄纹天竺葵(*Pelargonium zonale* Aif.)的白斑部分在过剩的激发能量条件下(高辐照度和低温度)会增加游离氨基酸的含量,主要包括精氨酸、天冬酰胺、支链氨基酸和芳香氨基酸,以及山奈酚和槲皮素糖苷,它们作为一种重要的能量库,保证了叶片绿色部分光合作用的正常运行^[29],并在UV-B辐射下能利用从绿色部分运输而来的淀粉和蔗糖,产生大量酚类化合物积累,抵御UV-B辐射的伤害^[30]。花叶海桐(*Pittosporum tobira* 'Variegatum')叶斑中参与细胞稳态的HSP70/90基因表达上调,负责细胞解毒的POD基因、FAD2基因表达上调和GDSL基因的表达下调导致大量不饱和脂肪酸的积累,提高了细胞膜流动性,表现出强大而高效的活性氧清除酶系统,发挥低温保护的作用^[31]。

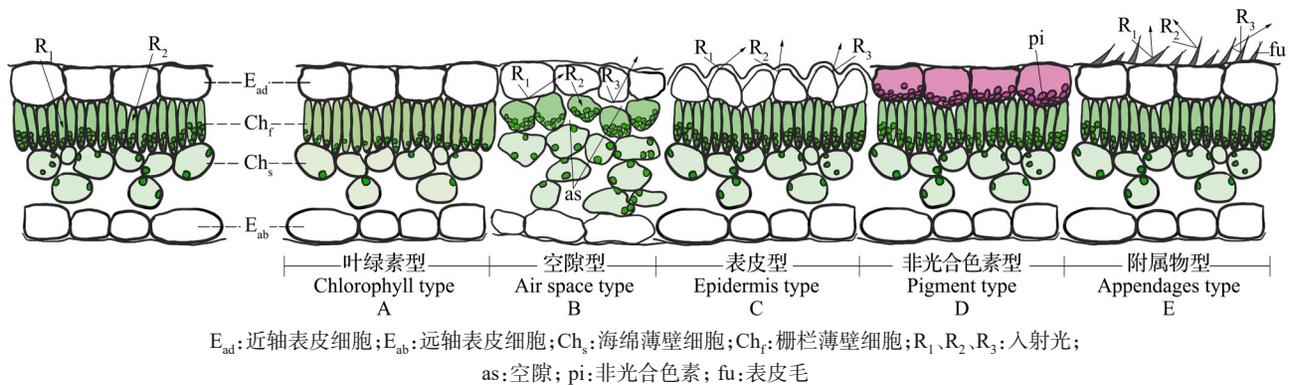


图2 五种叶斑分型的非斑区域与斑纹区域叶片结构模式图^[2]

Fig.2 Leaf structure model of non-variegated area and variegated area of five leaf spot types

1.2 空隙型

空隙型叶斑是由叶片斑纹区域的栅栏细胞和表皮细胞之间以及栅栏组织自身细胞之间存在明显的细胞间隙造成的(图2B)。由于细胞间隙的存在,入射的光线被折射或反射,在叶片表面形成了一些较明亮的区域,这些明亮区域与没有细胞

间隙的绿色区域对比,便成了肉眼所见的白色叶斑^[32]。古林箐秋海棠(*Begonia gulinqingensis* S. H. Huang et Shui)、银点秋海棠(*Begonia deliciosa* Linden ex Fotsch)、铺地秋海棠(*Begonia handelii* var. *prostrata* (Irmscher) Tebbitt)、假厚叶秋海棠(*Begonia pseudodryadis* C. Y. Wu)、皮卡秋海棠

(*Begonia* 'Oeypica') 和非洲丛林秋海棠 (*Begonia* 'African Jungle')、花叶山姜 (*Alpinia pumila* Hook. f.)、水鸭脚 (*Begonia formosana* (Hayata) Masamune) 和长叶粗肋草 (*Aglaonema nitidum* (Jack) Kunth) 叶片斑纹区域的上表皮细胞与栅栏组织细胞之间存在空隙, 绿色区域则没有空隙^[2,22,33-35]。粗喙秋海棠 (*Begonia longifolia* Blume)、单花脉叶兰 (*Nervilia nipponica* Makino)、白花酢浆草 (*Oxalis acetosella* L.)、圆锥菝葜 (*Smilax bracteata* Presl) 叶片斑纹区域栅栏组织细胞近球形, 上表皮和栅栏组织细胞之间、栅栏组织细胞和栅栏组织细胞之间存在明显的空隙^[36]。广西落檐 (*Schismatoglottis calyptrata* (Roxb.) Zoll. et Mor.)、药用肺草 (*Pulmonaria officinalis* L.) 叶片的绿色区域栅栏组织顶端与表皮细胞的锥形基部紧密接触, 沿径向排列, 白斑区域的栅栏组织排列松散, 与表皮细胞之间没有特殊的空间排列^[6,37]。斑纹区域和普通区域之间的差异还体现在叶肉细胞的大小、形状和排列, 或栅栏组织的细胞层数上。意大利南星 (*Arum italicum* Mill.)、常春藤叶仙客来 (*Cyclamen hederifolium* Aiton) 和仙客来 (*Cyclamen persicum* Mill.) 浅绿色部分的表皮厚度和叶肉细胞层数与相邻深绿色部分无明显差异, 但浅绿色部分的栅栏细胞大, 排列更松散, 细胞间空隙空间的比例更高^[38]。

经过长期进化, 部分叶斑特殊的结构和色素含量能保证叶片正常的光合作用。Konoplyova 等^[38]指出, 尽管一些具有结构变化的叶片表现出低叶绿素含量, 但光合作用仍能正常进行。秋海棠属植物叶片的斑纹区域的结构与绿色区域相比, 斑纹区域虽存在细胞间隙, 但栅栏组织细胞中存在大量的功能性叶绿体, 外界的光线射入表皮层和栅栏组织细胞层, 产生二次反射和折射后, 被功能性叶绿体充分吸收, 提高了叶片的光能利用率, 因此斑纹区域也能拥有和绿色区域相似的最大光化学效率^[39], 古林箐秋海棠斑纹区域的叶绿素含量比绿色区域略低, 但斑纹区域的叶绿体结构完整, 叶绿素荧光参数与绿色区域没有显著差异^[35]。仙客来属植物叶片具有多层栅栏组织细胞, 导致斑纹区域的最大线性电子传递速率 (ETR_{max}, maximum electron transport rate)、有效量子产量和净光合速率与绿色区域没有差异, 光合 CO₂ 吸收只有微小的差异, 斑叶部分甚至更有优势^[38], 在树冠关闭期间香紫仙客来 (*Cyclamen purpurascens* Mill.) 叶斑区域的光合特性与绿色区域无差异, 这对于植物在可变光照环境中

的生存有着重要意义^[40]。意大利南星叶片斑纹区域的最大光化学效率 (Fv/Fm) 与绿色区域没有差异, 电子传递速率 (ETR, electron transport rate) 和有效量子产量 (ΦPSII, photochemical efficiency of PSII in the light) 在正常光照条件下高于绿色区域, 斑纹区域的非光化学耗散 (NPQ, non-photochemical quenching) 仅仅在低光照的条件下低于绿色区域, 说明斑纹区域在低光照下光系统 II (PSII, photosynthetic system II) 维持了较高的活性, 而这样的高光合效率与斑纹区域的双层栅栏组织结构有关, 斑纹区域特殊的叶片结构弥补了因光照不足导致的光量子捕获效率下降, 也是意大利南星长期适应林下低光环境并不断进化的结果^[41]。空隙型叶斑特殊的结构还能在低温下发挥作用, 水飞蓟叶斑部分的光合作用并不低于绿叶部分, 并且白斑部分的表皮下空间能够减少热对流, 减缓局部温度的流失, 在低温下具有热效应, 在寒冷环境中能起到保温作用^[42]。

1.3 表皮型

表皮型叶斑的斑纹区域的表皮细胞大小、形状和外切向细胞壁的厚度不同, 或在斑纹区域存在表皮下层细胞 (图 2C)。表皮型叶片斑纹只与表皮细胞和表皮下层细胞有关, 不包括叶近轴表面外不均匀分布的多细胞附属物。红花酢浆草的叶片斑纹区域不仅具有更大的表皮细胞, 还具有加厚的表皮细胞壁^[36]。海南三七 (*Kaempferia rotunda* L.) 无杂色区域的表皮细胞只有一个细胞层, 杂色区域有两个细胞层^[22]。蜂斗草属的 *Sonerila obliqua* Korth. 斑区有着椭圆形的表皮细胞, 非斑区的表皮细胞为矩圆形^[43], 豹斑竹芋 (*Maranta leuconeura* E. Morren) 斑叶部分的表皮细胞为三角形^[3]。

