

## 植物白化基因的作用机制与研究进展

史琳, 陈彦\* (聊城大学生命科学学院, 山东聊城 252000)

**摘要** 白化是一种植物叶色突变现象, 引起叶色白化的原因有很多, 但是作用机制基本相同, 都是由叶绿素缺失或者叶绿体发育受阻造成的。综述近年国内外关于植物白化基因的研究现状, 相关基因的克隆以及发展应用, 为植物白化基因的进一步研究提供参考。

**关键词** 白化基因; 叶绿素; 叶绿体; 作用机制; 基因克隆

**中图分类号** S184 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2017)12-0132-04

## Function Mechanism and Research Progress of Plant Albino Gene

SHI Lin, CHEN Yan\* (College of Life Science, Liaocheng University, Liaocheng, Shandong 252000)

**Abstract** Albino is a common mutation of the leaf color. There are many reasons for albino, but the function mechanisms are basically the same, which is caused by the lack of chlorophylls and the undeveloped-chloroplasts. To summarize the findings about albino gene in recent years at home and abroad, clone and apply albino genes for providing the reference for the research of albino gene of plant.

**Key words** Albino gene; Chlorophyll; Chloroplast; Function mechanism; Gene cloning

植物白化是一种植物叶色突变类型, 其叶片内叶绿体往往不能正常发育, 叶绿素含量极低甚至没有<sup>[1]</sup>。植物白化苗内由于缺少叶绿素, 所以无法进行正常的光合作用, 其白化苗往往依靠种子中的营养物质(胚乳)来维持生长, 一旦种子内的营养物质消耗殆尽, 白化植株就会死亡, 这属于致死突变。然而, 有些白化植株在生长发育过程中能够由白化转绿, 苗期叶片白化, 发育后期, 叶片内进行叶绿体重建, 合成叶绿素, 使原本白化的叶片逐渐复绿, 从而能够进行光合作用继续正常生长, 这种突变是不致死的。

白化现象在植物界广泛存在, 目前科研人员已在多种植物中发现了白化现象, 如水稻<sup>[2]</sup>、玉米<sup>[3]</sup>、拟南芥<sup>[4]</sup>、烟草<sup>[5]</sup>、大麦<sup>[6]</sup>、小麦<sup>[7]</sup>、大豆<sup>[8]</sup>、棉花<sup>[9]</sup>、向日葵、马铃薯、桑树、茶树<sup>[10]</sup>、甘蔗<sup>[11]</sup>、高粱<sup>[12]</sup>、雷竹<sup>[13]</sup>等。植物白化产生的机制非常复杂, 它受到植物内部基因与外部环境的共同作用, 笔者着重介绍几种植物白化基因的研究现状。

## 1 白化基因的作用机制

**1.1 白化基因与叶绿素生物合成和降解** 叶绿素是植物进行光合作用的重要色素, 其含量变化直接导致叶色变化, 所以植物白化现象与叶绿素代谢有很大关系。叶绿素代谢是一个非常复杂的酶促反应过程, 其合成由 20 多个基因编码 16 种酶催化完成。相关基因与负责编码的关键酶分别是 *HEM A1*、*HEM A2*、*HEM A3* 编码合成谷氨酰-tRNA 还原酶, *GSA1*、*GSA2* 编码合成谷氨酸酯-1-半醛 2,1 氨基变位酶, *HEM B1*、*HEM B2* 编码合成 S2 氨基酮戊酸脱水酶, *HEM C* 编码合成胆色素原脱氨酶, *HEM D* 编码合成尿卟啉原Ⅲ合成酶, *HEM E1*、*HEM E2* 编码合成尿卟啉原Ⅲ脱羧酶, *HEM F1*、*HEM F2* 编码合成粪卟啉原Ⅲ氧化酶, *HEM G1*、*HEM G2* 编码合成原卟啉原氧化酶, *CHL H*、*CHL I1*、*CHL I2*、*CHL D* 编码合成 Mg-螯合酶, *CHL M* 编码合成 Mg-原卟啉 IX 甲基转移

