

陈海元, 朱晓妹, 张所兵, 等. 一个水稻斑马叶突变体的遗传分析和基因定位[J]. 江苏农业学报, 2021, 37(1): 1-7.  
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2021.01.001

# 一个水稻斑马叶突变体的遗传分析和基因定位

陈海元, 朱晓妹, 张所兵, 张云辉, 方先文

(江苏省农业科学院种质资源与生物技术研究所, 江苏 南京 210014)

**摘要:** 通过甲基磺酸乙酯(EMS)诱变, 获得了1个可以稳定遗传的水稻斑马叶突变体 *zebra2-2*。与野生型相比, 突变体从苗期开始表现出黄绿相间的斑马叶表型, 而且不同叶位叶片的表型存在差异, 新叶较老叶的表型更加明显。30 ℃ 条件下可恢复为绿-淡黄相间表型。此外, 突变体的抽穗期延迟, 株高、穗长、每穗粒数和籽粒大小均显著降低。遗传分析结果表明, 突变体的突变表型受1对隐性基因控制。图位克隆结果表明, 突变体 *ZEBRA2* 基因的第3 342位碱基由G突变为A, 使得编码的氨基酸由甘氨酸突变成天冬氨酸, 导致突变体呈现斑马叶表型。

**关键词:** 水稻; 斑马叶; 遗传分析; 基因定位

中图分类号: S511.035.2

文献标识码: A

文章编号: 1000-4440(2021)01-0001-07

## Genetic analysis and gene mapping of a zebra leaf mutant in rice

CHEN Hai-yuan, ZHU Xiao-mei, ZHANG Suo-bing, ZHANG Yun-hui, FANG Xian-wen

(*Institute of Germplasm Resources and Biotechnology, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China*)

**Abstract:** A zebra leaf mutant *zebra2-2* with stable inheritance was identified through ethyl methanesulfonate (EMS) mutagenesis. Compared with the wild type, the mutant displayed yellow and green zebra leaf phenotype since seeding stage, and leaves at different positions showed variable mutant phenotypes, new leaves showed more significant zebra leaf phenotype than the older leaves. Seedlings at 30 ℃ could recover the yellow and green zebra leaf phenotype. In addition, the heading date of mutant was delayed, and the plant height, panicle length, spikelet number per panicle and kernel size were significantly reduced. Genetic analysis demonstrated that the mutant phenotype was controlled by a single recessive nuclear gene. Map-based cloning results revealed that a single base G to A substitution at the 3 342 position from ATG start codon, caused a Gly-to-Asp substitution of *ZEBRA2* gene in *zebra2-2*, which resulting in the zebra leaf phenotype of *zebra2-2*.

**Key words:** rice; zebra leaf; genetic analysis; gene mapping

类胡萝卜素在植物中具有多种功能<sup>[1]</sup>。除了作为光系统中的捕光色素外, 类胡萝卜素还能保护光合元件免受活性氧(ROS)的伤害<sup>[2-3]</sup>。类胡萝卜素还是合成脱落酸(ABA)的前体物质, ABA是植物中一类重要的激素, 调节植物种子成熟及萌发和对

外界胁迫的响应<sup>[4]</sup>。因此类胡萝卜素合成的缺陷可能会导致ABA的缺失, 引起种子不休眠或者提前发芽的表型<sup>[5-7]</sup>。类胡萝卜素异构酶(*CRTISO*)是类胡萝卜素生物合成过程中的关键酶<sup>[8-9]</sup>。绿色组织中, 其活性可被光照(比如光异构化)部分替代<sup>[10-11]</sup>。拟南芥*CRTISO*突变体*ccr2*的光形态建成中, 由于前片层体的缺失导致叶绿素积累的延迟<sup>[12]</sup>。

根据肉眼可见的表型, 叶色突变体可被分为淡绿叶(*Virescent*)、条纹(*Stripe*)、白化(*Albino*)、黄叶(*Yellow*)和斑马叶(*Zebra*)等类型。其中 *virescent1-*

收稿日期: 2020-04-09

基金项目: 江苏省自然科学基金项目(BK20180309)

作者简介: 陈海元(1988-), 男, 江苏徐州人, 博士, 助理研究员, 主要从事水稻基因功能解析及分子设计育种研究。(Tel) 025-84390321; (E-mail) 15150530179@163.com