1.4 非光合色素型

非光合色素如花青素、黄酮类化合物的局部积累, 导致非光合色素型叶斑的形成。非光合色素型叶斑的斑纹为彩色, 不为白色或黄绿色 (图 2D)。彩纹秋海棠 (*Begonia masoniana* var. *maculate* S. K. Chen, R. X. Zheng & D. Y. Xia) 和虎斑秋海棠 (*Begonia* 'Tiger') 叶片斑纹区域和绿色区域的上表皮细胞和栅栏组织细胞之间均没有空隙, 斑纹区域叶片的颜色为褐色或红褐色^[33]。卷叶油点百合 (*Ledebouria revoluta* (L. f.) Jessop)、彩叶含笑林仙 (*Pseudowintera colorata* (Raoul) Dandy) 斑纹区域花青素在叶的表皮细胞中积累^[44-45]。血叶兰斑叶区域的栅栏组织中有花青素的积累^[46]。

叶片上非光合色素的积累也对植株的生长有益,卷叶油点百合的叶斑对于幼年期的植物叶片有光保护作用,色素的沉积也能警示食草动物该叶片含有大量酚类等有毒物质^[44]。红点草(*Hypoestes phyllostachya* Baker)叶斑部分细胞中的花青素能在O₃环境下起到光保护作用^[47]。

1.5 附属物型

附属物型斑纹是由叶片近轴面表皮外附属物(如鳞片、表皮毛、疣突或刺等)分布不均匀引起的(图2E)。科阿球花凤梨的近轴面白色区域表皮外附有白色且密集的多细胞鳞片,形成斑马条纹图案,但暗红色区域和白色区域的表皮细胞之间以及其他形态结构上没有明显的区别,这种叶斑类型在凤梨科(Bromeliaceae)和仙人掌科(Cactaceae)的其他一些属中较为常见^[3]。

1.6 几种叶斑分型的联合作用

相比于非斑区域的正常绿色叶片来说,叶绿素型斑叶区域细胞所含叶绿素较少,呈现浅绿色或黄绿色;空隙型斑叶区域细胞更松散、细胞间隙更大,在叶片表面产生亮白色的光斑;表皮型斑叶区域的表皮细胞形状变化或有表皮下层细胞,与非斑区有着不一样的反射光路从而形成白色斑纹;非光合色素型斑叶区域的细胞中有非光合色素(花青素、黄酮类化合物等)的积累,斑纹的颜色即为非光合色素的颜色;附属物型斑叶区域的近轴面表皮上有不均匀分布的表皮毛、鳞片等附属物,附属物自身的颜色以及对于光路的改变导致了斑纹的形成。

除了由某种单独作用形成的叶斑外,还有很多植物叶斑是由两种或两种以上作用联合形成的。如非光合色素的积累和空隙结构共同影响莪术(*Curcuma phaeocaulis* Valetton)^[22]、狗枣猕猴桃(*Actinidia kolomikta* (Maxim. et Rupr.) Maxim.)^[48-49]和欧洲猪牙花(*Erythronium dens-canis* L.)^[10,37]的斑纹,表皮细胞的变异、细胞间隙、叶肉细胞和叶绿体异常共同作用形成了柏拉木(*Blastus cochinchinensis* Lour.)叶片的白色斑点^[43]。彩色斑叶辣椒(*Capsicum annuum* L.)叶片白色斑纹区域的叶肉细胞大部分呈现白色,叶绿体大量缺失,紫色斑纹区域中有大量的花青素苷的积累^[50]。

狗枣猕猴桃、欧洲猪牙花斑叶的光合性能良好,不会限制植物的栽培和应用^[10,51],狗枣猕猴桃斑叶部分栅栏组织高于非斑部分,能捕获更多的光能,提高了远轴侧叶肉细胞利用来自叶片内部折射光的效率,能够维持较强的光合性能。柏拉木叶斑

形成的几种机制可以补偿和最小化光合损失,反映出植物对于不断变化的光照条件的适应^[43]。

2 叶斑形成的分子机制

2.1 叶绿素型

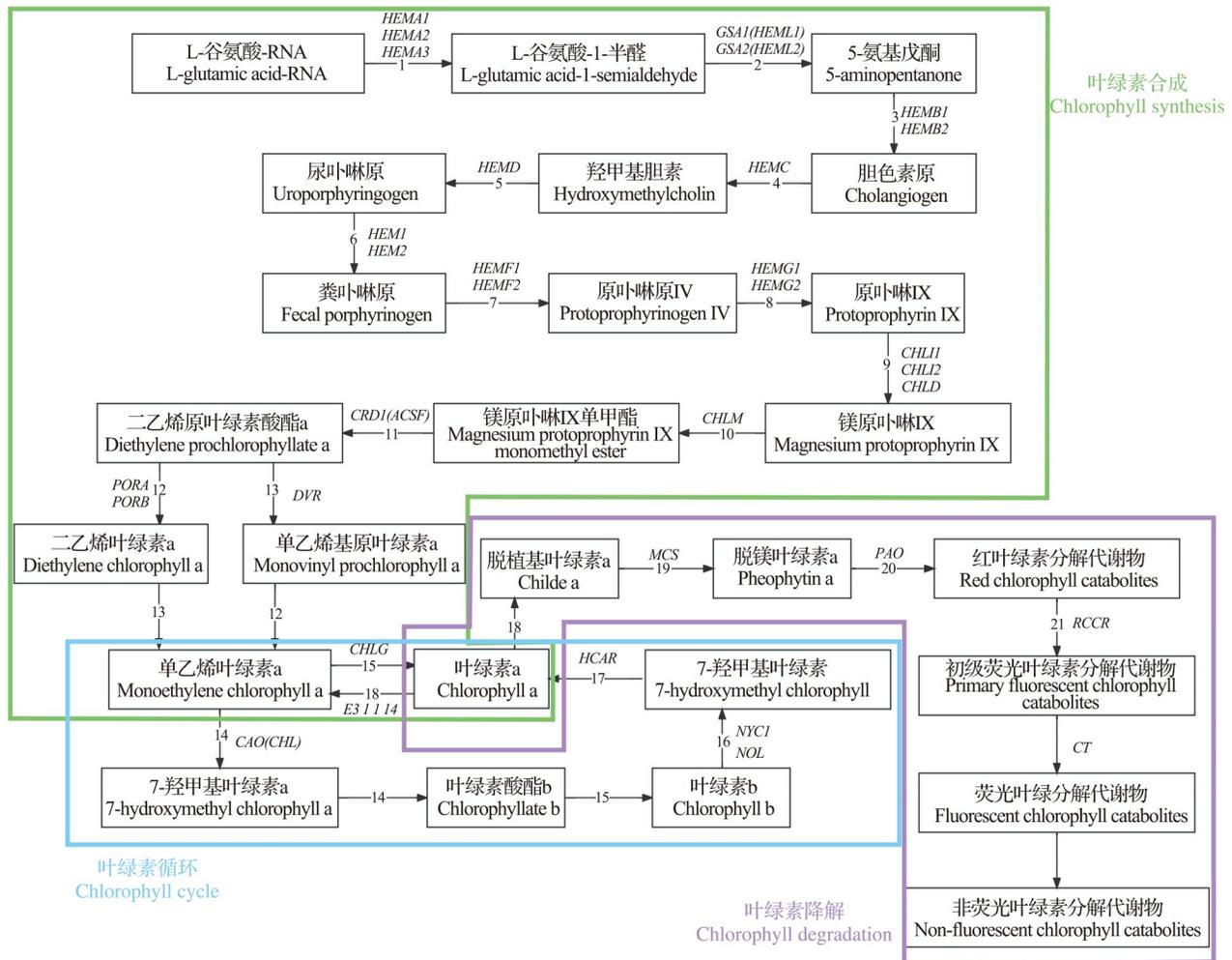
叶绿素型叶斑的形成与质体中色素累积的成分、质体的发育和功能有关,主要是由于叶绿素合成受阻、叶绿素降解、叶绿体发育不完全等原因引起的^[52]。