酶, *CR D1* 编码合成 Mg-原卟啉 IX 单甲基酯环化酶, *DVR* 编码合成 3,8-联乙炔叶绿素酸酯 a, 8-乙炔基还原酶, *PO-RA*、*PORB*、*PORC* 编码合成原叶绿素酸酯氧化还原酶, *CHL G* 编码合成叶绿素合酶, *CAO* 编码合成叶绿素酸酯 a 加氧酶<sup>[14]</sup>。目前研究的叶绿素合成途径主要为 Glu(谷氨酸)→ALA→PBG(胆色素原)→Uro III→Proto IX→Mg-Proto IX→Pchl(原叶绿素酸)→Chl a(叶绿素 a)→Chl b(叶绿素 b), 其中任何一个步骤发生错误、任何一个位点或基因发生突变, 都有可能影响叶绿素正常的生物合成<sup>[15]</sup>。2006 年 Zhang 等<sup>[16]</sup>在水稻控制叶绿素合成的镁离子螯合酶基因中发现了 2 个相关基因 *CHL I*、*CHL D* 的突变, 从而使镁离子螯合酶的活性下降, 叶绿素的合成出现困难, 产生了白化水稻苗。Fang 等<sup>[17]</sup>在水稻穗的发芽突变体白化表型中发现突变基因 *OsPDS*、*OsZDS*, 这 2 个基因负责叶绿素的合成, 由于相关基因突变, 该水稻叶片内叶绿素的含量很低, 从而使植物出现白化现象。李瑞清等<sup>[18]</sup>在水稻白化转绿突变体 *G<sub>9</sub>* 中和王军等<sup>[19]</sup>在水稻白化转绿突变体 *v13(t)* 中也有类似的发现。叶绿素的生物合成是一个很复杂的酶促反应过程, 是决定光合效率的重要因素。任何一个相关基因或者位点发生突变, 都有可能引起植物白化。

**1.2 白化基因与叶绿体发育** 叶绿体是存在于绿色植物中进行光合作用的细胞器, 起源于前质体。当前质体接受到光照时, 叶绿体基因与核基因相互作用, 从而使前质体发育成叶绿体。叶绿体是双层膜细胞器, 内部是类囊体, 中间充满了基质。由于类囊体膜上有进行光化学反应的重要分子, 因此又称光合膜。Motohashi 等<sup>[20]</sup>曾在玉米白化突变体中发现与白化相关的突变基因 *apg1*, 该基因导致甲基转移酶基因突变, 从而导致光合电子传递体——质体醌的合成受阻, 从而引起类囊体膜的形态结构异常, 叶绿体发育不完善, 最后引起玉米的白化。Liu 等<sup>[21]</sup>在刺竹的白化突变体 *ab1* 和 *ab2* 中发现了基因 *L14* 的突变, 该基因会引起叶绿体 50S 核糖体蛋白的表达出现异常, 从而影响叶绿体的正常生长发育, 最后导致刺竹出现白化现象。在水稻白化突变体 *v1*、*v2*、*v3* 的苗

**基金项目** 聊城大学校级项目(318011314)。

**作者简介** 史琳(1989—), 男, 山东济南人, 硕士研究生, 研究方向: 植物生理学。\* 通讯作者, 副教授, 博士, 硕士生导师, 从事植物激素与植物生长发育关系的研究。

**收稿日期** 2017-03-17

期,也发现了一些基因的突变,致使叶绿体正常生长发育出现问题,最终引起植物的白化<sup>[22]</sup>。因此,所有影响叶绿体正常发育的基因都可能引起植物的白化。

**1.3 白化基因与类胡萝卜素的合成** 高等植物的光合色素除叶绿素外,还有类胡萝卜素。类胡萝卜素在光合作用中能够吸收和传递光能,另外还有一定的还原性,保护叶绿素不会受到光的氧化分解。2008年,Fang等<sup>[17]</sup>在水稻中发现了4个与类胡萝卜素合成相关的基因 *OsPDS*、*OsZDS*、*OsCRTISO-β* - *OsLCY*,这4个基因与类胡萝卜素的前体物质——脱落酸的合成有关。一旦这些基因发生突变,叶片中脱落酸含量就会降低,类胡萝卜素的合成受阻,类胡萝卜素含量低,致使大量的叶绿素在没有类胡萝卜素保护的情况下被光氧化分解,叶绿素含量迅速下降,最终引起水稻的白化。2012年,Lü等<sup>[23]</sup>也在水稻中发现了类似的基因 *Cyt P450*,该基因主要参与叶黄素的合成,该基因的突变同样导致水稻的白化现象。