通讯作者: 方先文, (E-mail) 2431240491@qq.com

*virescent3* 突变体是温敏型叶色突变体<sup>[13-15]</sup>。*LCM6-LCM8* 突变体对温度不敏感<sup>[16]</sup>。斑马叶突变体因叶片上黄绿(或黄白)相间的表型而得名,水稻、玉米和高粱等单子叶植物中已经鉴定出了很多斑马叶突变体<sup>[17-20]</sup>。斑马叶的表型很大程度上依赖于温度、光照以及发育时期等环境因子<sup>[19-20]</sup>。水稻、玉米和狼尾草(Pearl millet)中一些斑马叶突变体只在发育的早期出现,随后逐渐消失<sup>[19-20]</sup>。水稻斑马叶突变体 *1103s* 对温度敏感,只有在高温(30℃)-低温(20.0~23.1℃)-高温(26℃或更高)的温度循环诱导下才表现出斑马叶的表型<sup>[21]</sup>。水稻 *zebra-necrosis (zn)* 突变体在光照/黑暗或高温/低温改变条件下,叶片不同部位叶绿体的形成受到不平衡损伤,导致斑马叶表型的出现<sup>[22]</sup>。目前水稻中鉴定的 16 个非等位斑马叶突变体中,*ZEBRA-NECROSIS (ZN)*、 *$\beta$ -OsLCY*、*ZEBRA2* 和 *ZLI6* 4 个基因已经被克隆<sup>[22-28]</sup>。*ZN* 基因编码类囊体绑定蛋白,参与类囊体蛋白复合体的组装,保护正在发育的叶绿体<sup>[22]</sup>。 *$\beta$ -OsLCY* 基因编码番茄红素  $\beta$ -环化酶,可能通过保护叶绿体免受光氧化损伤维持叶绿体的发育<sup>[23-24]</sup>。*ZEBRA2* 基因编码类胡萝卜素异构酶,参与水稻的光保护<sup>[23,25-27]</sup>。*ZLI6* 编码一个羧酰 ACP 脱水酶,参与脂肪酸的从头合成<sup>[28]</sup>。

本研究对一个通过甲基磺酸乙酯(EMS)诱变获得的水稻斑马叶突变体,从表型、遗传等方面明确其遗传特性,并对突变基因进行定位、测序与突变位点分析。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

通过 EMS 诱变粳稻品种南粳 46,获得了 1 份水稻斑马叶突变体 *zebra2-2*。经过多代自交后,*zebra2-2* 突变体斑马叶的性状稳定遗传。

### 1.2 叶绿素含量测定

于抽穗期取野生型(WT)和突变体的剑叶、倒二叶和倒三叶叶片各 0.2 g,浸于 2 ml 80% 丙酮中,室温避光浸提 24 h,期间多次混匀。浸提液于 5 000 r/min 离心 10 min,用分光光度计分别测定上清液在 663 nm、645 nm 和 470 nm 处的吸光值。参照 Lichtenthaler<sup>[29]</sup>的方法,测定和计算叶片单位质量叶绿素 a (Chl.a)、叶绿素 b (Chl.b) 和类胡萝卜素(Car)的含量。

### 1.3 温度敏感性试验

野生型和突变体种子于 32℃ 条件下催芽 2 d,将萌发的种子分别播种于 22℃ 和 30℃ 的光照培养箱中(14 h 光照/10 h 黑暗),光照度为 180  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。每隔 1 d 观察幼苗叶片表型的变化。

### 1.4 农艺性状考察

2018 年 5 月中旬,将野生型和 *zebra2-2* 播种,1 个月后移栽于大田,期间考察苗期性状。正常水肥条件下生长至黄熟期,随机选取野生型和 *zebra2-2* 突变体各 10 株,考察株高、分蘖数、剑叶长宽、一次枝梗数、二次枝梗数、每穗粒数、结实率、粒长、粒宽和粒厚等农艺性状。

### 1.5 遗传分析与基因定位

2017 年在南京试点正季以 *zebra2-2* 突变体为母本,分别与野生型、粳稻品种中花 11(ZH11) 和籼稻品种 Dular 杂交获得  $F_1$  代种子。随后在海南试点加代繁殖,获得用于遗传分析和基因定位的  $F_2$  群体的种子, $F_2$  群体于 2018 年南京正季种植。统计 *zebra2-2* 与野生型、ZH11 及 Dular 杂交构建的  $F_2$  群体斑马叶植株和叶片正常植株的比率,并用卡方测验分析统计结果。在 *zebra2-2* 与 Dular 杂交构建的  $F_2$  群体中,筛选隐性极端个体 545 个,用于连锁分析与基因定位。首先选取 10 个极端个体,用均匀分布在水稻 12 条染色体上的 *zebra2-2* 和 Dular 之间多态性好的 SSR 标记进行连锁分析,对突变基因进行初定位。在初定位区间内,寻找其他有多态的 SSR 或者 InDel 标记,分析其他极端个体,完成突变基因的定位。