叶绿素合成首先以谷氨酸作为反应起始物,经过19步化学反应,在18个酶和31个相关基因的参与下,最后形成叶绿素a和叶绿素b^[52](图3),每一个合成步骤都十分关键,任何一步的合成受到阻碍都有可能造成斑叶的形成(表1)。贝尔奇卡金哈克勒雷冬青(*Ilex × altaclerensis* ‘Belgica Aurea’)中MgPME环化酶、MGDG和DGDG合成酶的表达降低,导致叶绿素a的合成受阻导致叶片黄绿斑纹的出现^[53],黄金葛(*Epipremnum aureum* ‘Golden Pothos’)编码MgPME环化酶的ZIP基因表达受损,形成斑纹^[54]。与叶绿素合成和代谢相关的基因E3.1.1.14的下调表达、参与黄酮类色素合成途径基因的下调表达以及转录因子的突变直接影响黄酮类色素的合成和降解,导致青檀品种(*Pteroceltis tatarinowii* ‘Jinyuyuan’)叶斑的产生^[55]。常春藤叶仙客来(*Cyclamen hederifolium* Aiton)叶片的斑纹与基因间区域rps4-trnT-UGU的突变有关^[56]。与叶绿体发育和叶绿素代谢有关的基因CsERF2在墨兰达摩叶片斑纹中起作用^[57]。在君子兰属植物Clivia miniata var. variegata的斑纹叶片中,Wang等^[58-59]发现了7个与光合作用有关的差异基因,还发现了蛋白质编码基因CPSAR1和ycf2因为CCGG位点DNA甲基化而沉默,从而形成黄绿条纹,Wu等^[60]发现rpoC2缺失突变造成28个叶绿体基因的转录下调,干扰叶绿体的生物合成和类囊体膜的发育。

叶绿素的含量和蛋白的结构也影响类囊体膜的形成(表1)。文心兰百万金币(*Oncidium* ‘Milliongolds’)叶绿素代谢途径中的CHLH下调表达,叶绿素b还原酶基因NOL上调表达,导致文心兰突变体斑纹区域叶片的叶绿素含量减少;与叶绿体发育及功能相关的捕光叶绿素a/b结合蛋白基因LHCB7和铁氧还蛋白的表达量下调,多个编码核糖体蛋白大、小亚基的基因表达量发生改变,导致叶绿体结构受到破坏,类囊体膜发育缺陷,最终形成

斑纹^[61]。露天光叶唐竹 (*Sinobambusa tootsik* f. *luteoalbostrata* (S. H. Chen & Z. Z. Wang) T. P. Yi) 叶片斑纹的形成可能有两种途径,一种是叶绿素生物合成受阻导致类囊体膜生物合成失败,类囊体膜的缺乏抑制了叶绿素合成前体粪卟啉原 III (Coprogen III, coproporphyrinogen III) 向原卟啉 (Proto IX, protoporphyrin IX) 的转化,原卟啉浓度的降低导致叶片斑纹的出现,另一种是叶绿体结构发育不完整,存在明显的缺陷,造成了条纹叶斑的出现,具体是哪一种途径还需进一步的分子研究^[63]。

类胡萝卜素有助于维持叶绿素水平^[64-65],类胡萝卜素合成相关基因 *Z-ISO*、*ZDS*、*LUT2*、*BETA-OHASE_1*、*ZEP*、*NCED4* 和叶绿素生物合成相关基因 *HEMD*、*PPOX*、*GUN5*、*CRD1*、*PCB2* 和 *CHI* 的下调共同造成了炎陵银边茶 (*Camellia sinensis* ‘Yanlingybiancha’) 叶斑的形成^[66], *CsPPOX1* 表达的下调破坏了叶绿素的合成, *CsLHCB6*、*CsFdC2* 和 *CsSCY1* 表达的下调影响叶绿体生物合成和类囊体膜的形成从而调控炎陵花叶茶 (*Camellia sinensis* ‘Yanling Huayecha’) 的斑纹^[67]。参与色素合成的差异磷蛋白



- 1: 谷氨酰胺 tRNA 还原酶; 2: 谷氨酸 1-半醛氨基转移酶; 3: 5-氨基乙酰丙酸脱水酶; 4: 胆色素原脱氨酶; 5: 尿卟啉原 III 合成酶; 6: 尿卟啉原 III 脱羧酶; 7: 粪卟啉原 III 氧化酶; 8: 原卟啉原 IX 氧化酶; 9: 镁螯合酶; 10: 镁原卟啉 IX 甲基转移酶; 11: Mg-原卟啉 IX 单甲酯环化酶; 12: 原叶绿素酯氧化还原酶; 13: 二乙烯还原酶; 14: 叶绿素酯 a 加氧酶; 15: 叶绿素合成酶; 16: 叶绿素 b 还原酶; 17: 7-羟甲基叶绿素 a 还原酶; 18: 叶绿素酶; 19: 脱镁螯合酶; 20: 脱镁叶绿素 a 单加氧酶; 21: 红叶绿素分解代谢物还原酶

- 1: Glutamine tRNA reductase; 2: Glutamate 1-semialdehyde aminotransferase; 3: 5-aminolevulinic acid dehydratase; 4: Hydroxymethylbilane synthase; 5: Uroporphyrinogen-III synthase; 6: Uroporphyrinogen-III decarboxylase; 7: Coporphyrinogen-III oxidase; 8: Protoporphyrinogen IX oxidase; 9: Magnesium chelatase; 10: Magnesium protoporphyrin IX methyltransferase; 11: Mg-protoporphyrin IX monomethyl ester cyclase; 12: Prochlorophyllide oxidoreductase; 13: Diethylene reductase; 14: Chlorophyllide a oxygenase; 15: Chlorophyll synthase; 16: Chlorophyll b reductase; 17: 7-hydroxymethyl chlorophyll a reductase; 18: Chlorophyllase; 19: Mg-dechelate; 20: Pheide a oxygenase;

- 21: Red chlorophyll catabolite reductase

图3 叶绿素合成和降解途径及其相关酶和基因^[52,61-62]

Fig.3 Chlorophyll synthesis and degradation pathways and their related enzymes and genes

表 1 不同叶斑分型植物及其相关基因

Table 1 Plants with different leaf variegation and their related genes

序号 No.	斑纹类型 Leaf variegation classification	中文名 Chinese name	拉丁学名 Scientific name	分子机制 Molecular mechanism	文献 References
1	叶绿素型	贝尔奇卡金哈 克勒雷冬青	<i>Ilex×altaclerensis</i> 'Belgica Aurea'	[<i>CRD1</i> 、 <i>MGD</i> 和 <i>DGD</i> 下调]	[53]
2	叶绿素型	黄金葛	<i>Epipremnum aureum</i> 'Golden Pothos'	[<i>CRD1</i> / <i>ZIP</i> 表达受损]	[96]
3	叶绿素型	文心兰百万金币	<i>Oncidium</i> 'Milliongold'	<i>CHLH</i> 、 <i>LHCB7</i> 、铁还原蛋白下调, <i>NOL</i> 上调	[61]
4	叶绿素型	君子兰	<i>Clivia miniata</i> var. <i>variegata</i>	<i>CPSAR1</i> 、 <i>ycf2</i> 沉默	[61]
5	叶绿素型	君子兰	<i>Clivia miniata</i> var. <i>variegata</i>	<i>rpoC2</i> 缺失	[62]
6	叶绿素型	青檀 Jinyuyuan	<i>Pteroceltis tatarinowii</i> 'Jinyuyuan'	<i>W1NV63_AMBTC</i> 、 <i>HCT</i> 、 <i>DFR</i> 、 <i>LAR</i> 、 <i>PetH</i> 下调	[57]
7	叶绿素型	炎陵银边茶	<i>Camellia sinensis</i> Y'anlingyinbiancha'	<i>Z-ISO</i> 、 <i>ZDS</i> 、 <i>LUT2</i> 、 <i>BETA-OHASE_1</i> 、 <i>ZEP</i> 、 <i>NCED4</i> 、 <i>HEMD</i> 、 <i>PPOX</i> 、 <i>GUN5</i> 、 <i>CRD1</i> 、 <i>PCB2</i> 和 <i>CHI</i> 下调	[66]
8	叶绿素型	炎陵花叶茶	<i>Camellia sinensis</i> 'Yanlinghuayecha'	<i>CsPPOX1</i> 、 <i>CsLHCB6</i> 、 <i>CsFdC2</i> 和 <i>CsSCYI</i> 下调	[67]
9	叶绿素型	灰楸 Maiyuanjinqiu	<i>Catalpa fargesii</i> 'Maiyuanjinqiu'	<i>ALAD</i> 、 <i>PBGD</i> 、 <i>CPOX</i> 和 <i>PPOX</i> 的酶活性较低	[68]
10	叶绿素型	金叶玉簪	<i>Hosta</i> 'Gold Standard'	<i>GSI</i> 、 <i>Hsp70</i> 、 <i>RBP</i> 、 <i>PRK</i> 和 <i>PrePI</i> 的差异表达	[69]
11	叶绿素型	常春藤叶仙客	<i>Cyclamen hederifolium</i> Aiton	基因间区域 <i>rps4-trnT-UGU</i> 突变	[58]
12	叶绿素型	墨兰达摩	<i>Cymbidium sinense</i> 'Damo'	<i>CsERF2</i> 上调	[59]
13	叶绿素型	向日葵	<i>Helianthus annuus</i> L.	<i>psaA</i> 突变	[70]
14	叶绿素型	黄瓜	<i>Cucumis sativus</i> L.	<i>Cscs</i> 突变	[71]
15	叶绿素型	银杏	<i>Ginkgo biloba</i> L.	<i>NYC/NOL</i> 、 <i>Z-ISO</i> 、 <i>ZDS</i> 和 <i>LCYE</i> 上调	[72]
16	叶绿素型	尖萼报春苣苔	<i>Primulina pungentisepala</i> (W. T. Wang) Mich. Möller & A. Weber	<i>HEMC</i> 、 <i>CHLH</i> 下调、 <i>CHL2</i> 上调	[73]
17	叶绿素型	垂枝银边榕	<i>Ficus microcarpa</i> 'Milky Stripe'	<i>psba</i> 、 <i>psbb</i> 、 <i>psbc</i> 、 <i>psbd</i> 下调、 <i>chl1</i> 、 <i>chl2</i> 上调	[74]
18	叶绿素型	花叶蝴蝶花	<i>Iris japonica</i> var. <i>variegata</i>	<i>GLK</i> 下调	[24]
19	叶绿素型	光叶百脉根	<i>Lotus corniculatus</i> subsp. <i>japonicus</i> (Regel) H. Ohashi	<i>SCO2</i> 缺失	[75]
20	叶绿素型	台湾蝴蝶兰	<i>Phalaenopsis aphrodite</i> subsp. <i>Formosana</i> Christenson	<i>PsBP</i> 突变	[76]
21	叶绿素型	羽衣甘蓝	<i>Brassica oleracea</i> var. <i>acephala</i> de Candolle	<i>BoVI</i> 突变	[77]
22	空隙型	地钱	<i>Marchantia polymorpha</i> L.	<i>NOPI</i> 突变	[80-81]
23	空隙型	番茄	<i>Lycopersicon esculentum</i> Miller	<i>DCL</i> 突变	[82]
24	空隙型	烟草	<i>Nicotiana tabacum</i> L.	<i>VDL</i> 突变	[83]
25	空隙型	拟南芥	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	<i>var3</i> 突变	[84]
26	空隙型	拟南芥	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	高光下 <i>ZAT10</i> 、 <i>ZAT12</i> 表达	[85]
27	空隙型	红车轴草	<i>Trifolium pratense</i> L.	<i>LHCB</i> 亚家族、 <i>RBCS</i> 家族下调、 <i>CESA</i> 、 <i>CSL</i> 、 <i>EXP</i> 、 <i>FLA</i> 、 <i>PG</i> 、 <i>PGIP</i> 、 <i>PLL</i> 、 <i>PME</i> 、 <i>RGP</i> 、 <i>SKS</i> 和 <i>XTH</i> 家族上调	[3]