**1.4 白化基因与遗传物质的稳定性** 1991年,Iba等<sup>[24]</sup>在水稻中发现了白化基因 *V3*,该基因负责编码核糖核酸还原酶(RNR)的大、小亚基,RNR是维持细胞遗传物质稳定性的重要酶。基因 *V3* 发生突变后,遗传物质的稳定性遭到破坏,致使水稻出现白化现象。

## 2 几种代表植物的白化基因

**2.1 拟南芥白化基因** 拟南芥是1种重要的模式植物,对其白化基因的相关研究也有很多发现。早在1997年 Sundberg等<sup>[4]</sup>就在拟南芥中发现了白化基因 *ALBINO3*,该基因负责参与光合作用中叶绿体复合体的合成,由于该基因突变,叶绿体类囊体膜无法正常合成,叶绿体发育出现缺陷,从而造成拟南芥的白化。1999年 Carol等<sup>[25]</sup>从白化拟南芥中分离出了 *IM* 基因,*IM* 基因负责编码 *IM* 蛋白,*IM* 蛋白是类胡萝卜素降解的协同因子,该蛋白可以保护叶绿体的形成,并且免受光氧化的损害,该基因突变会阻碍叶绿体的正常合成,造成拟南芥的白化。进入21世纪后又有更多的白化基因被发现。2004年 Gutiérrez-Nava等<sup>[26]</sup>发现了白化基因 *CLB4*,该基因负责编码 *MEP* 途径中最后一个酶——*HDS* 的合成。2006年 Teng等<sup>[27]</sup>在拟南芥白化突变体中确定了相应的白化基因 *cia5* 所在的区间。2007年 Qin等<sup>[28]</sup>利用 T-DNA 插入突变技术发现了白化基因 *PDS*,该基因负责参与拟南芥体内类胡萝卜素的生物合成,由于类胡萝卜素的合成出现障碍,拟南芥叶片内的叶绿素含量也出现异常,从而引起植株的白化现象。2009年 Yu等<sup>[29]</sup>在拟南芥白化突变体中发现引起白化的基因 *accD*。2010年 Wu等<sup>[30]</sup>在白化突变体 *pdm1* 中也发现了白化基因 *pdm1*,并且对该基因进行了区间定位。在对拟南芥白化基因的研究过程中还发现,未参与光合作用的基因发生突变同样可以引起叶色白化。但其作用机制不清,需要进一步的研究。

**2.2 茶树白化基因** 茶树作为我国重要的经济作物与观赏植物历来受到极大的关注。由于白茶的部分原材料就是来源于白化茶的叶片,所以茶树叶片的白化现象就更加引起人

们的重视。茶树的白化现象在我国古代就有记载,最早见于《茶经》,后世的《大观茶论》《峨眉山志》《学林》《茶录》等也均有记载。由于茶树在我国有较大的种植面积,且我国是世界上第二大茶叶生产国,所以关于茶树白化基因的研究主要集中于我国。Ma等<sup>[31]</sup>在茶树中发现了3个与茶树白化相关的基因,分别是 *GsGluTR*、*CsChls*、*CsCAO*。这3个基因分别负责编码茶树谷氨酸-tRNA 还原酶、茶树叶绿素合酶、茶树叶绿素酸醋氧化酶,这3个酶都是茶树叶绿素合成的关键酶。其中 *CsChls*、*CsCAO* 的表达量与茶树叶色的深浅变化有密切关系,即通过控制相关叶绿素合成酶的表达就能影响植物的白化现象。*GsGluTR* 的白化作用机制还有待于进一步研究。邓婷婷等<sup>[32]</sup>利用 qRT-PCR 分析出安吉白茶 *UBA1* 基因在白化期的表达量是返绿期的2.49倍,说明 *UBA1* 的表达与茶树的白化有关。李娜娜<sup>[33]</sup>在新梢白化茶树中发现,白化叶片的1-脱氧-D-木酮糖-5-磷酸合成酶基因 *DXS1* 和 *DXS2* 以及原叶绿素酸酯还原酶基因 *Por1* 和 *Por2* 表达受到显著抑制,导致叶片的叶绿素和类胡萝卜素含量缺乏,推测由于基因的突变,阻碍叶片类囊体的发育,最终引起叶片的白化。利用实时荧光定量 PCR 技术研究安吉白茶白化现象还发现,安吉白茶白化突变与 *PPR* 基因、*HD-Zip* 转录因子、*WRKY* 转录因子、泛素连接酶、泛素蛋白基因、泛素碳末端水解酶基因及逆转座子有大的关系,它们均在叶片白化过程中活跃表达,在叶片返绿过程中下调表达<sup>[34]</sup>。