### 1.6 突变基因的鉴定与验证

通过水稻基因组注释计划(Rice Genome Annotation Project, <https://rapdb.dna.affrc.go.jp>) 对定位区间内的基因进行预测,发现区间内存在一个已经报道的叶片发育相关基因 *ZEBRA2*。对 *zebra2-2* 突变体进行 *ZEBRA2* 基因的基因组(包含启动子和基因编码区)测序,与野生型序列比对,并在定位群体中随机挑选 10 个隐性极端个体对突变位点进行验证。

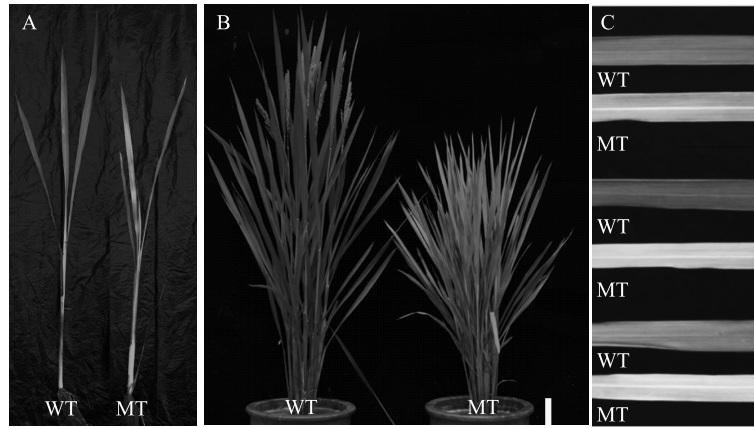
## 2 结果与分析

### 2.1 *zebra2-2* 突变体的表型分析

与野生型相比,*zebra2-2* 突变体叶片从苗期开始就表现出黄绿相间的斑马叶表型,新叶较老叶表型更加明显(图 1A)。发育至抽穗期时,突变体的

剑叶依然表现出明显的斑马叶表型,而老叶的表型部分恢复,最终呈现出淡黄叶的表型(图 1B、图 1C)。对抽穗期时不同叶位叶片的叶绿素含量进行测定,发现突变体剑叶、倒二叶和倒三叶的叶绿素 a

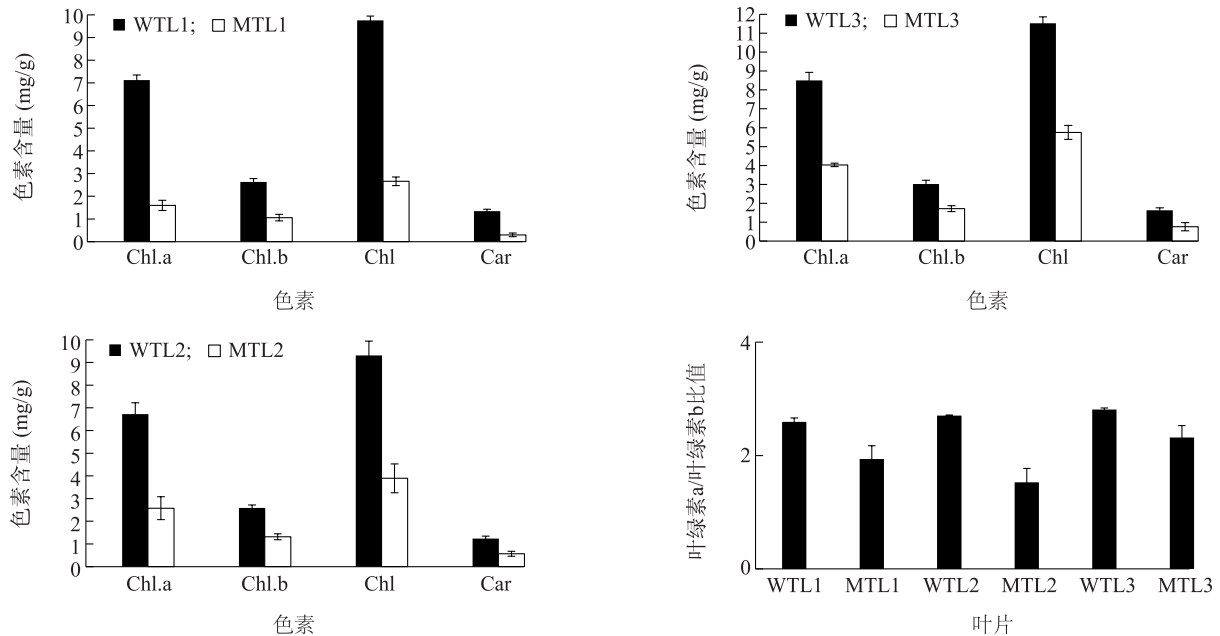
和叶绿素 b 的含量均比野生型显著降低,而且叶绿素 a/叶绿素 b 的比值也显著下降;突变体剑叶(倒一叶)、倒二叶和倒三叶的叶绿素含量逐渐升高,表明后发育叶片的叶绿素合成逐渐恢复(图 2)。



