

高温白化茶树品种曜秋的特性和转录组分析

黄海涛, 丁 一, 牛小军, 赵 芸, 余继忠*

杭州市农业科学研究院茶叶研究所, 浙江杭州 310024

摘 要: 为探究茶树品种曜秋 (YQ) 高温白化的特性及其分子调控机制, 以低温白化茶树品种白叶 1 号 (BY1H) 为对照, 对茶树品种曜秋的春季 (YQC)、夏季 (YQX)、秋季白化 (YQQ) 和秋季绿色 (YQQL) 的一芽二叶新梢, 以及白叶 1 号的春季白化 (BY1HC)、夏季 (BY1HX) 和秋季 (BY1HQ) 的新梢为材料进行生化成分检测、转录组测序和分析。生化分析结果表明, YQQ 白化鲜叶游离氨基酸总量和茶多酚含量均低于 YQC 绿色鲜叶, 且游离氨基酸总量差异达显著水平; 而 BY1HC 白化鲜叶游离氨基酸总量显著高于 BY1HQ 绿色鲜叶, 茶多酚含量显著低于 BY1HQ 绿色鲜叶。转录组主成分分析结果表明, YQQ 白化鲜叶基因表达信息独立于第二象限, 明显与其他样品不同; 聚类分析结果表明, YQQ 白化鲜叶基因表达信息单独聚为一类; YQQ 和 BY1HQ 的差异表达基因数量最多, 曜秋在夏末秋初高温响应下新梢叶片白化, 微管、细胞、亚细胞等结构受到影响, 氨基酸、多酚等主要功能性理化成分含量均降低, 差异表达基因富集显著性最高的 3 个功能类依次为微管结合、细胞或亚细胞成分转移和非膜结合细胞器, 差异表达基因富集显著性排名前 3 的通路依次为类黄酮生物合成通路、淀粉和蔗糖代谢通路以及氨基糖和核苷酸糖代谢通路; 基因共表达网络分析筛选出高表达模块, 并对总连通性 K 值最高的 10 个基因进行分析和注释, 其中 *TGY042732* 和未知基因 *novel.276* 的功能未能预测。本研究结果为了解茶树资源高温白化提供一定的理论基础。

关键词: 高温; 白化; 茶树; 生化成分; 转录组; 表达基因

中图分类号: S571.1

文献标志码: A

Characteristics and Transcriptome Analysis of High Temperature Albino Tea Variety Yaoqiu

HUANG Haitao, DING Yi, NIU Xiaojun, ZHAO Yun, YU Jizhong*

Tea Research Institute, Hangzhou Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou, Zhejiang 310024, China

Abstract: In order to explore the characteristics and molecular regulation mechanism of high temperature albinism of tea variety Yaoqiu (YQ) and its molecular regulation mechanism, the effects of low temperature albinism on the shoot with one bud and two leaves of tea variety YQ in spring (YQC), summer (YQX), autumn albinism (YQQ) and autumn green (YQQL), and Baiye No. 1 (BY1H) in spring albinism (BY1HC), their biochemical components, and transcriptome sequencing were carried out on the new shoots in summer (BY1HX) and autumn (BY1HQ). The results of biochemical analysis showed that the total free amino acid content and tea polyphenols content of YQQ albino fresh leaves were lower than those of YQC green fresh leaves, and the difference of total free amino acid content was significant; while the total free amino acid content of BY1HC albino fresh leaves was significantly higher than that of BY1HQ green fresh leaves, and the tea polyphenols content was significantly lower than that of BY1HQ green fresh leaves. Cluster analysis revealed that the gene expression profiles of YQQ albino fresh leaves formed a distinct cluster. The comparison between YQQ and BY1HQ exhibited the highest number of differentially expressed genes. The new shoot leaves of YQ showed an albino phenotype induced by high-temperature stress in late summer and early autumn. This stress affected the structure of microtubules, cells, and sub-cellular components, leading to a reduction in the contents of amino acids and polyphenols. The three functional categories