**2.3 水稻白化基因** 水稻是世界上第二大粮食作物,在我国的东北、南方地区都有大面积的种植。水稻不仅是重要的粮食作物,还是植物功能组学研究的单子叶模式植物。随着水稻全基因组测序工作的全部完成,关于水稻的基因功能与作物育种都成为如今的研究热点。目前在水稻中发现的叶色突变基因有80多个,其中白化突变体有12个,除了第12号染色体外,其余11条染色体上都有所发现。

根据水稻后期能否转绿,白化突变体可以分为两类,即白化致死突变体和白化转绿突变体。早在1975年日本学者 Iwata等<sup>[35]</sup>就对水稻的白化现象有所介绍。当时他报道了 *al1* ~ *al11* 白化突变体11例,并通过三体法将这些白化基因分别定位在第1、第3、第4、第5、第6号染色体上。之后人们进行了大量工作发现了很多白化致死突变基因。Jung等<sup>[36]</sup>在2003年利用 T-DNA 插入突变克隆技术,发现了第3号染色体上负责编码镁离子螯合酶亚基的基因 *OsChlH*,该基因突变使得叶绿素合成受阻,水稻叶片在苗期出现白化现象,最后致死。Gothandam等<sup>[37]</sup>于2005年在水稻中克隆了一个与叶绿体发育相关的基因 *OsPPR1*,该基因编码叶绿体的转运多肽,由于基因突变,叶绿体发育受阻,水稻叶片在苗期白化,最后致死。2005年 Lee等<sup>[38]</sup>在水稻中发现了白化基因 *OsCAO1/2*,该基因负责编码叶绿素 a 加氧酶,这种酶能够催化叶绿素 a 转化成叶绿素 b,该基因突变使得植物叶片白化、矮化,严重时早衰致死。2005年余庆波等<sup>[39]</sup>发现的 *alb21* 是一个白化突变体,且将该白化基因定位在3号染色体上。2010年 Wang等<sup>[40]</sup>在水稻中发现了白化基因 *OsDVR*,该基因

负责编码联乙炔还原酶,该酶在叶绿素 a 的形成中起到关键作用。由于白化基因 *OsDVR*,叶绿素合成受阻,水稻叶片在苗期出现白化现象,生长缓慢,严重时致死。2013 年程世超等<sup>[41]</sup>将白化致死突变体 *abl4* 的白化基因定位在水稻第 4 号染色体上。2013 年 Gong 等<sup>[42]</sup>将水稻白化致死突变体 *asl1* 基因定位在水稻的第 1 号染色体上。

水稻白化转绿突变体是特意改良的品种,关于白化转绿突变体近几年也有了很大的发现。2006 年 Xia 等<sup>[43]</sup>在白化转绿突变体 *al12* 中发现了相关的基因。2007 年 Chen 等<sup>[44]</sup>在对水稻白化转绿突变体的研究中发现了白化基因 *gra*,并且将其标记定位在水稻的第 2 号染色体上。2008 年张向前等<sup>[45]</sup>也在水稻白化转绿突变体中发现了白化基因 *sgra*。2008 年张毅等<sup>[46]</sup>利用籼稻与意大利梗稻杂交,从后代中发现了白化转绿突变体 *gra*。

还有一些特殊部位的白化现象,例如由水稻 *OsCHR4* 基因所导致的叶片近轴部白化。还有引起水稻叶脉白化的突变基因 *virescent-1*<sup>[47]</sup>、*up(t)*<sup>[48]</sup>、*Oswm*<sup>[49]</sup> 和 *Oswm2*<sup>[50]</sup>,以及一些茎部白化的基因。