A: 苗期植株, 标尺=2 cm; B: 抽穗期植株, 标尺=10 cm; C: 抽穗期叶片, 从上到下依次为野生型和突变体倒三叶、野生型和突变体倒二叶、野生型和突变体剑叶, 标尺=2 cm。

图 1 野生型 (WT) 和 *zebra2-2* 突变体 (MT) 的表型特征

Fig.1 Morphological characteristics of wild type (WT) and mutant *zebra2-2* (MT)



WTL1 ~ WTL3 分别为野生型倒三叶、倒二叶和剑叶, MTL1 ~ MTL3 分别为突变体倒三叶、倒二叶和剑叶。Chl.a: 叶绿素 a; Chl.b: 叶绿素 b; Chl: 总叶绿素; Car: 类胡萝卜素。

图 2 野生型 (WT) 和 *zebra2-2* 突变体 (MT) 不同叶位叶片叶绿素和类胡萝卜素含量的比较

Fig.2 Comparison of chlorophyll and carotenoid contents in leaves of wild type (WT) and mutant *zebra2-2* (MT) at different leaf positions

## 2.2 *zebra2-2* 突变体的低温敏感性

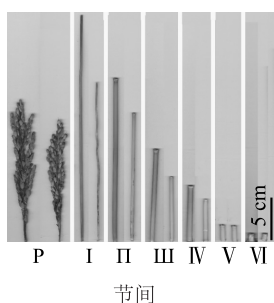
对野生型和突变体进行不同温度处理。*zebra2-*

2 突变体在 22 °C 条件下生长 14 d 后, 叶片呈现出黄-淡黄相间的表型; 而 30 °C 条件下生长 14 d 后, 突

变体的叶片呈现出绿-淡黄相间的表型,与野生型的差异已经不明显(图 3)。以上结果表明 *zebra2-2* 苗期斑马叶表型与生长温度密切相关,对低温更加敏感。

### 2.3 野生型和 *zebra2-2* 突变体农艺性状的比较

突变体的抽穗期比野生型显著延迟,成熟期时突变体的株高较野生型也显著降低(图 1B)。为了进一步分析突变体株高降低的原因,我们对野生型和突变体各个节间的长度进行了测量,发现突变体倒 1 和倒 2 节间长度比野生型显著降低,倒 3 和倒 4 节间没有显著差异,倒 5 和倒 6 节间增加(图 4)。



P: 穗; I~VI: 倒 1~倒 6 节间。

图 4 野生型 (WT) 和 *zebra2-2* 突变体 (MT) 穗和各个节间长度的比较

Fig.4 Comparison of panicle and internode length between wild type (WT) and mutant *zebra2-2* (MT)

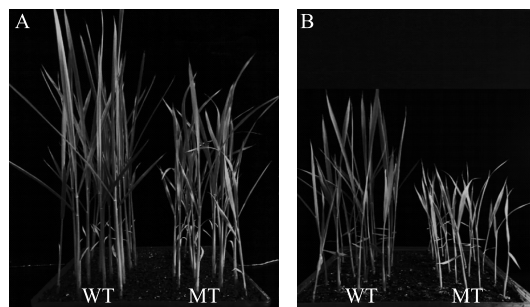
此外,我们对野生型和突变体的其他农艺性状进行比较,发现突变体的剑叶长、剑叶宽、每穗粒数、一次枝梗数、二次枝梗数、粒宽较野生型均显著下降,而有效穗数、结实率和粒长没有显著差异(图 5)。

