

甘蓝型油菜角果特异白化种质的遗传和生理特性

江莹芬, 吴新杰, 费维新, 李强生, 荣松柏, 初明光, 陈凤祥
(安徽省农业科学院作物研究所 / 国家油料改良中心合肥油菜分中心, 合肥 230031)

摘要: 本研究对在甘蓝型油菜中发现的一种新型角果特异白化种质的形态特征、遗传及生理特性进行了研究, 结果表明: 该种质具经济器官特异性白化的特点, 即营养器官正常, 生殖生长阶段所有的经济器官如花蕾、花、角果、种子均表现为白化突变。白化株结实性差, 纯合白化种子未发育成熟就干瘪萎缩。通过对该角果特异白化株与野生型油菜杂交创建的分离群体分离比进行统计, 表明该性状为 1 对核基因控制的不完全显性突变。纯合白化株系中几乎没有叶绿素和类胡萝卜素, 但有少量生育酚的合成, 光合速率显著低于野生型或接近于零, 超微结构观察也未发现有完整叶绿体结构。结合已有研究报道, 初步推断该特异白化种质为类胡萝卜素合成调控基因或决定叶绿体发育基因发生突变所引起。因角果是油菜最重要的光合器官, 对油菜产量形成起着至关重要的作用, 本研究为进一步揭示叶绿体发育以及角果光合作用形成的分子生理奠定了基础。

关键词: 油菜; 角果特异白化; 叶绿素; 叶绿体; 光合作用

Genetic and Physiological Characteristics of *Brassica napus* Germplasm Resources Showing Albino Silique

JIANG Ying-fen, WU Xin-jie, FEI Wei-xin, LI Qiang-sheng, RONG Song-bai, CHU Ming-guang, CHEN Feng-xiang
(Institute of Crop Science, Anhui Academy of Agricultural Science/National Oil Crops Improvement Center,
Hefei Rapeseed Sub-center, Hefei 230031)

Abstract: Chlorophyll is the most important organism where plant photosynthesis takes place, and plays a curial role in plant growth and crop yield production. Albino plants showed complete loss of chlorophyll. In this study, the genetic, morphological and physiological characteristics of an albino silique mutant in *Brassica napus* L. were carried out. No chlorophyll was found on the reproductive tissues such as the buds, flowers, siliques and developing seeds, while vegetative tissues including leaves and stems kept green as wild type plants. This mutant that are heterozygous at albino locus exhibited lower fertility, while the mutant being homozygous were completely sterile. By genetic and phenotypic analysis of reciprocal F_1 as well as was observed and F_2 segregating population, the silique showing albino phenotype was controlled by one pair of nuclear gene in an incomplete dominant manner. Almost no chlorophyll and carotenoids, but a small amount of tocopherol were detected in homozygous albino mutant, and no intact chloroplast structure was found through Transmission Electron Microscope. The photosynthetic rate was also significantly lower than that of the wild type or close to zero. Gained from the knowledge in previous studies, the preliminary result suggested that the albino phenotype in this mutant was likely resulted from the mutations of the genes involved in the synthesis of carotenoids or the development of chloroplast. Thus, this work laid a foundation for future isolating the albino gene and further revealing the molecular mechanism of chloroplast development and silique photosynthesis.

Key words: *Brassica napus* L.; silique specific albino; chlorophyll; chloroplast; photosynthesis

收稿日期: 2019-10-31 修回日期: 2019-11-22 网络出版日期: 2019-12-26

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20191031006>

第一作者研究方向为油菜分子育种, E-mail: xiaoyingmm@126.com

通信作者: 陈凤祥, 研究方向为油菜遗传育种, E-mail: chenfx66@foxmail.com

基金项目: 国家重点研发计划项目(2016YFD0100202-16、2018YFD0100604); 国家科技重大专项(2018ZX08020001-005)

Foundation project: The National Key Research and Development Project (2016YFD0100202-16, 2018YFD0100604), National Science and Technology Major Project (2018ZX08020001-005)

叶绿体是绿色植物叶肉细胞中进行光合作用的细胞器,被喻为“养料制造工厂”和“能量转换站”。叶绿体结构复杂,由叶绿体外被、类囊体和基质3部分组成。光合作用在类囊体进行,其含有光合色素和电子传递链组分。高等植物叶绿体含有4种色素为叶绿素a、叶绿素b、叶黄素及类胡萝卜素。前二者为主要的的光合色素,直接参与光合作用,后二者仅起吸收和传递光能的作用,因此叶绿素是光合作用中最重要色素,对植物的生长及农作物产量的形成具有极其重要的作用。当叶绿素遭到破坏或降解后,绿色器官就会出现缺绿症状。白化是叶绿素缺失突变体中最彻底最严重的一类,其最典型特征是叶绿体不能正常发育,叶绿素缺失,光合作用不能进行^[1]。白化形成原因复杂,涉及很多的调控途径和代谢过程,受内部基因和外部环境共同作用,其中的一个或多个因素的共同作用均可导致植物叶色白化的产生^[1-2]。