**2.4 其他植物白化基因** 除了上述植物外,其他植物的白化基因在近年也有所发现。Whelan 等<sup>[51]</sup>曾在黄瓜白化致死突变体中发现了白化基因 *ls*,之后又发现了白化基因 *pl*。LÓPEZ 等<sup>[52]</sup>曾在西瓜白化叶色突变体中发现了白化隐性基因 *ys*。玉米中的 *rps12* 基因能够保证玉米叶绿体的正常发育,对玉米叶色的变化起着重要作用<sup>[53]</sup>。在番茄中也发现 *LeTHIC* 基因通过控制硫胺素合成酶的表达,造成番茄叶片以及茎部的白化<sup>[54]</sup>。利用 RT-PCR 技术从大豆、拟南芥、棉花中扩增出控制合成 1-脱氧木酮糖-5-磷酸合成酶的基因 *CLA* 片段,通过农杆菌侵染的方法,发现被 *CLA* 基因所侵染的蕹菜均出现了不同程度的白化现象<sup>[55]</sup>。在大麦、高粱、甘蔗、大豆等植物中也都有白化基因的发现。

### 3 白化基因在生产以及科学上的应用

水稻白化基因虽然在一些方面对农业生产、经济发展有负面作用,但是在科学研究以及部分农业生产中有着重要的作用。例如水稻白化突变体就是理想的试验材料,它可以用于育种的标记性状。近年科学家们利用白化基因,人为地控制叶色突变体,再通过回交、杂交等方法去除作物中白化基因所带来的负面性状,从而确保作物种质的纯度与质量<sup>[56]</sup>。水稻白化转绿突变体也是品种改良的特异材料,人们可以通过白化转绿的现象,相对轻松地确定目标基因的区间,进而进行下一步研究<sup>[57]</sup>。而对茶叶、烟草等经济作物的研究表明,白化基因对茶叶、烟草的经济性状有着促进作用。对于浙江的安吉白茶而言,由于白化基因的作用茶树叶片叶绿素含量极低,茶叶叶色雪白,虽然叶片中叶绿素含量少,但是氨基酸含量高,赋予了安吉白茶特殊的风味。烟草中,白化基因的表达,使得烟草叶片呈现白色状态,烟草叶片中胺类物质的含量增加,用此类烟草叶片制得的香烟别有一番风味。因此,无论在科研、生产育种,还是人类生活等方面,对白化基因的研究都具有重要意义。

### 4 白化基因研究展望

纵观国内外的研究进展,植物的白化基因虽然已逐渐被了解,但是对白化基因的了解一直处于初级阶段。虽然植物白化突变体材料很多,但白化基因种类并不多,被克隆的白化基因则更少,一些被发现的白化基因的具体功能以及调节机制暂不清楚。以水稻为例,虽然在除 12 号染色体以外的 11 条染色体中,发现了 140 多个与叶色相关的突变基因,但是白化基因不足 30 个,被克隆出来的基因只有 12 个。关于核-质基因组不亲和性的问题,以及质体信号通路引起白化的分子作用机制并不清楚。随着很多植物的基因组被完全测序,以及 RNAi、DNA chip 等技术的应用,植物功能基因组学与生物信息学的不断延伸,与植物叶色相关的白化基因不断地被发现,其白化基因的作用机制与分子机理的研究会更加深入。加强植物叶色白化基因的研究,对于植物在生产上的应用以及深入了解光合作用的分子机制等都具有重要意义。