表 1 (续)

序号 No.	斑纹类型 Leaf variegation classification	中文名 Chinese name	拉丁学名 Scientific name	分子机制 Molecular mechanism	文献 References
28	空隙型	尖萼报春苣苔	<i>Primulina pungentisepala</i> (W. T. Wang) Mich. Möller & A. Weber	<i>XET/H</i> 、 <i>PE</i> 、 <i>EXP</i> 、 <i>CSLD3</i> 、 <i>ZAT10</i> 和 <i>VAR3</i> 下调	[73]
29	非光合色素型	铁十字秋海棠	<i>Begonia masoniana</i> Irmsch.	<i>CHS</i> 、 <i>F3H</i> 、 <i>F3'H</i> 、 <i>DFR</i> 、 <i>UFGT</i> 表达	[87]
30	非光合色素型	铁十字秋海棠	<i>Begonia masoniana</i> Irmsch.	<i>BmaGASA7</i> 高表达	[88]
31	非光合色素型	金线兰	<i>Anoectochilus roxburghii</i> (Wall.) Lindl.	<i>PAL</i> 、 <i>KAT</i> 、 <i>CHS</i> 和 <i>AS</i> 下调, <i>PDS</i> 、 <i>CrtISO</i> 上调, <i>Deg</i> 、 <i>SppA</i> 、 <i>FtsH</i> 上调	[89]
32	非光合色素型	矮牵牛属	<i>Petunia</i>	<i>DPL</i> 、 <i>PHZ</i> 表达	[91]
33	非光合色素型	金鱼草	<i>Antirrhinum majus</i> L.	<i>AmROSEA1</i> 、 <i>AmROSEA2</i> 、 <i>AmVENOSA</i> 表达	[92]
34	非光合色素型	亚洲杂交百合	<i>Lilium</i> spp.	<i>LhMYB6</i> 和 <i>LhbHHLH2</i> 、 <i>LhMYB12</i> 和 <i>LhbHHLH2</i> 共表达	[94]
35	非光合色素型	狗面花属	<i>Mimulus verbenaceus</i>	<i>STRIPY</i> 表达	[95]

参考 string 数据库

Refer to string database

(DPs, differential phosphoproteins) 的磷酸化水平可能通过调节位于叶绿体和细胞质中酶的活性, 从而影响灰楸 (*Catalpa fargesii* ‘Maiyuanjinjiu’) 叶斑的形成^[68], PRK、PEPCK、PFKFB3 和 SNF1 等相关蛋白激酶家族蛋白的磷酸化功能也仍需进一步研究。与叶绿素合成和氮代谢有关的蛋白 GS1、Hsp70、RBP、PRK 和 PreP1 的差异表达对金叶玉簪 (*Hosta* ‘Gold Standard’) 叶斑形成至关重要^[69]。A1 蛋白的结构在叶绿素合成调控和色素蛋白复合物的形成中起着重要作用, 向日葵 (*Helianthus annuus* L.) 突变体 *var1* 和 *var33* 中 *psaA* 基因在编码 A1 蛋白时发生突变导致了叶斑的形成^[70]。Cscs 基因的突变可能通过与编码热休克蛋白、锌指蛋白的基因相互作用, 调控黄瓜 (*Cucumis sativus* L.) 叶片的表型^[71]。

叶绿素降解主要是将叶绿素 a 降解为非荧光叶绿素分解代谢物 (图 3), 在降解途径中叶绿素降解速度太快, 无法沉积, 就会导致叶绿素总量减少, 形成叶斑 (表 1)。Li 等^[72] 对银杏黄绿条纹斑叶进行了研究, 发现与绿色叶相比, 斑叶中叶绿素和类黄酮含量较低, 类胡萝卜素含量较高, 叶绿素合成相关的原卟啉原氧化酶 (PPO, protoporphyrinogen oxidase) 编码基因表达下调, 降解相关的 *NYC/NOL* 基因表达上调, 类胡萝卜素合成相关的 *Z-ISO*、*ZDS* 和 *LCYE* 基因表达上调。尖萼报春苣苔 (*Primulina pungentisepala* (W. T. Wang) Mich. Möller & A. Weber) 子代叶片中与叶绿素合成有关的基因 *HEMC* 和 *CHLH* 的下调表达以及叶绿素降解相关基

因 *CHL2* 的上调表达导致叶斑部分的叶绿素含量降低^[73]。Shih 等^[74] 比较了垂枝银边榕 (*Ficus microcarpa* ‘Milky Stripe’) 斑叶的白色和绿色区域, 发现白色区域中编码 PSII 核心蛋白的基因下调, 调控叶绿素分解第一步的基因表达上调, 氮同化基因被抑制。

在高等植物体中, 叶绿体合成了大部分的光合色素, 如果叶绿体发育的相关基因变异, 则会导致光合色素的合成受阻, 最终形成叶斑 (表 1)。花叶蝴蝶花叶的白色区域中构建类囊体膜相关蛋白的编码基因以及叶绿体发育基因 *GLK* 的表达水平呈下调趋势, 导致叶绿体发育受阻, 不具有完整的功能, 叶绿体结构的改变影响了光合作用的正常进行, 影响了 PS I、PS II、Rubisco 大亚基编码基因的表达水平, 光系统结构受到破坏, 影响叶绿素的正常积累^[24]。光叶百脉根 (*Lotus corniculatus* subsp. *japonicus* (Regel) H. Ohashi) 中参与类囊体膜生物合成的基因 *SNOWY COTYLEDON 2 (SCO2)* 在 PSII-LHCII 复合物的组装或修复中具有明显的作用, 与斑叶的产生有关^[75]。与基粒形成有关的外源性膜蛋白 PsbP 的选择性剪接和功能缺失是台湾蝴蝶兰 (*Phalaenopsis aphrodite* subsp. *Formosana* Christenson) 杂色形成的主要媒介^[76]。羽衣甘蓝斑叶非绿色区域由于 *BoVI* 基因突变, 光合色素合成受阻, 叶绿体的类囊体受到破坏, 导致叶绿体发育异常^[25, 77]。