作物产量90%~95%是光合产物,油菜中,角果既是重要的光合器官又是经济器官。油菜开花前,叶片和茎是全株的光合器官,开花后,叶片开始逐步脱落,开花后20d油菜光合作用就完全被角果代替^[3]。叶和角果在油菜的生长发育和产量形成过程中起到不同的作用,而角果对产量的贡献更大。现有研究表明,油菜籽产量有90%来自于角果的光合产物,直接来自于叶片的光合产物不到10%^[4]。最新的分子生物学研究证明,角果壁的组织特异光合作用差异是种子含油量差异的原因,在种子发育过程中,淀粉含量和重要的脂质合成调控基因WRINKLED1的表达均与角果壁的光合活性有关。同时,角果长差异可能导致角果壁光合面积、碳水化合物和最终粒重的差异^[5-6]。相比而言,水稻穗部光合产物仅占水稻植株总光合产物的5.4%左右^[7]。因此,研究角果的光合作用对提高油菜产量意义重大。

前期研究,在甘蓝型油菜中发现了1种特殊的角果特异性白化种质,该种质营养器官均正常,到了生殖生长阶段,所有的经济器官,如花蕾、花、角果、种子均表现为白化。为探明该白化种质的遗传和生理生化特性,本试验对其形态特征、遗传、光合色素含量、光合速率、超微结构等方面进行了研究,结果为进一步明确该种质在叶绿体发育及角果光合作用形成的分子生理奠定了基础。

1 材料与方法

1.1 研究材料

研究材料为甘蓝型正常野生型种质、油菜角

果特异性白化种质,及二者正反交后代分离群体,2015-2018年试验材料间种植于安徽省农科院试验田,按常规管理。

1.2 测定项目与方法

植株表型性状观察和遗传分析主要是全生育期观察比较白化株系和正常株系的农艺性状,重点是不同组织的叶色性状;成熟期在F₂分离群体中每种表型随机选取10株考查主花序长度、有效角果数、角果长、每角粒数等主要农艺性状,计10株平均值。以白化株和正常野生型油菜为父母本正反交,F₁自交,F₂分株系种植,每个株系200株左右,统计F₂白化性状的分离比。

光合色素含量测定是在F₂分离群体中选取正常表型、白化杂合、白化纯合3种不同表型单株。取相同部位的叶片和授粉后20d左右的角果皮进行色素含量测定^[8]。

取F₂分离群体中不同表型单株授粉后20d左右的角果皮同一部位,参照Fang等^[9]的方法进行叶绿体超微结构观察。

采用光合测定仪Licor-6300测定光合速率,晴天15:00左右田间自然光下测量,每种表型测量4次,计平均值。

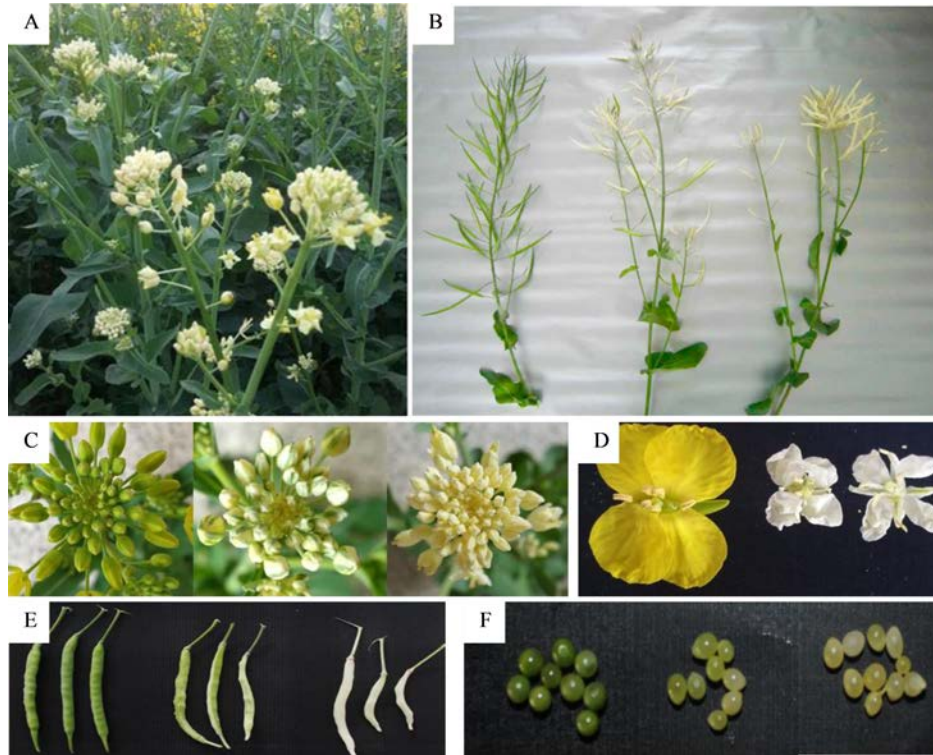
取F₂分离群体中野生型和纯合型白化单株授粉后20d左右的角果皮、种子,采用液相法测定生育酚含量^[10]。

2 结果与分析

2.1 白化种质的形态特征和遗传分析

白化种质在苗期和正常野生型油菜没有任何区别,长势正常,叶片、茎秆均是正常绿色,但从现蕾开始,该株系花蕾、花瓣、花梗、角果、种子均显现出白化性状,从表型上观察可分为杂合型白化和纯合型白化:杂合型白化单株角果为白化条斑,纯合型白化单株角果则表现为纯白;白化株系花瓣皱缩,明显小于正常花瓣,角果也明显短于野生型。部分白化单株在主分枝上靠近角果的位置有白色条斑(图1)。生长后期随着气温升高,部分杂合型白化株系的白化程度会有所减轻,白化条斑减小,纯合型白化植株则无变化。