### 参考文献

- [1] CHEN T, ZHANG Y D, ZHAO L, et al. Physiological character and gene mapping in a new green-revertible albino mutant in rice[J]. *J Genet Genomics*, 2007, 34(4): 331-338.
- [2] WU L Q, LI R Q, SHU Q Y, et al. Characterization of a new green-revertible albino mutant in rice[J]. *Crop Sci*, 2011, 51(6): 6-15.
- [3] SCHMITZ-LINNEWEBER C, WILLIAMS-CARRIER R E, WILLIAMS-VOELKER P M, et al. A pentatricopeptide repeat protein facilitates the trans-splicing of the maize chloroplast *rps12* pre-mRNA[J]. *Plant cell*, 2006, 18(10): 2650-2663.
- [4] SUNDBERG E, SLAGTER J G, FRIDBORG I, et al. *ALBINO3*, an *Arabidopsis* nuclear gene essential for chloroplast differentiation, encodes a chloroplast protein that shows homology to proteins present in bacterial membranes and yeast mitochondria[J]. *Plant cell*, 1997, 9(5): 717-730.
- [5] BAE C H, ABE T, MATSUYAMA T, et al. Regulation of chloroplast gene expression is affected in *ali*, a novel tobacco albino mutant[J]. *Ann Bot*, 2001, 88(4): 545-553.
- [6] YARONSKAYA E, ZIEMANN V, WALTER G, et al. Metabolic control of the tetrapyrrole biosynthetic pathway for porphyrin distribution in the barley mutant *albostrians*[J]. *Plant J*, 2003, 35(4): 512-522.
- [7] HOU D Y, XU H, DU G Y, et al. Proteome analysis of chloroplast proteins in stage albinism line of winter wheat (*Triticum aestivum*) *FAR5*[J]. *BMB Rep*, 2009, 42(7): 450-455.
- [8] ZHANG H, ZHANG D, HAN S, et al. Identification and gene mapping of a soybean chlorophyll-deficient mutant[J]. *Plant Breed*, 2011, 130(2): 133-138.
- [9] KARACA M, SAHA S, CALLAHAN F E, et al. Molecular and cytological characterization of a cytoplasmic-specific mutant in pima cotton (*Gossypium barbadense* L.)[J]. *Euphytica*, 2004, 139(3): 187-197.
- [10] 王开荣. 白化茶种质资源综合性状研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2006.
- [11] 林俊芳, 张银东, 陈如凯, 等. 基因枪法转化甘蔗胚性愈伤组织获得转基因甘蔗白化苗[J]. 福建农业大学学报, 1997, 26(1): 18-23.
- [12] 胡希远, 王国栋. 脉冲磁场对高粱生长发育的影响[J]. 陕西农业科学, 1993(3): 7-8.
- [13] 付顺华, 吴家森, 余永清, 等. 雷竹种子特性及苗期生长观察[J]. 山东林业科技, 2002(1): 11-12.
- [14] 王平荣, 张帆涛, 高家旭, 等. 高等植物叶绿素生物合成的研究进展[J]. 西北植物学报, 2009, 29(3): 629-636.
- [15] 史典义, 刘忠香, 金危危. 植物叶绿素合成、分解代谢及信号调控[J]. 遗传, 2009, 31(7): 698-704.
- [16] ZHANG H T, LI J J, YOO J-H, et al. Rice *Chlorina-1* and *Chlorina-9* encode ChlD and ChlI subunits of Mg-chelatase, a key enzyme for chlorophyll synthesis and chloroplast development[J]. *Plant molecular biology*, 2006, 62(3): 325-337.
- [17] FANG J, CHAI C L, QIAN Q, et al. Mutations of genes in synthesis of the carotenoid precursors of ABA lead to pre-harvest sprouting and photo-oxidation in rice[J]. *Plant J*, 2008, 54(2): 177-189.