### 2.4 *zebra2-2* 突变体的遗传分析

将 *zebra2-2* 分别与野生型、粳稻品种 ZH11 和籼稻品种 Dular 杂交,其  $F_1$  的叶片发育正常。*zebra2-2*/WT、*zebra2-2*/ZH11 和 *zebra2-2*/Dular 的  $F_2$  群体中,正常植株与斑马叶植株的比例符合 3:1 的分离比(表 1),表明斑马叶的表型受 1 对隐性基因控制。

### 2.5 *zebra2-2* 突变基因连锁分析与基因定位

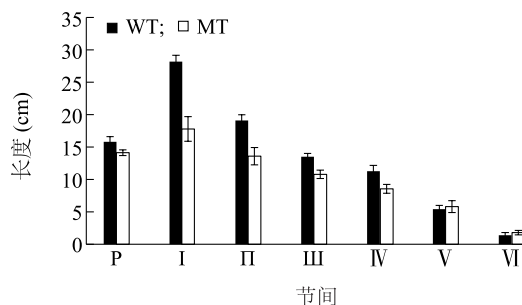
用 *zebra2-2* 和 Dular 作为 DNA 模板,用 463 对 SSR 引物进行多态性分析,得到 155 对多态性较好的引物,多态性频率为 33.48%。用这些引物对 *zebra2-2*/Dular  $F_2$  群体中随机挑选的 10 个与突变体表型相似的极端个体进行连锁分析,发现突变基因与水稻第 11 染色体长臂上的 2 个分子标记 RM1355



A: 30 °C、14 h 光照/10 h 黑暗条件下生长 14 d; B: 22 °C、14 h 光照/10 h 黑暗条件下生长 14 d。

图 3 野生型 (WT) 和 *zebra2-2* 突变体 (MT) 对温度的敏感性比较

Fig.3 Temperature sensitivity of wild type (WT) and mutant *zebra2-2* (MT)

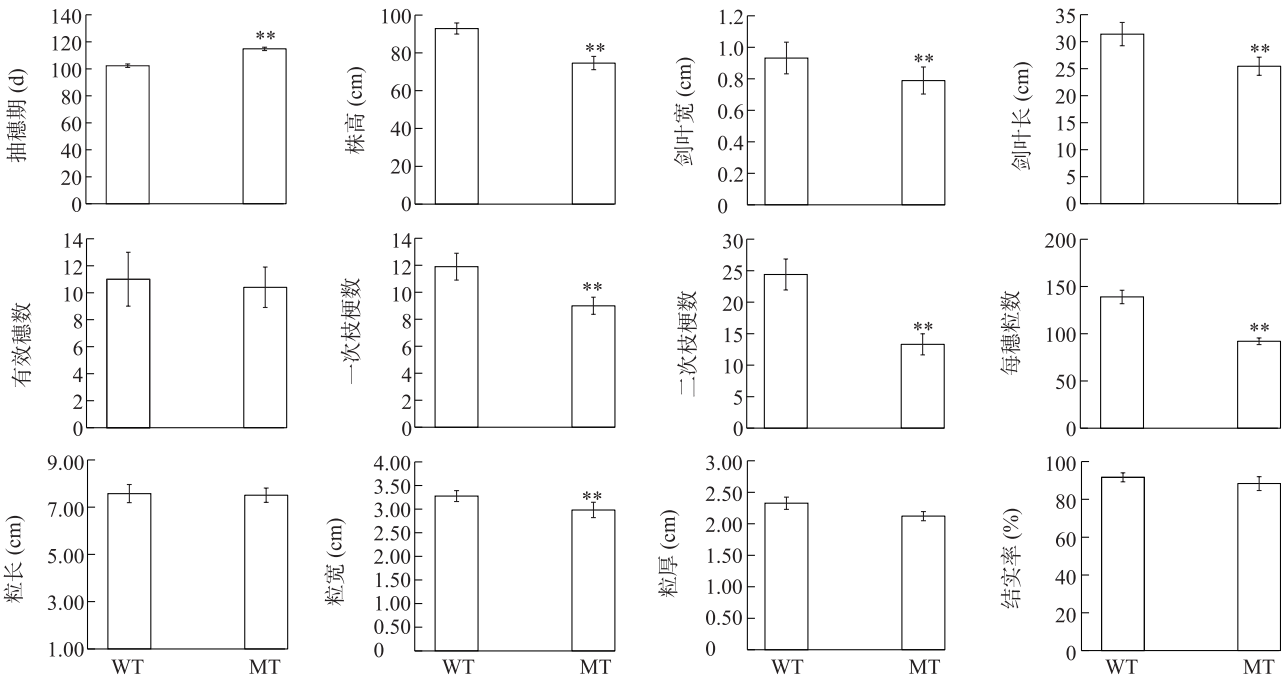


和 RM27154 紧密连锁。根据已经公布的日本晴和 9311 的 DNA 序列,在此区间内又开发了 3 个多态性好的标记 RM26938、RM206 和 RM26998(表 2)。利用这些标记对 *zebra2-2*/Dular  $F_2$  群体中的 576 个极端个体进行分析,最终将突变基因限定在分子标记 RM26938 和 RM206 之间,物理距离约为 1 421 kb(图 6)。