杂合型白化单株和野生型单株正反交F₁均表现正常单株和白化单株1:1分离,收获F₁单株自交后代种子,分株系种植,调查统计不同F₂株系各单株白化性状,发现野生型株系后代全部正常,不分离,白化株系分离出3种表型单株:正常、角果



A: 白化种质大田生长情况; B~F: 分别为 F_2 分离群体中野生型、杂合型白化和纯合型白化油菜的分支、花蕾、花、角果、种子, 每张图片中从左到右分别为正常野生型、杂合型白化、纯合型白化

A: The albino mutant in the field, B~F: Indicate respectively of branches, buds, flowers, siliques and seeds in a F_2 segregation population, in each picture from left to right are normal wild type plant, heterozygous albino, homozygous albino

图 1 角果白化种质的形态特征

Fig.1 The morphological characteristics of silique albinomutant

白化条斑、角果完全白化, 分离比为 1 : 2 : 1, 因此, 确定该白化性状是由 1 对核基因控制的不完全显性遗传。

由于白化角果的光合作用受阻, 纯合型白化角果种子不能正常发育, 授粉后 30 d 左右, 种子逐渐干瘪皱缩, 最后枯萎, 不能发育成正常种子; 杂合型白化角果发育也明显受阻, 但能少量结实(表 1)。

因此, 该角果白化种质的繁殖只能从杂合型单株上收获自交种子。

2.2 光合色素含量分析

对 F_2 分离群体中正常表型、杂合白化、纯合白化 3 种不同表型单株的叶片和角果皮的叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量进行了测定, 由图 2 可以看出, 在叶片中, 不同表型单株之间的色素含量差

表 1 F_2 分离群体中 3 种不同表型株系农艺性状分析

Table 1 Statistic analysis of three agronomic traits in F_2 segregation population

表型 Phenotype	主花序长度 (cm) Length of the main inflorescence	全株有效角果数 Number of effective pods per plant			角果长度 (cm) Length of silique	每角粒数 Seeds per pod
		主花序 Main inflorescence	分枝 Branches	总数 Total		
正常野生型 Wild type	54.5	72.7	157.5	230.2	5.5	185.2
杂合型白化 Heterozygous albino	56.6	58.5	241.3	299.7	4.7	3.3
纯合型白化 Homozygous albino	39.7	22.6	85.2	107.8	3.9	0.1