收稿日期 2024-11-07; 接受日期 2025-01-07

基金项目 浙江省“十四五”农业新品种选育重大科技专项 (No. 2021C02067-4); 国家茶叶产业技术体系项目 (No. CARS19); 杭州市农科院科技创新与示范推广基金项目 (No. 2022HNCT-04)。

作者简介 黄海涛 (1981—), 男, 硕士, 高级农艺师, 研究方向: 茶树遗传育种。*通信作者 (Corresponding author): 余继忠 (YU Jizhong), E-mail: hchyu@126.com。

exhibiting the most significant gene enrichment were microtubule binding, movement of cellular or subcellular components, and non-membrane-bound organelles. Similarly, the top three pathways with the highest significance in gene enrichment were the flavonoid biosynthesis pathway, the starch and sucrose metabolism pathway, and the amino sugar and nucleotide sugar metabolism pathway. Through gene co-expression network analysis, modules exhibiting high expression levels were identified. Subsequently, the ten genes demonstrating the highest total connectivity (K value) were selected for further analysis and annotation. Notably, the functions of genes *TGY042732* and the novel gene designated as *novel.276* could not be predicted. These findings would provide a theoretical foundation for understanding the phenomenon of albinism in tea resources under conditions of elevated temperature.

Keywords: high temperature; albino; tea plant; biochemical components; transcriptome; expressed genes

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2025.05.008

茶树新梢叶色变异广泛, 有绿色、白色、黄色、红色、紫色等。白色和黄色茶树新梢表型统称为白化表型, 其中新梢白化程度高低主要受温度和光照影响, 其中受温度影响的类型又可根据白化响应温度不同分为高温白化型和低温白化型^[1-2]。低温白化型茶树品种有白叶 1 号、小雪芽等^[3-8], 白叶 1 号白化的温度阈值在 20~22 °C 之间, 但该温度仅在春季越冬芽萌发的初期发挥作用, 其白化现象主要与叶片色素含量的变化及其叶绿体超微结构的变化密切相关, 叶片白化期叶绿体膜结构发育发生障碍, 叶绿体退化解体, 叶绿素合成受阻, 质体膜上各种色素蛋白复合体缺失, 导致叶片白化^[9-10]; LI 等^[4]对低温白化茶树品种小雪芽的表型和转录组研究发现, 小雪芽白化叶片(芽下第三叶)叶绿体发育异常, 表现为体积膨胀变大, 出现囊状空泡, 基粒片层和类囊体膜结构发育受阻, 光合色素叶绿素类和类胡萝卜素类含量显著减少, 氨基酸含量显著增加, 茶多酚、咖啡因、总儿茶素类、表没食子儿茶素没食子酸酯(EGCG)和表儿茶素没食子酸酯(ECG)含量以及酚氨比值显著降低, 转录组分析结果表明其白化叶片的 1-脱氧-D-木酮糖-5-磷酸合成酶基因以及原叶绿素酸酯还原酶基因表达受到显著抑制, 导致小雪芽白化叶片的叶绿素和类胡萝卜素含量较低。茶树高温白化型是指气温达到 25 °C 以上或持续高温时的芽叶白化, 后随气温下降逐步返绿, 但综合性状不理想, 因此, 高温白化型茶树少有相关研究^[1]。高温白化种质在其他作物上也仅有少量研究, 李军等^[11]报道的梗稻高温白化复绿突变体 *tcd52* 在高温(>24 °C)条件下, 二叶期叶色呈白色失绿, 三叶期开始复绿, 四叶期后与野生型无明显差异; 而在低温(20 °C)条件下, *tcd52* 突变体苗期叶色与野生型一致呈绿色, 无白化现象。