### 2.6 *zebra2-2* 突变体的候选基因分析

对定位区间内的基因进行分析,发现 *ZEBRA2* 基因的突变表型与 *zebra2-2* 相似,因此对 *zebra2-2* 突变体中的 *ZEBRA2* 基因进行测序。结果显示,突变体中 *ZEBRA2* 基因的第 3 342 位碱基由 G 突变为 A,使得编码的氨基酸由甘氨酸突变成天冬氨酸。从 *zebra2-2*/Dular  $F_2$  群体中随机挑选的 10 个极端个体进行混池测序,结果表明 10 个极端个体的 *ZEBRA2* 基因具有与 *zebra2-2* 相同的突变位点,表明 *zebra2-2* 中突变基因与 *ZEBRA2* 是一对等位基因。





\*\* 表示野生型与突变体在 0.01 水平上差异显著。

图 5 野生型 (WT) 和 *zebra2-2* 突变体 (MT) 农艺性状的比较

Fig.5 Comparison of agronomic traits between wild type (WT) and mutant *zebra2-2*(MT)

表 1 *zebra2-2* 突变体的遗传分析

Table 1 Genetic analysis of the *zebra2-2* mutant

群体组合	斑马叶植株数	绿色植株数	比率	卡方值	P 值
<i>zebra2-2</i> /WT	134	436	1.000 : 3.254	0.676	0.411
<i>zebra2-2</i> /Dular	106	298	1.000 : 2.811	0.330	0.566
<i>zebra2-2</i> /NIP	75	253	1.000 : 3.373	0.797	0.372

表 2 *zebra2-2* 突变基因定位引物

Table 2 Markers used for gene mapping of the mutant gene in *zebra2-2*

引物	正向引物 (5'→3')	反向引物 (5'→3')	产物大小 (bp)
RM1355	GTTGACGCCCCAGAAGGTATCC	TTTCCTCCACATAAGCGAAGAGC	121
RM26938	AGTCGGCACATTGTCAACTCG	ATCATGTTCTCTCCCTTTCACC	174
RM206	CCCATGCGTTTAACTATTCT	CGTTCCATCGATCCGTATGG	99
RM26998	ACGCACGCACATCCTCTTCC	CGGTTCCTCCATCTGAAATCCCTAGC	140
RM27154	TAGTCGGGCATCTCCTCTTCC	GTTACCTCCGATGAAGGCAAGG	130

3 讨论

有研究者在筛选穗发芽突变体时发现 *OsCRTI-SO/ZEBRA2* 对穗发芽和叶片发育都具有重要作用, *ZEBRA2* 突变体中 ABA 含量显著减少,而 ROS 显著

增加,叶片表现出斑马叶的表型<sup>[23]</sup>。*ZEBRA2* 是催化顺式番茄红素转化为全反式番茄红素的关键酶,主要在光合作用活跃的成熟叶片叶肉细胞中表达, *ZEBRA2*(*z2*) 突变体在高光照度下表现出更明显的斑马叶表型,表明突变体斑马叶的表型可能与光氧