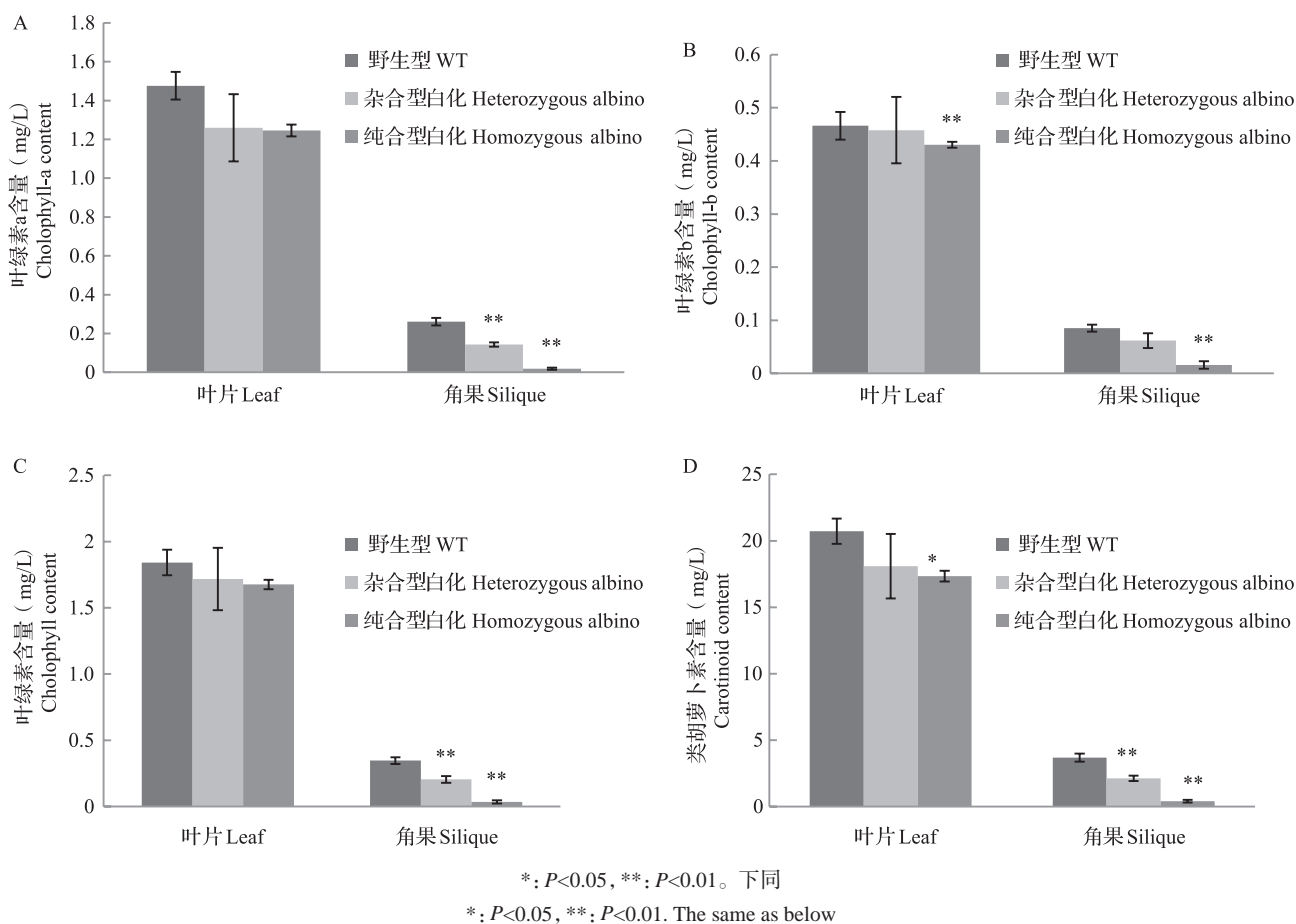


图2 F_2 分离群体中不同基因型单株叶片和角果皮中的光合色素含量
Fig.2 Photosynthetic pigment contents of different genotype individuals in F_2 segregation

异不明显,除纯合白化型的叶绿素 b 含量和野生型相比差异极显著,类胡萝卜素含量和野生型相比差异显著外,其余的色素含量和野生型相比差异均不显著;而在角果皮中,纯合型白化的叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素含量和类胡萝卜素含量和野生型相比,均达到了极显著水平,除叶绿素 b 外,杂合型白化的各种色素含量和野生型相比也达到了极显著水平,并且纯合白化单株角果皮中的叶绿素和类胡萝卜素含量几乎接近 0。

2.3 叶绿体超微结构观察

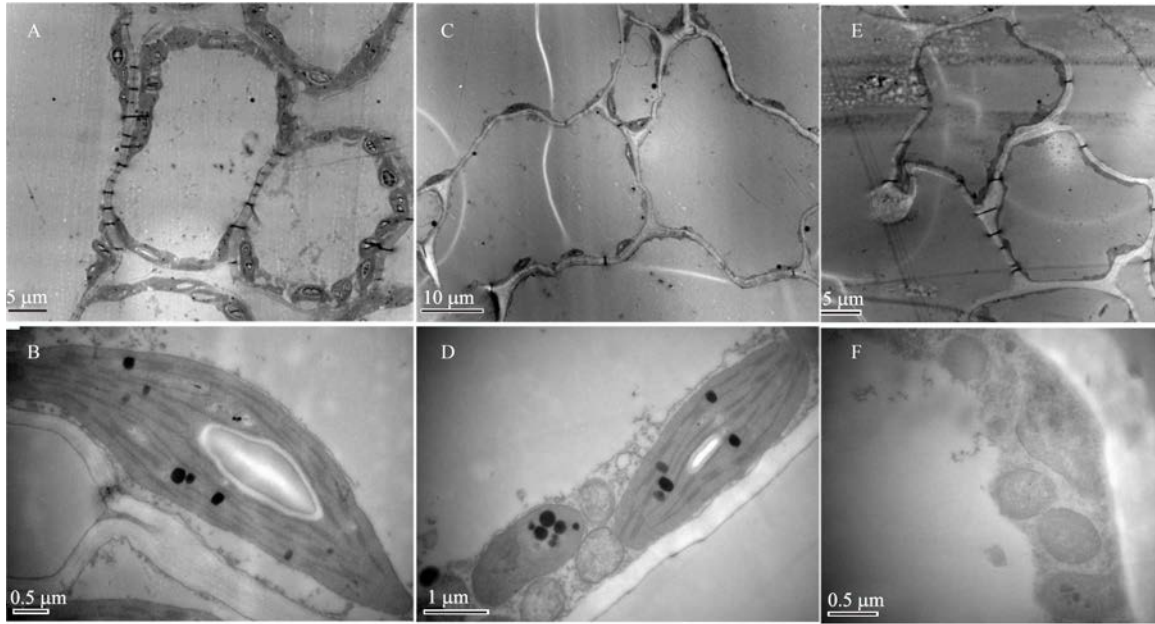
通过透射电镜观察可以发现,在正常野生型角果皮细胞内的细胞器结构完整、清晰,叶绿体中含有基粒、基质和基质类囊体,同时还有淀粉粒,说明物质合成代谢正常(图 3A、B);在杂合白化基因型角果皮细胞中,叶绿体数目明显减少,在不同的视野里还观察到有未发育的囊状结构(图 3C、D);纯合白化基因型角果皮中则未见有完整的叶绿体存在(图 3E、F)。

2.4 光合速率的分析

受叶绿素含量低和发育不完善叶绿体的影响,白化角果的光合速率(以 CO_2 计)显著低于野生型,野生型光合速率为 $2.47 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$,杂合白化型为 $1.21 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$,差不多是野生型的 50%,纯合白化型的光合速率实际测量值为 $0.46 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$,是野生型光合速率的 16%(图 4)。但从纯合型白化角果的结实几乎为 0 看,纯合型白化的光合速率实际上应该接近 0,可能是在测量时,由于纯合型白化角果较小,光合室内夹到了部分绿色角果柄,从而产生了误差。