水稻 (*Oryza sativa* L.) 中 *zebra3* 突变体通过影

响柠檬酸盐的运输和分配,导致叶片中柠檬酸的横向积累不平衡,从而影响叶片上斑纹的空间分布^[78]。*EaF82a*是麒麟叶属(*Epipremnum*)斑叶植物与叶斑形成有关的基因,*EaF82a*的表达水平与生长素浓度和光介导的生长素的分布高度相关,这为光可能参与叶斑形成提供了线索^[79]。目前关于病理性叶斑在植物中分布的研究较多,而非病理性叶斑的空间分布形成机制仍较少,叶绿素型叶斑的分布在植物进化的过程中受到不断地筛选,叶斑图案的位置与植物的生态学意义也有一定的关联^[18],叶绿素型叶斑空间分布的调控机制是未来叶斑研究的方向之一。

2.2 空隙型

一些跨膜蛋白可以调控细胞分裂,导致细胞间隙的形成,如E3泛素连接酶和*HAESA*编码的富含亮氨酸重复类受体激酶(LRR-RLKs, Leucine-rich repeat receptor-like protein kinases)可以调控地钱(*Marchantia polymorpha* L.)的细胞分离,从而形成气室^[80-81]。栅栏组织细胞的异常发育通常也伴随着叶绿体结构的不完整,这一类斑叶植物的叶肉组织细胞分裂受到限制,栅栏组织和海绵组织的细胞量减少,尤其是栅栏组织细胞形状发育不规则,有大量细胞间隙,同时叶绿体结构发育不良,如番茄(*Lycopersicon esculentum* Miller)、烟草(*Nicotiana tabacum* L.)和拟南芥(*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.)白色斑叶突变体的栅栏组织海绵化受到质体早期发育和光质的调控,涉及*VDL*、*DCL*、*VAR3*等基因的调节^[82-84],此外,*ZAT10*、*ZAT12*基因也可以通过抑制细胞的横向生长诱导圆柱形栅栏组织细胞的发育,但该基因的敲除并不影响圆柱形栅栏组织细胞的形成^[85]。

细胞壁是植物细胞膜外起保护和支撑作用的结构,可以通过对细胞扩张的控制来决定细胞的大小和形状,从而塑造各种组织和器官的形态,栅栏细胞形态的改变与细胞壁的建成有关(表1)。光反应中*LHCB*亚家族和卡尔文循环中*RBCS*家族基因的下调表达和细胞壁结构修饰相关基因(*CESA*、*CSL*、*EXP*、*FLA*、*PG*、*PGIP*、*PLL*、*PME*、*RGP*、*SKS*和*XTH*家族)的上调表达是红车轴草空隙型斑纹形成的重要条件^[3]。调节细胞分裂、导致细胞间空间形成的跨膜蛋白LRR-RLKs^[80],细胞壁结构和功能相关的基因*XET/H*、*PE*、*EXP*和*CSLD3*,以及细胞分化有关的基因*ZAT10*和*VAR3*的下调表达导致了尖萼报春苜蓿子代叶片空隙型斑纹的形成^[73]。

2.3 非光合色素型

花青素是一类水溶性色素,属于类黄酮类物质,在植物体各部位中广泛存在,花青素的合成受到结构基因(直接编码合成途径中的酶,并受到调节基因的调控)和调节基因(主要包括转录因子MYB、bHLH和WD40的编码基因)的共同控制^[86](表1)。花青素苷合成相关基因*CHS*、*F3H*、*F3'H*、*DFR*、*UFGT*和赤霉素、水杨酸等激素信号途径相关基因*BmaGASA7*在铁十字秋海棠(*Begonia masoniana* Irmsch.)斑叶发育过程中发挥重要作用^[87-88]。金线兰(*Anoectochilus roxburghii* (Wall.) Lindl.)叶片中央黄斑的形成与色素代谢、叶绿体损伤有关,主要表现为类黄酮和花青素合成相关的*PAL*、*KAT*、*CHS*和*AS*基因下调表达,类胡萝卜素合成相关基因*PDS*和*CrtISO*基因上调表达,叶绿体蛋白质降解相关基因*Deg*、*SppA*、*FtsH*上调表达^[89]。

调控花青素合成的*R2R3-MYB*基因在不同空间和时间上的转录水平决定了花青素色素的分布^[90],矮牵牛属(*Petunia*)植物*R2R3-MYB*家族中不同基因调控着花朵不同部位的花青素积累水平^[91];金鱼草(*Antirrhinum majus* L.)中*AmROSEA1*和*AmROSEA2*使花瓣的表皮层产生色素,*AmVENOSA*控制着花瓣脉络的颜色^[92-93];在亚洲杂交百合(*Lilium* spp.)中发现,AN2亚群中*LhMYB6*可以调节叶片中斑点的色素积累,*LhMYB12*调节花梗和花丝的花青素积累^[94];狗面花属植物*Mimulus verbenaceus*中*STRIPY*基因导致了叶片中斑纹的出现^[95]。目前花青素的区域分布模式在花瓣上的研究较多,但在斑纹叶片中的研究仍十分少见,非光合色素型叶斑在叶片上的区域化调控机制仍有待进一步的研究。

3 研究展望

自然选择、适者生存是进化论的基石和生物学最基本的核心问题,叶部性状是观赏植物的重要表型,叶斑的出现不仅促进了自然界中叶表型的多样化,提高了植物的观赏价值和经济价值,同时也反映出植物对于环境适应性和生存技能的提升。探究叶斑形成的机理,对于理解叶斑的功能和适应性进化有着重要意义,也是促进观叶植物资源开发利用的前提。

目前对于叶绿素型和空隙型叶斑的研究较多,主要包括叶绿素每一个合成和降解步骤中相关酶的差异表达、叶绿体类囊体膜的发育和色素蛋

白的合成、栅栏细胞和细胞壁的发育和形成、叶斑区域差异基因的表达和斑纹处代谢物质的积累。关于非光合色素型叶斑的研究主要包括叶绿素的减少、花青素的积累及其所带来的光保护作用等。表皮型和附属物型叶斑的研究还很少,对于表皮细胞形状变化和附属物形成的机理还有待更多的关注。已有的研究较多聚焦于观赏植物叶斑的形成机制,因此斑叶产生的差异基因 *CHLH*、*LHCB* 亚家族基因等在其他类型的彩叶植物中也有研究,但叶片的颜色变化是如何从叶斑部分发展到整片叶片、导致叶斑部分差异基因表达的原因、斑叶植物的图案形成和叶斑空间分布机制等问题还有待进一步探索。

在已报道的斑叶植物种类中,天南星科 (*Araceae*) 的斑叶植物据不完全统计有 129 种,数量排名大概位于前五^[3],现有天南星科斑叶植物的研究较多,包括叶斑形成的重点基因、分子机制、遗传模式^[96]等。叶斑的存在为植物在变化的环境中生长和发育提供了更多的可能性,但不可避免的也带来了某种程度上的损失^[19,97],目前尚未有叶斑是如何在自身缺乏叶绿素的情况下维持正常光合作用、斑叶植物斑区和非斑区之间物质和能量如何交流、斑区的形成是否对非斑区造成影响等问题的研究。在拟南芥等模式植物上已有 FtsH 蛋白酶等在叶斑形成方面的研究^[98],基于天南星科本身斑叶植物的数量、叶斑方面的研究进展和已有建成的转化体系,在未来的研究中,可选出天南星科的植物作为斑叶植物研究方面的模式植物,更高效地对叶斑的形成、功能等相关基因进行解析,挖掘影响叶斑图案分布的转录因子和差异基因,研究观赏植物叶斑的起源和进化,构建泛基因组,进行斑叶植物基因组多样性的整体研究,识别斑叶植物适应环境有关的基因,从更多的角度和层次解析并完善观赏植物叶斑形成的分子机制,探索叶斑分布的空间机制和适应环境的进化机制。