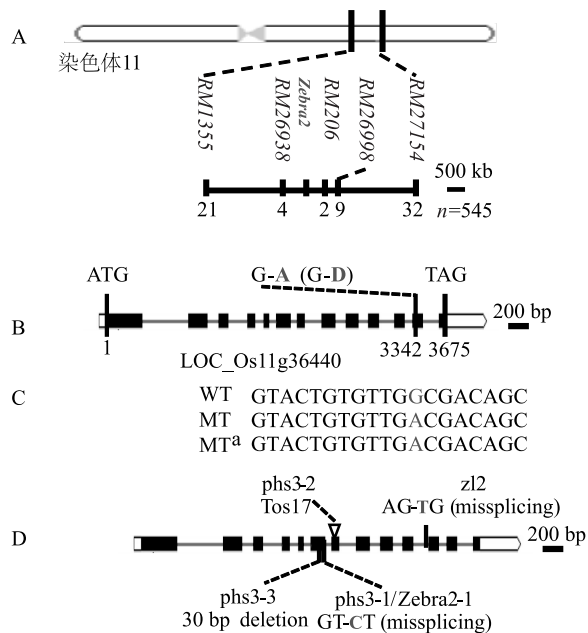


图 6 *zebra2-2* 突变基因的图位克隆

Fig.6 Map-based cloning of the mutant gene in *zebra2-2*

化损伤有关<sup>[25]</sup>。*z2* 突变体的突变表型在持续光照条件下被完全抑制,光合色素含量和叶绿体的发育都恢复正常,而短日照条件下(10 h 光照/14 h 黑暗)*z2* 突变体的活性氧积累显著增加,持续光照条件下与野生型相当<sup>[26]</sup>。此外,持续光照和短日照条件下,*z2* 突变体的 2 种胡萝卜素 Utein 和 Zeaxanthin 含量都显著下降,表明这 2 种胡萝卜素的缺失与斑马叶表型无关。突变体 *CRTISO* 底物 Tetra-cis-lycopene 及活性氧在短日照条件下积累,是导致突变体斑马叶表型的主要原因<sup>[26]</sup>。*zl2* 是 *z2* 的一个等位突变体,其突变性状比 *z2* 更加严重,两个突变体的突变类型相似,都是在外显子和内含子交界处发生单碱基的替换、cDNA 的错误剪切<sup>[27]</sup>。

本研究鉴定的斑马叶突变体 *zebra2-2* 是 *z2* 和 *zl2* 的等位突变体。与 *zl2* 突变体相似,*zebra2-2* 从苗期开始出现斑马叶的表型,而 *z2* 的斑马叶表型在分蘖早期开始出现。*zebra2-2* 的株高、剑叶长宽、每穗粒数等农艺性状比野生型都显著下降。此外,*zebra2-2* 在低温条件下(22 ℃)的斑马叶表型更加严重,高温可恢复为绿-淡黄相间表型(30 ℃),表明

*zebra2-2* 是一个低温敏感突变体。与 *z2* 和 *zl2* 突变体不同的是,*zebra2-2* 的结实率与野生型没有显著下降。这些表型上的差异,可能是 *zebra2-2* 突变体的突变位点不同造成的。突变体中 *ZEBRA2* 基因的第 3342 位碱基由 G 突变为 A,使得编码的氨基酸由甘氨酸突变成天冬氨酸,表明该位置的氨基酸对于基因的功能具有重要作用。本研究结果对于研究 *ZEBRA2* 基因功能及探索水稻叶片发育分子机制具有重要意义。

#### 参考文献:

- [1] CUNNINGHAM F X, GANTT E. Genes and enzymes of carotenoid biosynthesis in plants[J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1998, 49:557-583.
- [2] BARTLEY G E, SCOLNIK P A. Plant carotenoids: pigments for photoprotection, visual attraction, and human health[J]. Plant Cell, 1995, 7:1027-1038.
- [3] NIYOGI K K. Photoprotection revisited: genetic and molecular approaches[J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1999, 50: 333-359.
- [4] GIRAUDAT J, PARCY F, BERTAUCHE N, et al. Current advances in abscisic acid action and signalling[J]. Plant Mol Biol, 1994, 26:1557-1577.
- [5] FONG F, SMITH J D, KOEHLER D E. Early events in maize seed development: 1-methyl-3-phenyl-5-(3-[trifluoromethyl]phenyl)-4-(1H)-pyridinone induction of vivipary[J]. Plant Physiol, 1983, 73:899-901.
- [6] GROOT S, KARSEN C. Dormancy and germination of abscisic acid-deficient tomato seeds: studies with the sitiens mutant[J]. Plant Physiol, 1992, 99:952-958.
- [7] LEON-KLOOSTERZIEL K M, GIL M A, RUIJS G J, et al. Isolation and characterization of abscisic acid-deficient *Arabidopsis* mutants at two new loci[J]. Plant J, 1996, 10:655-661.
- [8] BREITENBACH J, VIOQUE A, SANDMANN G. Gene sl0033 from *Synechocystis* 6803 encodes a carotene isomerase involved in the biosynthesis of all-E lycopene[J]. Z Naturforsch, 2001, 56: 915-917.
- [9] MASAMOTO K, WADA H, KANEKO T, et al. Identification of a gene required for cis-to-trans carotene isomerization in carotenogenesis of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803[J]. Plant Cell Physiol, 2001, 42:1398-1402.
- [10] ISAACSON T, RONEN G, ZAMIR D, et al. Cloning of tangerine from tomato reveals a carotenoid isomerase essential for the production of beta-carotene and xanthophylls in plants[J]. Plant Cell, 2002, 14:333-342.
- [11] PARK H, KREUNEN S S, CUTTRISS A J, et al. Identification of the carotenoid isomerase provides insight into carotenoid biosynthesis, prolamellar body formation, and photomorphogenesis[J].