2.5 生育酚含量分析

从图 5 可见,野生型植株的角果皮和种子中均有较高含量的 α -生育酚、 γ -生育酚;纯合型白化角果、种子内均只有 α -生育酚,其中角果皮中的 α -生育酚含量为 $5.4 \mu\text{g}/\text{g}$,种子中的 α -生育酚含量为 $3.7 \mu\text{g}/\text{g}$,角果皮中的含量明显高于发育中种子,可能是由于授粉后 20 d 的发育种子尚处于早期



A: 正常表型细胞; B: 正常表型叶绿体; C: 杂合型白化细胞; D: 杂合型白化叶绿体; E: 纯合型白化细胞; F: 纯合型白化叶绿体
 A: Cell ultrastructure of the wild type, B: chloroplast of the wild type, C: Cell ultrastructure of the heterozygous albino, D: chloroplast of heterozygous albino, E: Cell ultrastructure of the homozygous albino, F: chloroplast of homozygous albino

图 3 不同基因型角果皮的细胞超微结构

Fig.3 Cell ultrastructure of different genotype siliques observed by Transmission Electron Microscope

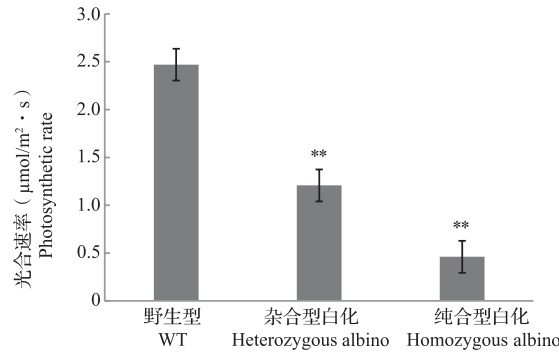


图 4 不同基因型单株角果皮的光合速率

Fig.4 Photosynthetic rate of different genotype siliques

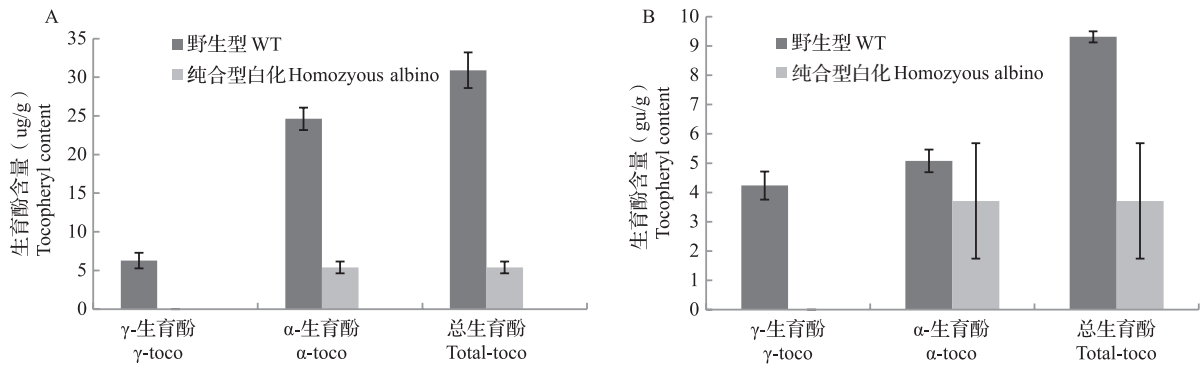


图 5 野生型和杂合突变体角果 (A)、种子 (B) 的生育酚含量

Fig.5 The tocopherol content of wild type and homozygous mutational siliques (A) and seeds (B)

阶段,水分含量较高。

3 讨论

白化现象广泛存在于植物界,大部分白化苗因缺乏叶绿素,不能正常进行光合作用,有致死效应,限制了其在理论研究和实际应用中的利用价值,但有一种特殊的白化转绿突变体能够存活,如水稻中4叶期白化转绿突变体在杂交制种纯度控制上得到了应用^[11]。本研究中的白化种质则非常罕见,只在油菜的经济器官表现白化,营养器官均正常。本研究对该特异白化种质的遗传和生理生化特性进行了研究,证实其叶绿体不能正常发育,受单个核基因控制并呈不完全显性遗传。该特异白化种质对于控制光合作用或叶绿体发育有关基因的研究是一个很好材料,尤其因为油菜角果壁的光合作用与籽粒含油量、粒重等密切相关^[5-6],也是遗传育种和研究植物光合作用机理及相关基因的功能、光形态建成等生理过程的良好材料。同时因该白化种质具组织特异性,其组织特异启动子可为基因工程提供重要元件,具有重大的应用前景。