参考文献

- [1] Hara N. Study of the variegated leaves with special reference to those caused by air spaces. *Journal of Japanese Botany*, 1957, 16:86-101
- [2] Sheue C R, Pao S H, Chien L F, Chesson P, Peng C I. Natural foliar variegation without costs? The case of *Begonia*. *Annals of Botany*, 2012, 109 (6):1065-1074
- [3] 张建行. 被子植物叶斑分型及红车轴草斑纹形成相关基因分析. 上海:华东师范大学, 2022
- Zhang J H. Classification of leaf variegation types in angiosperm and variegation related genes of *Trifolium pratense*. Shanghai: East China Normal University, 2022
- [4] 王令茹, 徐春霞. 常见彩叶园林植物的分类及其应用. 现代农业科技, 2007 (6):2
- Wang L R, Xu C X. Classification and application of common colored leaf garden plants. *Modern Agricultural Sciences and Technology*, 2007 (6):2
- [5] 袁东升, 李月松, 周洪义. 彩叶植物图鉴. 北京:中国林业出版社, 2015
- Yuan D S, Li Y S, Zhou H Y. Color leaf plant illustration. Beijing: China Forestry Publishing House, 2015
- [6] Tsukaya H, Okada H, Mohamed M. A novel feature of structural variegation in leaves of the tropical plant *Schismatoglottis calyptrata*. *Journal of Plant Research*, 2004, 117 (6):477-480
- [7] Givnish T J. Leaf mottling: Relation to growth form and leaf phenology and possible role as camouflage. *Functional Ecology*, 1990, 4 (4):463-474
- [8] Green P S, Erikson R, George A S, Marchant N G, Morcombe M K. Flowers and plants of western Australia. *Kew Bulletin*, 1975, 30 (1):206
- [9] Ellison A M, Gotelli N J. Evolutionary ecology of carnivorous plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, 16 (11): 623-629
- [10] Rocca N L, Pupillo P, Puppi G, Rascio N. *Erythronium dens-canis* L. (Liliaceae): An unusual case of change of leaf mottling. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2013, 74: 108-117
- [11] Lev-Yadun S. Avoiding rather than resisting herbivore attacks is often the first line of plant defence. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2021, 134 (4):775-802
- [12] Lev-Yadun S. The proposed anti-herbivory roles of white leaf variegation. *Progress in Botany*. Springer, Cham: Springer International Publishing, 2015:241-269
- [13] Lev-Yadun S. Why do some thorny plants resemble green zebras? *Journal of Theoretical Biology*, 2003, 224 (4): 483-489
- [14] Lev-Yadun S. Müllerian and batesian mimicry rings of white-variegated aposematic spiny and thorny plants: A hypothesis. *Israel Journal of Plant Sciences*, 2009, 4 (6):482-483
- [15] Lev-Yadun S. Plant-environment interactions. Berlin, Heidelberg: Springer, 2009:167-202
- [16] Lev-Yadun S. Floriculture, ornamental and plant biotechnology. UK: Global science books, 2006:292-299
- [17] Lev-Yadun S. Defensive masquerade by plants. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2014, 113 (4):1162-1166
- [18] Lev-Yadun S. Potential defence from herbivory by 'dazzle effects' and 'trickery coloration' of leaf variegation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2014, 111 (3):692-697
- [19] Campitelli B E, Stehlik I, Stinchcombe J R. Leaf variegation is associated with reduced herbivore damage in *Hydrophyllum*

- virginianum. Botany, 2008, 86 (3):306-313
- [20] 梁俊香. 室内观叶植物的应用及前景分析. 中国园艺文摘, 2009, 25 (2):29-30
Liang J X. Application and prospect analysis of indoor foliage plants. Chinese Horticulture Abstracts, 2009, 25 (2):29-30
- [21] 李卫星, 蒋菲, 马江黎, 王金艳, 杨舜博, 陈鹏. 银杏斑叶超微结构观察及叶绿素含量分析. 扬州大学学报: 农业与生命科学版, 2016, 37 (1):103-107
Li W X, Jiang F, Ma J L, Wang J Y, Yang S B, Chen P. Ultrastructure and chlorophyll contents of the variegated leaves in *Ginkgo biloba* L. Journal of Yangzhou University: Agricultural and Life Science Edition, 2016, 37 (1):103-107
- [22] Yang Y, Medecilo-Guiang M M P, Yang L, Huang B, He J, Chen P. Structure and characteristics of foliar variegation in four species of medicinal Zingiberaceae. Brazilian Journal of Botany, 2023, 46:423-432
- [23] 许庆全, 杨凤玺, 叶庆生, 朱根发. 墨兰‘达摩’叶艺品系光合色素含量、叶绿素荧光特性和叶绿体超微结构的比较. 热带作物学报, 2017, 38 (7):1210-1215
Xu Q Q, Yang F X, Ye Q S, Zhu G F. Comparison of photosynthetic pigments content, chlorophyll fluorescence kinetics parameters and chloroplast ultrastructure of leaf mutant cultivars of cymbidium sinense ‘Damo’. Chinese Journal of Tropical Crops, 2017, 38 (7):1210-1215
- [24] 何庆龄. 花叶蝴蝶花杂色叶片形成的生理及转录组学研究. 成都: 四川农业大学, 2022
He Q L. Physiology and transcriptome analysis of variegated leaf formation in *iris japonica* var. *variegata*. Chengdu: Sichuan Agricultural University, 2022
- [25] 邹晓. 羽衣甘蓝白绿花斑叶基因 BoV1 的精细定位. 沈阳: 沈阳农业大学, 2023
Zou X. Fine mapping of BoV1 conferring a variegated leaf phenotype in ornamental kale. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2023
- [26] Sun Y H, Hung C Y, Qiu J, Chen J J, Kittur F S, Oldham C E, Henny R J, Burkey K O, Fan L, Xie J. Accumulation of high OPDA level correlates with reduced ROS and elevated GSH benefiting white cell survival in variegated leaves. Scientific Reports, 2017, 7:44158
- [27] Abadie C, Lamothe-Sibold M, Gilard F, Tcherkez G. Isotopic evidence for nitrogen exchange between autotrophic and heterotrophic tissues in variegated leaves. Functional Plant Biology, 2016, 43 (3):298-306
- [28] Abadie C, Lamothe M, Mauve C, Gilard F, Tcherkez G. Leaf green-white variegation is advantageous under N deprivation in *Pelargonium × hortorum*. Functional Plant Biology, 2015, 42 (6):543-551
- [29] Milic D, Zivanovic B, Samardzic J, Nikolic N, Cukier C, Limami A M, Vidovic M. Carbon and nitrogen allocation between the sink and source leaf tissue in response to the excess excitation energy conditions. International Journal of Molecular Sciences, 2023, 24 (3):2269
- [30] Vidovic M, Morina F, Milic S, Albert A, Zechmann B, Tosti T, Winkler J B, Jovanovic S V. Carbon allocation from source to sink leaf tissue in relation to flavonoid biosynthesis in variegated *Pelargonium zonale* under UV-B radiation and high PAR intensity. Plant Physiology and Biochemistry, 2015, 93:44-55
- [31] Zhang Z, Liu Z, Song H, Chen M, Cheng S. Protective role of leaf variegation in *pittosporum tobira* under low temperature: Insights into the physio-biochemical and molecular mechanisms. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20 (19):4857
- [32] 王振兴. 狗枣猕猴桃彩叶形成及其光合功能研究. 北京: 中国农业科学院, 2018
Wang Z X. *Actinidia kolomikta* (Rupr. & Maxim.) maxim variegated leaf formation and photosynthetic function. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2018
- [33] 杜文文, 段青, 马璐琳, 瞿素萍, 贾文杰, 王祥宁, 崔光芬. 7 种秋海棠叶片斑纹结构及遗传特性分析. 西北植物学报, 2018, 38 (11):2045-2052
Du W W, Duan Q, Ma L L, Qu S P, Jia W J, Wang X N, Cui G F. Analysis of foliar variegation structure and genetic characteristics of seven begonia species. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2018, 38 (11):2045-2052
- [34] Fooshee W C, Henny R J. Chlorophyll leaves and anatomy of variegated and nonvariegated areas of *Aglaonema nitidum* leaves. Proceedings of the Florida State Horticultural Society, 1991, 103:170-172
- [35] 杜文文, 崔光芬, 王继华, 段青, 马璐琳, 贾文杰, 王祥宁. 吉林簕秋海棠叶斑纹结构对叶色的影响. 广西植物, 2019, 39 (6):812-820
Du W W, Cui G F, Wang J H, Duan Q, Ma L L, Jia W J, Wang X N. Effects of foliar variegation structure on leaf color in *Begonia gulinqingensis*. Guihaia, 2019, 39 (6):812-820
- [36] Pao S H, Liu J W, Yang J Y, Chesson P, Sheue C R. Uncovering the mechanisms of novel foliar variegation patterns caused by structures and pigments. Taiwan, 2020, 65 (1):74-80
- [37] Esteban R, Fernandez-Marin B, Becerril J M, Garcia-Plazaola J I. Photoprotective implications of leaf variegation in *E. dens-canis* L. and *P. officinalis* L. Journal of Plant Physiology, 2008, 165 (12):1255-1263
- [38] Konoplyova A, Petropoulou Y, Yiotis C, Psaras G K, Manetas Y. The fine structure and photosynthetic cost of structural leaf variegation. Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 2008, 203 (8):653-662
- [39] 崔卫华, 管开云. 中国秋海棠属植物叶片斑纹多样性研究. 植物分类与资源学报, 2013, 35 (2):119-127
Cui W H, Guan K Y. Diversity of leaf variegation in chinese begonias. Plant Diversity and Resources, 2013, 35 (2):119-127
- [40] Klancnik K, Levpusek M, Gaberscik A. Variegation and red abaxial epidermis define the leaf optical properties of