- Plant Cell, 2002, 14:321-332.
- [12] MASAMOTO K, HISATOMI S, SAKURAI I, et al. Requirement of carotene isomerization for the assembly of photosystem II in *Synechocystis* sp[J]. Plant Cell Physiol, 2004, 45:1325-1329.
- [13] IBA K, TAKAMIYA K I, TOH Y, et al. Formation of functionally active chloroplasts is determined at a limited stage of leaf development in virescent mutants of rice[J]. Dev Genet, 1991, 12:342-348.
- [14] KUSUMI K, MIZUTANI A, NISHIMURA M, et al. A virescent gene *VI* determines the expression timing of plastid genes for transcription/translation apparatus during early leaf development in rice[J]. Plant J, 1997, 12: 1241-1250.
- [15] SUGIMOTO H, KUSUMI K, TOZAWA Y, et al. The *virescent-2* mutation inhibits translation of plastid transcripts for the plastid genetic system at an early stage of chloroplast differentiation[J]. Plant Cell Physiol, 2004, 45: 985-996.
- [16] WU D, SHU Q, XIA Y, et al. Analysis of variation in thermo-sensitive genic male sterile leaf color mutant lines induced from *Indica* rice (*Oryza sativa* L.) by <sup>60</sup>Co irradiation[J]. Acta Agron Sin, 1999, 25: 64-69.
- [17] WERNER B K, BURTON G W. Dominant zebra mutant in pearl millet[J]. J Hered, 1991, 82: 68-69.
- [18] OKI S, GU X, KOFOID K D, et al. A light-intensity sensitive chlorophyll mutant in sorghum[J]. Hereditas, 1997, 126: 239-245.
- [19] KUSUMI K, KOMORI H, SATOH H, et al. Characterization of a zebra mutant of rice with increased susceptibility to light stress[J]. Plant Cell Physiol, 2000, 41:158-64.
- [20] HE R, DING Y, YU J, et al. The changes of chlorophyll content and several enzyme activities in zebra-leaf rice[J]. J Wuhan Univ, 2000, 46: 761-765.
- [21] 何瑞锋,丁 毅,余金洪,等. 水稻“斑马叶”叶绿素含量及几种酶活性的变化[J]. 武汉大学学报,2000,46(6):761-765.
- [22] LI J, PANDEYA D, NATH K, et al. *ZEBRA-NECROSIS*, a thylakoid-bound protein, is critical for the photoprotection of developing chloroplasts during early leaf development[J]. Plant J, 2010, 62: 713-725.
- [23] 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]. The Plant Journal, 2008, 54:177-189.
- [24] 李燕群,钟 萍,高志艳,等. 水稻斑马叶突变体 *zebra524* 的表型鉴定及候选基因分析[J]. 中国农业科学,2014,47(15): 2907-2915.
- [25] CHAI C L, FANG J, LIU Y, et al. *ZEBRA2*, encoding a carotenoid isomerase, is involved in photoprotection in rice[J]. Plant Mol Biol, 2011, 75:211-221.
- [26] HAN S H, SAKURABA Y, KOH H J, et al. Leaf variegation in the rice *ZEBRA2* mutant is caused by photoperiodic accumulation of tetra-cis-lycopene and singlet oxygen[J]. Mol Cells, 2012, 33: 87-97.
- [27] 刘 胜,魏祥进,邵高能,等. 一个水稻“斑马叶”叶色突变体基因 *zebra leaf 2(zl2)* 的图位克隆[J]. 中国水稻科学,2013,27(3):231-239.
- [28] LIU Z W, WANG Z Y, GU H, et al. Identification and phenotypic characterization of *ZEBRA LEAF16* encoding a  $\beta$ -hydroxyacyl-ACP dehydratase in rice[J]. Front Plant Sci, 2018, 9: 782.
- [29] LICHTENTHALER H K. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomenbranes[J]. Meth Enzymol, 1987, 148: 350-382.

(责任编辑:张震林)