茶树品种曜秋因高温白化而得名, 是从浙江省杭州市余杭区瓶窑镇坞坑群体种自然实生后代中采用单株选择的方法系统选育而成的特色茶树品种, 春季新梢为黄绿色、夏季新梢叶色为紫绿色, 夏至至秋初新梢白化, 白化叶片不返绿, 凋亡脱落, 秋季后期继续生长的顶梢呈绿色, 长势较弱, 是一种较好的高温白化茶树种质资源。本研究拟以低温白化茶树品种白叶 1 号为对照品种, 对曜秋不同季节芽叶的理化性状进行检测, 并结合转录组分析其高温白化时的主要成分和基因表达变化。

1 材料与方法

1.1 材料

本研究于 2022 年度在杭州市余杭区瓶窑镇杭州市农业科学研究院茶叶研究所资源圃(30°23'E, 119°53'N)选取 2 个茶树品种, 试验组为高温白化茶树品种曜秋(YQ), 分别取其春季(YQC)一芽二叶、夏季(YQX)一芽二叶、秋季白化(YQQ)一芽二叶和秋初返绿(YQQL)一芽二叶作为研究材料; 对照组为低温白化茶树品种白叶 1 号(BY1H), 分别取其春季白化(BY1HC)一芽二叶、夏季(BY1HX)一芽二叶和秋季(BY1HQ)一芽二叶, 每个样品 3 个重复, 用锡纸包裹后迅速投入液氮中速冻, -80 °C 低温保存备用, 用于后续生理生化指标测定和总 RNA 提取。

1.2 方法

1.2.1 水浸出物含量测定 采用国家标准《茶水浸出物测定》GB/T 8305—2013 的方法检测样品水浸出物含量。

1.2.2 茶多酚含量检测 采用国家标准《茶叶中茶多酚和儿茶素类含量的检测方法》GB/T 8313—

2018 检测样品茶多酚含量。

1.2.3 儿茶素、咖啡碱和没食子酸检测 采用 HPLC 法检测,儿茶素类包括没食子儿茶素(GC)、表没食子儿茶素(EGC)、儿茶素(C)、表儿茶素(EC)、表没食子儿茶素没食子酸酯(EGCG)、表儿茶素没食子酸酯(ECG)、没食子儿茶素没食子酸酯(GCG)和儿茶素没食子酸酯(CG),仪器为 Agilent 1100,色谱柱为 Hypsial ODS 的 C18 柱(5 μ m, 4.6 mm $\times$ 250 mm);流动相 A 为 2%乙酸溶液,流动相 B 为乙腈,流速 1 mL/min,柱温 35 $^{\circ}$ C,检测波长 280 nm,进样量 10 μ L,0~12 min 内流动相 A 由 93.5%变为 92.0%,12~16 min 时流动相 A 由 92.0%变为 85.0%,16~20 min 时流动相 A 由 85.0%变为 15.0%,20~30 min 回到初始状态即流动相 A 为 93.5%,平衡 5 min^[12]。

1.2.4 氨基酸组成检测 采用邻苯二酚(OPA)柱前衍生结合高效液相色谱(HPLC)荧光检测法对氨基酸组分进行检测,包括天冬氨酸(Asp)、谷氨酸(Glu)、天冬酰胺(Asn)、丝氨酸(Ser)、谷氨酰胺(Gln)、组氨酸(His)、苏氨酸(Thr)、精氨酸(Arg)、丙氨酸(Ala)、 γ -氨基丁酸(Gaba)、茶氨酸(Thea)、缬氨酸(Val)、亮氨酸(Leu)。柱前衍生方法:先配制 OPA 溶液,方法为 9 mL 硼酸缓冲液(0.4 mol/L, pH 10.2)+0.01 g OPA+1 mL 乙腈+100 μ L 巯基丙酸,混匀后过 0.22 μ m 膜。将配制完成的 OPA 溶液 50 μ L 与 0.4 mol/L 硼酸缓冲液(pH 10.2) 500 μ L、450 μ L 超纯水以及 5 μ L 待测茶样溶液,混匀后进行检测。检测条件为 Zorbax EclipseAAA 色谱柱(3.5 μ m, 4.6 mm $\times$ 150 mm),柱温箱 40 $^{\circ}$ C,发射波长 340 nm,接收波长 450 nm,进样体积 10 μ L,流速 1.5 mL/min,流动相 A 为 40 mmol/L Na₂HPO₄ 缓冲液(pH 7.8),流动相 B 为乙腈:甲醇:超纯水=45:45:10(V/V/V)。洗脱梯度为 0~18 min,流动相 B 由 5%(V)线性增加至 60%(V),18~32 min 流动相 B 由 60%(V)线性增加至 100%(V),32~37 min 流动相 B 降至 5%(V),并保持 7 min^[13]。