- Cyclamen purpurascens. *Flora*, 2016, 224:87-95
- [41] Rocca N L, Rascio N, Pupillo P. Variegation in *Arum italicum* leaves. A structural-functional study. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2011, 49 (12):1392-1398
- [42] Shelef O, Summerfield L, Lev-Yadun S, Villamarin-Cortez S, Sadeh R, Herrmann I, Rachmilevitch S. Thermal benefits from white variegation of *Silybum marianum* leaves. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10:688
- [43] Chen Y S, Chesson P, Wu H W, Pao S H, Liu J W, Chien L F, Yong J W H, Sheue C R. Leaf structure affects a plant's appearance: Combined multiple-mechanisms intensify remarkable foliar variegation. *Journal of Plant Research*, 2017, 130: 311-325
- [44] Mwafongo E, Vollsnes A V, BJORÅ C S, Nordal I, Eriksen A B. Leaf mottling/variegation and shape in the *Ledebouria revoluta* complex-Development, stability and putative function. *Flora*, 2017, 236-237:33-43
- [45] Cooney L J, Klink J W V, Hughes N M, Perry N B, Schaefer H M, Menzies I J, Gould K S. Red leaf margins indicate increased polygodial content and function as visual signals to reduce herbivory in *Pseudowintera colorata*. *New Phytologist*, 2012, 194 (2):488-497
- [46] Ranjetta P, Rahmad Z, Vikneswaran M, Sreeramanan S, Ganapathi T R. Autofluorescence study and selected cyanidin quantification in the Jewel orchids *Anoectochilus* sp. and *Ludisia discolor*. *PLoS ONE*, 2018, 13 (4):e0195642
- [47] Sui J X, Wen M X, Jia L L, Chen Y J, Li C H, Zhang L. Effects of elevated ozone on polka dot plant (*Hypoestes phyllostachya*) with variegated leaves. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 2017, 99:445-451
- [48] Wang Z X, Fan S T, Chen L, Zhao Y, Yang Y M, Ai J, Li X Y, Liu Y X, Qin H Y. *Actinidia kolomikta* leaf colour and optical characteristics. *Biologia Plantarum*, 2015, 59 (4): 767-772
- [49] 王振兴, 曹建冉, 秦红艳, 赵滢, 陈丽, 艾军, 刘涛. 狗枣猕猴桃彩叶色素含量和结构共同影响叶色. *植物生理学报*, 2016, 52 (12):1921-1926
Wang Z X, Cao J R, Qing H Y, Zhao Y, Chen L, Ai J, Liu T. Common effect of pigment content and leaf structure on leaf color in *Actinidia kolomikta*. *Plant Physiology Journal*, 2016, 52 (12):1921-1926
- [50] 王萌, 赵虎, 赵曾菁, 孟生德, 吴星, 王日升. 辣椒彩色斑叶突变体叶片显微结构及超微结构研究. *西北植物学报*, 2022, 42 (4):600-608
Wang M, Zhao H, Zhao Z J, Meng S D, Wu X, Wang R S. Study on leaf microstructure and ultrastructure of pepper color spot leaf mutant. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, 42 (4):600-608
- [51] Wang Z X, Yang Y M, Xu P L, Yu Y F, Chen L, Liu Y X, Li X Y, Zhao Y, Qin H Y, Ai J, Wang C W, Sun D. Do naturally variegated leaves have a high photosynthetic cost? The case of *Actinidia kolomikta* (Rupr. & Maxim.) Maxim. *Agronomy Journal*, 2016, 108 (1):407-414
- [52] 徐明远, 何鹏, 赖伟, 陈梁海, 戈伶俐, 刘世强, 杨寅桂. 植物叶色变异分子机制研究进展. *分子植物育种*, 2021, 19 (10):3448-3455
Xu M Y, He P, Lai W, Chen L H, Ge L L, Liu S Q, Yang Y G. Advances in molecular mechanism of plant leaf color variation. *Molecular Plant Breeding*, 2021, 19 (10):3448-3455
- [53] Zhang Q, Huang J, Zhou P, Hao M, Zhang M. Cytological and transcriptomic analysis provide insights into the formation of variegated leaves in *Ilex * altaclerensis* 'Belgica Aurea'. *Plants*, 2021, 10 (3):552
- [54] Hung C Y, Zhang J, Bhattacharya C, Li H, Xie J. Transformation of long-lived albino *Epipremnum aureum* 'Golden Pothos' and restoring chloroplast development. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12:647507
- [55] Qiao Q, Wu C, Cheng T T, Yan Y, Zhang L, Wan Y L, Wang J W, Liu Q Z, Feng Z, Liu Y. Comparative analysis of the metabolome and transcriptome between the green and yellow-green regions of variegated leaves in a mutant variety of the tree species *Pteroceltis tatarinowii*. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23 (9):4950
- [56] Mao L, Zou Q, Sun Z, Dong Q, Cao X. Insights into chloroplast genome structure, intraspecific variation, and phylogeny of *Cyclamen* species (Myrsinoideae). *Scientific Reports*, 2023, 13 (1):87
- [57] Gao J, Liang D, Xu Q, Yang F, Zhu G. Involvement of CsERF2 in leaf variegation of *Cymbidium sinense* 'Dharma'. *Planta*, 2020, 252:29
- [58] Wang Q M, Cui J, Dai H, Zhou Y, Li N, Zhang Z. Comparative transcriptome profiling of genes and pathways involved in leaf-patterning of *Clivia miniata* var. *variegata*. *Gene*, 2018, 677:280-288
- [59] Wang Q M, Wang L, Zhou Y B, Cui J G, Wang Y Z, Zhao C M. Leaf patterning of *Clivia miniata* var. *variegata* is associated with differential DNA methylation. *Plant Cell Reports*, 2016, 35:167-184
- [60] Wu Y M, Zheng Y, Xu W M, Zhang Z H, Li L J, Wang Y C, Cui J G, Wang Q M. Chimeric deletion mutation of *rpoC2* underlies the leaf-patterning of *Clivia miniata* var. *variegata*. *Plant Cell Reports*, 2023, 42:1419-1431
- [61] 田韦韦. 文心兰浅绿条纹突变体的生理及分子基础研究. 北京:中国林业科学研究院, 2017
Tian W W. Physiological and molecular basic research of light green stripe mutant in *Oncidium* 'Milliongold'. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2017
- [62] 展艳, 周利斌, 金文杰, 杜艳, 余丽霞, 曲颖, 马永贵, 刘瑞媛. 辐射诱导植物叶色突变的研究进展. *生物技术通报*, 2023, 39 (8):106-113
Zhan Y, Zhou L B, Jin W J, Du Y, Yu L X, Qu Y, Ma Y G, Liu R Y. Research progress in plant leaf color mutation induced by radiation. *Biotechnology Bulletin*, 2023, 39 (8):106-113
- [63] Chen L, Lai J, He T, Rong J, Tarin M W K, Zheng Y.