双子叶植物中的生育酚在植物的叶绿体中合成,多分布于绿色组织及种子胚内,有 α 、 β 、 γ 、 δ 等8种同分异构体,其中以 α -生育酚在人体内的活性最强^[12]。已知拟南芥尿黑酸合成的关键酶对羟基苯丙酮酸双加氧酶(HPPD)发生突变会导致生育酚和类胡萝卜素缺乏,从而最终引起植株白化^[13]。同时尿黑酸是生育酚合成前体,也是质体醌的合成前体,当参与光合色素类胡萝卜素合成的八氢番茄红素脱氢酶基因(PDS)功能丧失,能引起多条代谢途径变化,不仅导致植株(果实)白化,还引起质体醌和生育酚缺乏^[14-16]。本研究对角果白化种质的生育酚和类胡萝卜素含量均进行了测定,结果表明纯合型白化角果中生育酚有较多积累,说明其不是HPPD基因引起的突变,但其类胡萝卜素含量基本接近于0,有可能是其他调控类胡萝卜素合成的基因所引起。

目前,关于叶色变异的研究多集中在模式植物水稻中,已报道的水稻叶色突变体超过190份,定位的叶色突变基因超过145个,这些基因广泛分布于水稻12条染色体上^[17]。目前已克隆了大量通过不同途径参与叶片中叶绿素合成和叶绿体发育的叶色基因^[18-23]。其中叶绿素的生物合成途径已经比较清楚,整个生物合成过程需要15步反应,涉及15种酶,

在拟南芥中已分离了27个编码这些酶的基因^[24-25],合成途径中任何一个基因突变,都能引起叶色变异。在水稻的这些叶色变异突变体中,与幼穗白化相关的突变相对较少,目前报导的有WPI^[26]、WP4^[27]、WP6^[28]、WP(t)^[29]、WLP1^[30]、ST-WP^[31]、SLWP^[32]、St-fon^[33]、WSLWP^[34]、WSPI^[35]、WLP6^[36]等,其中WLP1、WPI、ST-WP已被克隆,这几个基因均与叶绿体发育相关,WPI基因编码一个缬氨酸-tRNA合成酶,主要参与调控叶绿体核糖体的发育;WLP1基因编码一个50S核糖体大亚基蛋白L13,抽穗期幼穗呈现白化表型;ST-WP基因编码核糖核苷酸还原酶小亚基蛋白(RNRS1),该基因突变后减弱二聚体的形成,进而影响质体基因组的复制,抑制叶绿体的发育分化。该特异白化种质也有可能是叶绿体发育相关基因突变所引起。

尽管植物白化的研究取得了一定进展,但由于其调控机制复杂,其分子机制尚未研究透彻。本研究中的油菜角果特异白化基因的定位和克隆工作正在进行中,虽然在水稻中报导了多例穗部白化突变,但突变体均同时在叶片上出现不同程度的白化条纹或叶色减淡,且均是隐性基因控制,和本研究中的白化均有所不同。目前油菜角果白化基因的精细定位结果表明,定位区间内无控制叶绿素生物合成途径中的编码15个相关酶的相关基因(未发表),因此,对该基因及其启动子进行分离,研究其功能,将有可能揭示植物组织特异性白化的分子新机制,并为油菜角果的光合作用调控模式及油菜产量形成研究奠定基础。

参考文献

- [1] 朱明库,胡宗利,周爽,李亚丽,陈国平. 植物叶色白化研究进展. 生命科学, 2012, 24(3): 255-261
Zhu M K, Hu Z L, Zhou S, Li Y L, Chen G P. Research progress of plant leaf albino. Chinese Bulletin of Life Sciences, 2012, 24(3): 255-261
- [2] Kumari M, Clarke H J, Small I, Siddique K H M. Albinism in plants: a major bottleneck in wide hybridization, androgenesis and doubled haploid culture. Critical Reviews in Plant Sciences, 2009, 28(6): 393-409
- [3] 赵懿. 油菜光合功能衰退研究. 北京: 中国农业科学院, 2006
Zhao Y. Study on photosynthetic functional decline for oilseed rape (*Brassica napus* L). Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2006
- [4] 李凤阳,何激光,官春云. 油菜叶片和角果光合作用研究进展. 作物研究, 2011, 25(4): 405-409
Li F Y, He J G, Guan C Y. Research progress of photosynthesis of rape leaves and siliques. Crop Research, 2011, 25(4): 405-409