1.2.5 转录组测序和分析 基于 Illumina 技术测序平台,利用双末端测序(paired-end)的方法,分别对曜秋春季(YQC)与白叶 1 号春季白化(BY1HC)的一芽二叶新梢,曜秋夏季(YQX)与白叶 1 号夏季(BY1HX)的一芽二叶新梢,曜秋秋季白化(YQQ)与白叶 1 号秋季(BY1HQ)

的一芽二叶新梢,曜秋秋季(YQQ)白化与曜秋秋季绿色(YQQL)的一芽二叶新梢进行转录组测序分析,原始测定数据(raw reads)进行过滤处理后得到高质量数据(clean reads),使用 HISAT2 将 clean reads 与茶树^[14]的参考基因组进行比对。使用 StringTie 软件进行新转录本组装,采用 DESeq2^[15-16]根据 $|\log_2(\text{fold change})| \geq 1$ 且 $\text{padj} \leq 0.05$ 的标准筛选差异基因,差异基因的表达丰度用 FPKM 值(fragments per kilobase of exon model per million mapped fragments)表示,采用 clusterProfiler 软件对差异基因集进行 GO (gene ontology) 功能富集分析和 KEGG (kyoto encyclopedia of genes and genomes) 通路富集分析,采用软阈值为 6 进行网络构建,使用相异度对网络中的基因进行层次聚类,并利用基因总连通性 K 值进行核心基因筛选。

1.3 数据处理

使用 JMP 10.0 软件进行统计分析,包括方差分析(ANOVA)和主成分分析(PCA)。测量的理化成分含量以平均值 $\pm$ 标准偏差(SD)表示,采用 t 检验确定不同样品之间在 5%的显著性水平, $P \leq 0.05$ 且 $|\log_2(\text{fold change})| \geq 1$ 视为显著差异表达的指标。

2 结果与分析

2.1 曜秋和白叶 1 号茶树品种特征特性比较

曜秋原始编号为 J1615,来自浙江余杭,灌木型,半开张,生长势中等,萌发中等,茸毛少,春季新梢叶色为黄绿色,夏季初期新梢为紫绿,夏季中后期至秋初新梢白化(图 1),秋季后期新梢呈绿色,成熟叶片为中等椭圆、叶长 7.8 cm、叶宽 3.2 cm、浅绿、上表皮隆起、叶缘波状、叶身平、叶齿密浅锐、叶尖渐尖、叶基楔形(表 1)。按照规范 2~3 d 观测 1 次,以观测到变化的日期为其起始和转绿日期;最高气温高于 35 $^{\circ}$ C 和低于 30 $^{\circ}$ C 的日期来自杭州市气象局资料。根据 2020—2023 年的观测(表 2),曜秋在夏季气温上升至 33~35 $^{\circ}$ C 出现明显的白化现象,且白化程度随着温度的升高而增加,茎、叶、脉及腋芽均呈白化状,秋初温度降至 30 $^{\circ}$ C 以下,新生长的新梢芽叶颜色转为正常绿色(图 2B),原白化叶片逐渐成熟、凋亡和脱落(图 2C)。