- Differences in photosynthesis of variegated temple bamboo leaves with various levels of variegation are related to chlorophyll biosynthesis and chloroplast development. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2018, 143 (2):144-153
- [64] Wang L, Yue C, Cao H L, Zhou Y H, Zeng J M. Biochemical and transcriptome analyses of a novel chlorophyll-deficient chlorina tea plant cultivar. *BMC Plant Biology*, 2014, 14:352
- [65] Shen J Z, Zou Z W, Zhang X Z, Zhou L, Wang Y H, Fang W P, Zhu X J. Metabolic analyses reveal different mechanisms of leaf color change in two purple-leaf tea plant (*Camellia sinensis* L.) cultivars. *Horticulture Research*, 2018, 5:7
- [66] Gao X, Zhang C, Lu C, Wang M, Xie N, Chen J, Li Y, Chen J, Shen C. Disruption of photomorphogenesis leads to abnormal chloroplast development and leaf variegation in *Camellia sinensis*. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 720800
- [67] Xie N, Zhang C, Zhou P, Gao X, Wang M, Tian S, Lu C, Wang K, Shen C. Transcriptomic analyses reveal variegation-induced metabolic changes leading to high L-theanine levels in albino sectors of variegated tea (*Camellia sinensis*). *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 169:29-39
- [68] Wang N, Zhu T, Lu N, Wang Z, Yang G, Qu G, Kong L, Zhang S, Ma W, Wang J. Quantitative phosphoproteomic and physiological analyses provide insights into the formation of the variegated leaf in *Catalpa fargesii*. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20 (8):1895
- [69] Yu J J, Zhang J Z, Zhao Q, Liu Y L, Chen S X, Guo H L, Shi L, Dai S J. Proteomic analysis reveals the leaf color regulation mechanism in Chimera Hosta "Gold Standard" leaves. *International Journal of Molecular Sciences*, 2016, 17 (3):346
- [70] Azarin K, Usatov A, Makarenko M, Kozel N, Kovalevich A, Dremuk I, Yemelyanova A, Logacheva M, Fedorenko A, Averina N. A point mutation in the photosystem I P700 chlorophyll a apoprotein A1 gene confers variegation in *Helianthus annuus* L.. *Plant Molecular Biology*, 2020, 103 (4-5):373-389
- [71] Cao W, Du Y, Wang C, Xu L, Wu T. Cscs encoding chorismate synthase is a candidate gene for leaf variegation mutation in cucumber. *Breeding Science*, 2018, 68 (5) : 571-581
- [72] Li W X, Yang S B, Lu Z, He Z C, Ye Y L, Zhao B B, Wang L, Jin B. Cytological, physiological, and transcriptomic analyses of golden leaf coloration in *Ginkgo biloba* L.. *Horticulture Research*, 2018, 5:12
- [73] Chen J C, Li Y Y, He D, Bai M, Li B, Zhang Q X, Luo L. Cytological, physiological and transcriptomic analysis of variegated Leaves in *Primulina pungentisepala* offspring. *BMC Plant Biology*, 2022, 22:419
- [74] Shih T H, Lin S H, Huang M Y, Huang W D, Yang C M. Transcriptome profile of the variegated *Ficus microcarpa* c.v. Milky Stripe Fig leaf. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20 (6):1338
- [75] Zagari N, Sandoval-Ibanez O, Sandal N, Su J, Rodriguez-Concepcion M, Stougaard J, Pribil M, Leister D, Pulido P. SNOWY COTYLEDON 2 promotes chloroplast development and has a role in leaf variegation in both *Lotus japonicus* and *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Plant*, 2017, 10 (5):721-734
- [76] Tsai C C, Wu Y J, Sheue C R, Liao P C, Chen Y H, Li S J, Liu J W, Chang H T, Liu W L, Ko Y Z, Chiang Y C. Molecular basis underlying leaf variegation of a moth orchid mutant (*Phalaenopsis aphrodite* subsp *formosana*). *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8:1333
- [77] Ren J, Zou J, Zou X, Song G, Gong Z, Liu Z, Ji R, Feng H. Fine mapping of BoV1 conferring the variegated leaf in ornamental kale (*Brassica oleracea* var. *acephala*). *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23 (23) : 14853
- [78] Kim S H, Kwon C T, Song G, Koh H J, An G, Paek N C. The rice zebra3 (z3) mutation disrupts citrate distribution and produces transverse dark-green/green variegation in mature leaves. *Rice*, 2018, 11:1
- [79] Hung C Y, Umstead M L, Chen J J, Holliday B M, Kittur F S, Henny R J, Burkey K O, Xie J H. Differential expression of a novel gene EaF82a in green and yellow sectors of variegated *Epipremnum aureum* leaves is related to uneven distribution of auxin. *Physiologia Plantarum*, 2014, 152 (4) : 749-762
- [80] Ishizaki K. Development of schizogenous intercellular spaces in plants. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6:497
- [81] Ishizaki K, Mizutani M, Shimamura M, Masuda A, Nishihama R, Kohchi T. Essential role of the E3 ubiquitin ligase NOPPERABO1 in schizogenous intercellular space formation in the liverwort *Marchantia polymorpha*. *Plant Cell*, 2013, 25 (10):4075-4084
- [82] Keddie J S, Carroll B, Jones J D, Grissem W. The DCL gene of tomato is required for chloroplast development and palisade cell morphogenesis in leaves. *The EMBO Journal*, 1996, 15 (16):4208-4217
- [83] Wang Y, Duby G, Purnelle B, Boutry M. Tobacco VDL gene encodes a plastid DEAD box RNA helicase and is involved in chloroplast differentiation and plant morphogenesis. *The Plant Cell*, 2000, 12 (11):2129-2142
- [84] Naested H, Holm A, Jenkins T, Nielsen H B, Harris C A, Beale M H, Andersen M, Mant A, Scheller H, Camara B, Mattsson O, Mundy J. *Arabidopsis* VARIEGATED 3 encodes a chloroplast-targeted, zinc-finger protein required for chloroplast and palisade cell development. *Journal of Cell Science*, 2004, 117 (20):4807-4818
- [85] Munekage Y N, Inoue S, Yoneda Y, Yokota A. Distinct palisade tissue development processes promoted by leaf autonomous signalling and long-distance signalling in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell and Environment*, 2015, 38

- (6):1116-1126
- [86] 庄维兵, 刘天宇, 束晓春, 渠慎春, 翟恒华, 王涛, 张凤娇, 王忠. 植物体内花青素苷生物合成及呈色的分子调控机制. *植物生理学报*, 2018, 54 (11):1630-1644
Zhuang W B, Liu T Y, Su X C, Qu S C, Zhai H H, Wang T, Zhang F J, Wang Z. The molecular regulation mechanism of anthocyanin biosynthesis and coloration in plants. *Plant Physiology Journal*, 2018, 54 (11):1630-1644
- [87] 杨婷, 薛珍珍, 李娜, 郎校安, 李凌飞, 钟春梅. 铁十字秋海棠斑叶发育过程内参基因筛选及验证. *园艺学报*, 2021, 48 (11):2251-2261
Yang T, Xue Z Z, Li N, Lang X A, Li L F, Zhong C M. Reference genes selection and validation in *Begonia masoniana* leaves of different developmental stages. *Acta Horticulturae Sinica*, 2021, 48 (11):2251-2261
- [88] 薛珍珍, 关鸿发, 李娜, 李凌飞, 钟春梅. 铁十字秋海棠 GASA 家族全基因组鉴定及叶斑形成的初步探索. *园艺学报*, 2023, 50 (7):1482-1494
Xue Z Z, Guan H F, Li N, Li L F, Zhong C M. Genome-wide identification of GASA family and preliminary exploration of leaf variegation formation in *Begonia masoniana*. *Acta Horticulturae Sinica*, 2023, 50 (7):1482-1494
- [89] 孙美. 金线兰叶斑和叶色的结构基础及相关基因的筛选. 上海: 华东师范大学, 2022
Sun M. Structural basis of leaf variegation and ground colour of *Anoectochilus roxburghii* and the screening of related genes. Shanghai: East China Normal University, 2022
- [90] Yamagishi M. How genes paint lily flowers: Regulation of colouration and pigmentation patterning. *Scientia Horticulturae*, 2013, 163:27-36
- [91] Albert N W, Lewis D H, Zhang H, Schwinn K E, Jameson P E, Davies K M. Members of an R2R3-MYB transcription factor family in *Petunia* are developmentally and environmentally regulated to control complex floral and vegetative pigmentation patterning. *Plant Journal*, 2011, 65 (5):771-784
- [92] Schwinn K, Venail J, Shang Y J, Mackay S, Alm V, Butelli E, Oyama R, Bailey P, Davies K, Martin C. A small family of MYB-Regulatory genes controls floral pigmentation intensity and patterning in the Genus *Antirrhinum*. *Plant Cell*, 2006, 18 (4):831-851
- [93] Shang Y J, Venail J, Mackay S, Bailey P C, Schwinn K E, Jameson P E, Martin C R, Davies K M. The molecular basis for venation patterning of pigmentation and its effect on pollinator attraction in flowers of *Antirrhinum*. *The New Phytologist*, 2011, 189 (2):602-615
- [94] Yamagishi M, Shimoyamada Y, Nakatsuka T, Masuda K. Two R2R3-MYB genes, homologs of *Petunia* AN2, regulate anthocyanin biosyntheses in flower tepals, tepal spots and leaves of Asiatic hybrid Lily. *Plant and Cell Physiology*, 2010, 51 (3):463-474
- [95] Lafountain A M, McMahan H E, Reid N M, Yuan Y W. To stripe or not to stripe: The origin of a novel foliar pigmentation pattern in monkeyflowers (*Mimulus*). *New Phytologist*, 2023, 237 (1):310-322
- [96] Cao Z, Sui S Z, Yang Q, Deng Z N. A single gene controls leaf background color in *Caladium* (Araceae) and is tightly linked to genes for leaf main vein color, spotting and rugosity. *Horticulture Research*, 2017, 4:16067
- [97] Khalekuzzaman M, Kim K J, Kim H J, Jung H H, Jang H S. Comparison of green and variegated foliage plant species based on chlorophyll fluorescence parameters under different light intensities. *Pakistan Journal of Botany*, 2015, 47 (5):1709-1715
- [98] Mishra L S, Funk C. The FtsHi enzymes of *Arabidopsis thaliana*: Pseudo-proteases with an important function. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22 (11):5917