- [18] 李瑞清, 武立权, 舒庆尧, 等. 一个新的水稻白化转绿突变体  $G_0$  的特性研究[J]. 核农学报, 2010, 24(5): 881–886.
- [19] 王军, 杨杰, 陈志德, 等. 水稻白化转绿突变体  $v13(t)$  的生理特性和基因定位[J]. 中国农业科学, 2011, 44(10): 1973–1979.
- [20] MOTOHASHI R, ITO T, KOBAYASHI M, et al. Functional analysis of the 37 kDa inner envelope membrane polypeptide in chloroplast biogenesis using a *Ds*-tagged *Arabidopsis* pale-green mutant[J]. Plant J, 2003, 34(5): 719–731.
- [21] LIU N T, JANE W N, TSAY H S, et al. Chloroplast genome aberration in micropropagation-derived albino *Bambusa edulis* mutants, *ab1* and *ab2* [J]. Plant Cell Tiss Org Cult, 2007, 88(2): 147–156.
- [22] KUSUMI K, SAKATA C, NAKAMURA T, et al. A plastid protein NUS1 is essential for build-up of the genetic system for early chloroplast development under cold stress conditions[J]. Plant journal, 2011, 68(6): 1039–1050.
- [23] LÜ M Z, CHAO D Y, SHAN J X, et al. Rice carotenoid  $\beta$ -ring hydroxylase CYP97A4 is involved in lutein biosynthesis[J]. Plant and cell physiology, 2012, 53(6): 987–1002.
- [24] IBA K, TAKAMIYA K I, TOH Y, et al. Formation of functionally active chloroplasts is determined at a limited stage of leaf development in vivisection mutants of rice[J]. Dev Genet, 1991, 12(5): 342–348.
- [25] CAROL P, STEVENSON D S, 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]. Plant cell, 1999, 11(1): 57–68.
- [26] GUTIÉRREZ-NAVA M L, GILLMOR C S, JIMÉNEZ L F, et al. *CHLOROPLAST BIOGENESIS* genes act cell and noncell autonomously in early chloroplast development[J]. Plant Physiol, 2004, 135(1): 471–482.
- [27] TENG Y S, SU Y S, CHEN L J, et al. Tic21 is an essential translocon component for protein translocation across the chloroplast inner envelope membrane[J]. Plant cell, 2006, 18(9): 2247–2257.
- [28] QIN G J, GU H Y, MA L G, et al. Disruption of phytoene desaturase gene results in albino and dwarf phenotypes in *Arabidopsis* by impairing chlorophyll, carotenoid, and gibberellin biosynthesis[J]. Cell Res, 2007, 17(5): 471–482.
- [29] YU Q B, JIANG Y, CHONG K, et al. AtECB2, a pentatricopeptide repeat protein, is required for chloroplast transcript *accD* RNA editing and early chloroplast biogenesis in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant J, 2009, 59(6): 1011–1023.
- [30] WU H, ZHANG L X. The PPR protein PDM1 is involved in the processing of *rpoA* pre-mRNA in *Arabidopsis thaliana* [J]. Chin Sci Bull, 2010, 55(30): 3485–3489.
- [31] MA C L, CHEN L, WANG C X, et al. Differential expression analysis of different albescent stages of ‘Anji Baicha’ [*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze] using cDNA microarray[J]. Scientia horticulturae, 2007, 148: 246–254.
- [32] 邓婷婷, 吴扬, 李娟, 等. 茶树泛素活化酶基因全长 cDNA 克隆及序列分析[J]. 茶叶科学, 2012, 32(6): 500–508.
- [33] 李娜娜. 新梢白化茶树生理生化特征及白化分子机理研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2015.
- [34] 张亚丽, 赵丽萍, 马春雷, 等. 茶树亲环素基因 cDNA 全长的分析鉴定与原核表达[J]. 茶叶科学, 2007, 27(2): 120–126.
- [35] IWATA N, SATOH H, OMURA T. Linkage analysis by use of trisomics in rice (*Oryza sativa* L.): IV. Linkage groups locating on chromosomes 2 and 10[J]. Japan J Breed, 1981, 31: 66–67.
- [36] JUNG K H, HUR J, RYU C H, et al. Characterization of a rice chlorophyll-deficient mutant using the T-DNA gene-trap system[J]. Plant Cell Physiol, 2003, 44(5): 463–472.