- [5] Hua W, Li R J, Zhan G M, Liu J, Li J, Wang X F, Liu G H, Wang H Z. Maternal control of seed oil content in *Brassica napus* the role of silique wall photosynthesis. *The Plant Journal*, 2011, 69 (3): 432-444
- [6] Li N, Song D J, Peng W, Zhan J P, Shi J Q, Wang X F, Liu G H, Wang H Z. Maternal control of seed weight in rapeseed (*Brassica napus* L.): the causal link between the size of pod (mother, source) and seed (offspring, sink). *Plant Biotechnology Journal*, 2019, 17 (4): 736-749
- [7] 宋桂云, 徐正进, 苏慧, 王翠花, 宫雅琴, 孙海燕. 不同穗型的两个水稻品种株型的研究. 内蒙古民族大学学报: 自然科学版, 2006, 21 (3): 294-299
Song G Y, Xu Z J, Su H, Wang C H, Gong Y Q, Sun H Y. The study on plant shape of different panicle rice varieties. *Journal of Inner Mongolia University for Nationalities: Natural Sciences Edition*, 2006, 21 (3): 294-299
- [8] Lichtenthaler H K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods Enzymol*, 1987, 148: 350-382
- [9] Fang L K, Li Y F, Gong X P, Sang X C, Ling Y H, Wang X W, Cong Y F, He G H. Genetic analysis and gene mapping of a dominant presenescent leaf gene *PSL3* in rice (*Oryza sativa* L.). *Chinese Science Bulletin*, 2010, 55: 1676-1681
- [10] Zhang W, Liu T, Ren G, Hörtensteiner S, Zhou Y, Cahoon E B, Zhang C. Chlorophyll degradation: the tocopherol biosynthesis-related phytol hydrolase in *Arabidopsis* seeds is still missing. *Plant Physiology*, 2014, 166: 70-79
- [11] Hunter S C, Cahoon E B. Enhancing vitamin E in oilseeds: unraveling tocopherol and tocotrienol biosynthesis. *Lipids*, 2007, 42 (2): 97-108
- [12] 杜永, 潘启民, 徐大勇, 徐敏权. 水稻白化苗性状的遗传分析. *植物遗传资源学报*, 2002, 3 (1): 20-22
Du Y, Pan Q M, Xu D Y, Xu M Q. Inheritance of albino seedling character in rice. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2002, 3 (1): 20-22
- [13] Norris S R, Barrette T R, DellaPenna D. Genetic dissection of carotenoid synthesis in *Arabidopsis* defines plastoquinone as an essential component of phytoene desaturation. *The Plant Cell*, 1995, 7 (12): 2139-2149
- [14] Qin G, Gu H, Ma L, Peng Y, Qu L J. Disruption of phytoene desaturase gene results in albino and dwarf phenotypes in *Arabidopsis* by impairing chlorophyll, carotenoid, and gibberellin biosynthesis. *Cell Research*, 2007, 17 (5): 471-482
- [15] Wilson F M, Harrison K, Armitage A D, Simkin A J, Harrison R J. Crispr/cas9-mediated mutagenesis of phytoene desaturase in diploid and octoploid strawberry. *Plant Methods*, 2019, 15: 45
- [16] Quadrona L, Rodriguez M C, López M, Bermúdez L, Nunes-Nesi A, Fernie A R, Descalzo A, Asis R, Rossi M, Asurmendi S, Carrari F. Coupling virus-induced gene silencing to exogenous green fluorescence protein expression provides a highly efficient system for functional genomics in *Arabidopsis* and across all stages of tomato fruit development. *Plant Physiology*, 2011, 156 (3): 1278-1291
- [17] 孙亚利, 李万昌, 姬生栋. 水稻苗期叶色失绿基因的研究概况. *湖北农业科学*, 2015, 54 (11): 2564-2568
Sun W L, Li W C, Ji S D. Research overview on the rice seeding leaf chlorosis genes. *Hubei Agriculture Science*, 2015, 54 (11): 2564-2568
- [18] Yoo S C, Cho S H, Sugimoto H, Li J, Kusumi K, Koh H J, Iba K, Paek N C. Rice *Virescent3* and *Stripe1* encoding the large and small subunits of ribonucleotide reductase are required for chloroplast biogenesis during early leaf development. *Plant Physiology*, 2009, 150: 388-401
- [19] Sugimoto H, Kusumi K, Noguchi K, Yano M, Yoshimura A, Iba K. The rice nuclear gene, *VIRESCENT 2*, is essential for chloroplast development and encodes a novel type of guanylate kinase targeted to plastids and mitochondria. *Plant Journal*, 2007, 52: 512-527
- [20] Dong H, Fei G L, Wu C Y, Wu F Q, Sun Y Y, Chen M J, Ren Y L, Zhou K N, Cheng Z J, Wang J L, Jiang L, Zhang X, Guo X P, Lei C L, Su N, Wang H Y, Wan J M. A rice *virescent-yellow leaf* mutant reveals new insights into the role and assembly of plastid caseinolytic protease in higher plants. *Plant Physiology*, 2013, 162: 1867-1880
- [21] Tan J, Tan Z, Wu F, Sheng P, Heng Y, Wang X, Ren Y, Wang J, Guo X, Zhang X, Cheng Z, Jiang L, Liu X, Wang H, Wan J. A novel chloroplast-localized pentatricopeptide repeat protein involved in splicing affects chloroplast development and abiotic stress response in rice. *Molecular Plant*, 2014, 7: 1329-1349
- [22] Wang Y, Ren Y, Zhou K, Liu L, Wang J, Xu Y, Zhang H, Zhang L, Feng Z, Wang L, Ma W, Wang Y, Guo X, Zhang X, Lei C, Cheng Z, Wan J. *WHITE STRIPE LEAF4* encodes a novel P-type PPR protein required for chloroplast biogenesis during early leaf development. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1116
- [23] Wang L, Wang C, Wang Y, Niu M, Ren Y, Zhou K, Zhang H, Lin Q, Wu F, Cheng Z, Wang J, Zhang X, Guo X, Jiang L, Lei C, Wang J, Zhu S, Zhao Z, Wan J. *WSL3*, a component of the plastid-encoded plastid RNA polymerase, is essential for early chloroplast development in rice. *Plant Molecular Biology*, 2016, 92: 581-595
- [24] Nagata N, Tanaka R, Satoh S, Tanaka A. Identification of a vinyl reductase gene for chlorophyll synthesis in *Arabidopsis thaliana* and implications for the evolution of prochlorococcus species. *The Plant Cell*, 2005, 17 (1): 233-240
- [25] Nagata N, Tanaka R, Tanaka A. The major route for chlorophyll synthesis includes [3, 8-divinyl]-chlorophyllide a reduction in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiology*, 2007, 48 (12): 1803-1808
- [26] Wang Y, Wang C, Zheng M, Lyu J, Xu Y, Li X, Niu M, Long W, Wang D, Wang H, Terzaghi W, Wang Y, Wan J. *WHITE PANICLE 1*, a Val-tRNA synthetase regulating chloroplast ribosome biogenesis in rice, is essential for early chloroplast development. *Plant Physiology*, 2016, 170 (4): 2110
- [27] 王晓雯, 蒋钰东, 廖红香, 杨波, 邹帅宇, 朱小燕, 何光华, 桑贤春. 水稻白穗突变体 *wp4* 的鉴定与基因精细定位. *作物学报*, 2015, 41 (6): 838-844
Wang X W, Jiang Y D, Liao H X, Yang B, Zou S Y, Zhu X Y, He G H, Sang X C. Identification and gene mapping of white panicle mutant *wp4* in *Oryza sativa*. *Journal of Crops*, 2015, 41 (6): 838-844
- [28] 从夕汉, 阮新民, 罗志祥, 白一松, 杨联松, 罗玉祥, 施伏芝. 水稻白穗突变体 *wp6* 的发现及研究. *安徽农业科学*, 2018, 46