- [37] GOTHANDAM K M, KIM E S, CHO H, et al. OsPPR1, a pentatricopeptide repeat protein of rice is essential for the chloroplast biogenesis[J]. Plant molecular biology, 2005, 58(3): 421–433.
- [38] LEE S, KIM J H, YOO E S, et al. Differential regulation of chlorophyll a oxygenase genes in rice[J]. Plant molecular biology, 2005, 57(6): 805–818.
- [39] 余庆波, 江华, 米华玲, 等. 水稻白化突变体 *alb21* 生理特性和基因定位[J]. 上海师范大学学报(自然科学版), 2005, 34(1): 70–75.
- [40] WANG P R, GAO J X, WAN C M, et al. Divinyl chlorophyll (ide) a can be converted to monovinyl chlorophyll (ide) a by a divinyl reductase in rice[J]. Plant physiology, 2010, 153(3): 994–1003.
- [41] 程世超, 刘合芹, 翟国伟, 等. 水稻白化致死突变体 *abl4* 的鉴定和基因定位[J]. 中国水稻科学, 2013, 27(3): 240–246.
- [42] GONG X D, JIANG Q, XU J L, et al. Disruption of the rice plastid ribosomal protein S20 leads to chloroplast developmental defects and seedling lethality[J]. G3 (Bethesda), 2013, 3(10): 1769–1777.
- [43] XIA J C, WANG Y P, MA B T, et al. Ultrastructure and gene mapping of the albino mutant *all2* in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Acta genetica sinica, 2006, 33(12): 1112–1119.
- [44] CHEN T, ZHANG Y D, ZHAO L, et al. Physiological character and gene mapping in a new green-revertible albino mutant in rice[J]. J Genet Genomics, 2007, 34(4): 331–338.
- [45] 张向前, 邹金松, 朱海涛, 等. 水稻早熟多子房突变体 *font5* 的遗传分析和基因定位[J]. 遗传, 2008, 30(10): 1349–1355.
- [46] 张毅, 吕俊, 李云峰, 等. 水稻白化转绿基因对农艺性状和外观品质的影响[J]. 作物学报, 2008, 34(2): 284–289.
- [47] KUSUMI K, SAKATA C, NAKAMURA T, et al. A plastid protein NUS1 is essential for build-up of the genetic system for early chloroplast development under cold stress conditions[J]. Plant J, 2011, 68(6): 1039–1050.
- [48] LI H-C, QIAN Q, WANG B, et al. Identification and chromosomal localization of rice white panicle[J]. Chin Sci Bull, 2003, 48(3): 268–270.
- [49] LI N, CHU H-W, WEN T-Q, et al. Genetic analysis and mapping of the rice white midrib mutant *Osum* [J]. Acta Agric Shanghai, 2007, 23(1): 1–4.
- [50] HU J-T, ZHANG J, LI Y-Y, et al. Genetic analysis and mapping of a rice white midrib mutant *Osum2* [J]. Hereditas, 2008, 31(9): 1201–1206.
- [51] WHELAN E D P. Inheritance of aradiation-induced light sensitive mutant of cucumber[J]. J Amer Soc Hort Sci, 1972, 97(6): 65–67.
- [52] LÓPEZ-ANIDO F, CRAVERO V, COINTRY E. Inheritance of yellow seedling lethal in *Cucurbita maxima* Duch. [J]. Cucurbit genetics cooperative report, 2005, 28(9): 73–74.
- [53] SCHMITZ-LINNEWEBER C, WILLIAMS-CARRIER R E, WILLIAMS-VOELKER P M, et al. A pentatricopeptide repeat protein facilitates the *trans*-splicing of the maize chloroplast *rps12* pre-mRNA [J]. Plant cell, 2006, 18(10): 2650–2663.
- [54] 程旭东. 番茄的硫胺素合成酶基因 *LeTHIC* 的克隆及功能分析[D]. 北京: 中国科学院遗传与发育研究所, 2008.
- [55] 张怡, 徐克东, 杨松, 等. 薹菜病毒诱导基因沉默体系构建[J]. 华北农学报, 2013, 28(6): 65–70.
- [56] 舒庆尧, 陈善福, 吴殿星, 等. 新型不育系全龙 A 的选育与研究[J]. 中国农业科学, 2001, 34(4): 349–354.
- [57] 舒庆尧, 夏英武, 左晓旭, 等. 二系杂交水稻制繁种中利用标记辅助去杂技术[J]. 浙江农业大学学报, 1996, 22(1): 56–60.

(上接第 131 页)

- [3] 禹娟红. 不同产地党参药材质量评价研究进展[J]. 中国中医药科技, 2016, 23(4): 503–504.
- [4] 熊丽, 吴丽芳. 观赏花卉的组织培养与大规模生产[M]. 北京: 化学工业出版社, 2003: 80–83.
- [5] 周祖富. 几种观赏花卉的组织培养和快速繁殖[J]. 基因组学与应用生物学, 1992(2): 86–88.
- [6] 胡重怡, 郑少清, 陈兴江, 等. 烟草无菌苗培养前的种子消毒技术研究[J]. 中国烟草科学, 2007, 28(2): 45–46.