- (36): 29-31
Cong X H, Ruan X M, Luo Z X, Bai Y S, Yang L S, Luo Y X, Shi F Z. Discovery and study of white panicle mutant *wp6* in rice. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2018, 46(36): 29-31
- [29] 李红昌, 钱前, 王赞, 李晓波, 朱立煌, 徐吉臣. 水稻白穗突变体基因的鉴定和染色体定位. *科学通报*, 2003, 48(3): 268-270
Li H C, Qian Q, Wang Y, Li X B, Zhu L H, Xu J C. Identification and gene mapping of white panicle mutant in rice. *Chinese Science Bulletin*, 2003, 48(3): 268-270
- [30] Song J, Wei X J, Shao G N, Sheng Z H, Cheng D, Liu C, Jiao G A, Xie L H, Tang S Q, Hu P S. The rice nuclear gene *WLP1* encoding a chloroplast ribosome L13 protein is needed for chloroplast development in rice grown under low temperature conditions. *Plant Molecular Biology*, 2014, 84: 301-314
- [31] 陈叶平, 翟哲, 杨文君, 孙健, 舒小丽, 吴殿星. 水稻条白叶和白穗突变基因 *St-wp* 的遗传分析与精细定位. *核农学报*, 2015, 29(7): 1246-1252
Chen Y P, Zhai Z, Yang W J, Sun J, Shu X L, Wu D X. Genetic analysis and fine mapping of *St-wp* gene in mutant rice with stripe white leaf and white panicle. *Journal of Nuclear Agricultural Science*, 2015, 29(7): 1246-1252
- [32] 周坤能, 夏加发, 马廷臣, 王元奎, 李泽福. 水稻条纹叶和白穗基因 *stwp* 的定位及变异分析. *中国水稻科学*, 2018, 32(4): 325-334
Zhou K N, Xia J F, Ma T C, Wang Y L, Li Z F. Mapping and mutation analysis of stripe leaf and white panicle gene *SLWP* in rice. *Chinese Journal of Rice Science*, 2018, 32(4): 325-334
- [33] 陈德西, 李婷, 曲广林, 黄文娟, 何忠全, 李仕贵. 水稻条斑和颖花异常突变体 *st-fon* 的鉴定与遗传分析. *中国水稻科学*, 2012, 26(6): 677-685
Chen D X, Li T, Qu G L, Huang W J, He Z Q, Li S G. Characterization and genetic analysis of a streaked and abnormal glumous flower mutant *st-fon*. *Chinese Journal of Rice Science*, 2012, 26(6): 677-685
- [34] 金怡, 刘合芹, 汪得凯, 陶跃之. 一个水稻苗期白条纹及抽穗期白穗突变体的鉴定和基因定位. *中国水稻科学*, 2011, 25(5): 461-466
Jin Y, Liu H Q, Wang D K, Tao Y Z. Genetic analysis and gene mapping of a white striped leaf and white panicle mutant in rice. *Chinese Journal of Rice Science*, 2011, 25(5): 461-466
- [35] Zhang Z G, Cui X A, Wang Y W, Wu J X, Gu X F, Lu T G. The RNA editing actor *WSP1* is essential for chloroplast development in rice. *Molecular Plant*, 2017, 10(1): 86-98
- [36] 李玲锋, 熊玉毅, 欧阳林娟, 彭小松, 陈小荣, 贺晓鹏, 傅军如, 边建民, 胡丽芳, 徐杰, 贺浩华, 孙晓棠, 朱昌兰. 水稻白条纹叶及白穗突变体 *wlp6* 的鉴定与基因定位. *中国水稻科学*, 2018, 32(6): 22-32
Li L F, Xiong Y Y, Ouyang L J, Peng X S, Chen X R, He X P, Fu J R, Bian J M, Hu L F, Xu J, He H H, Sun X T, Zhu C L. Identification and gene mapping of white stripe leaf and white panicle mutant *wlp6* in rice. *Chinese Journal of Rice Science*, 2018, 32(6): 22-32