白叶 1 号又名安吉白茶,原产浙江安吉,灌

木型，半开张，生长势中等，茸毛少，春季新梢叶色呈玉白色（图 1），叶脉淡绿色，夏秋季新梢均为绿色，成熟叶片为长椭圆、叶长 8.8 cm、叶宽 3.4 cm、绿色、上表皮平、叶缘平、叶身平、叶齿稀浅钝、叶尖渐尖、叶基楔形。白叶 1 号茶

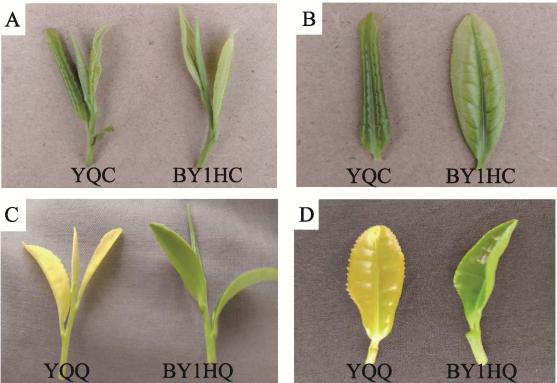
树新梢在春季气温上升至 20~22 ℃ 阶段性出现白化现象，至春末，白化叶片逐渐成熟并转绿，早期白化度较高的叶片逐渐脱落，后期白化度低的叶片形成绿白斑驳状（图 2A），夏季和秋季新生长新梢的颜色均为正常的绿色。

表 1 曜秋和白叶 1 号的特性
Tab. 1 Characteristics of YQ and BY1H

品种 Variety	春季新梢颜色 Color of new shoots in spring	夏初新梢颜色 Color of new shoots in early summer	夏季中后期至秋初新梢颜色 Color of new shoots from mid summer to early autumn	秋季新梢颜色 Color of new shoots in autumn	性状 Characteristic
YQ	黄绿色	紫绿色	黄色	绿色	中等椭圆、叶长 7.8 cm、叶宽 3.2 cm、浅绿、上表皮隆起、叶缘波状、叶身平、叶齿密浅锐、叶尖渐尖、叶基楔形
BY1H	白色	绿色	绿色	绿色	长椭圆、叶长 8.8 cm、叶宽 3.4 cm、绿色、上表皮平、叶缘平、叶身平、叶齿稀浅钝、叶尖渐尖、叶基楔形

表 2 曜秋白化阶段与气温
Tab. 2 Whitening stage and temperature of YQ

观测年份 Observation year	白化起始日期 Albinism start date	最高气温高于 35 ℃ 日期 Date of maximum daily temperature above 35 ℃	新梢转绿日期 Albinism end date	最高气温低于 30 ℃ 日期 Date of maximum daily temperature below 30 ℃
2020	8 月 1 日	7 月 12 日	9 月 20 日	9 月 11 日
2021	7 月 10 日	7 月 5 日	8 月 6 日	7 月 24 日
2022	7 月 10 日	7 月 3 日	9 月 2 日	8 月 27 日
2023	8 月 10 日	8 月 5 日	9 月 4 日	8 月 29 日

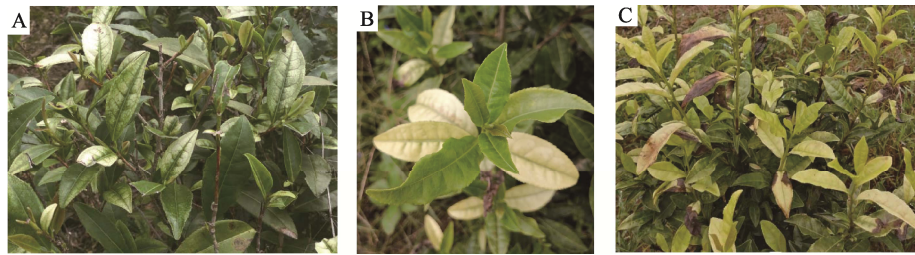


A、C：一芽二叶新梢；B、D：一芽二叶新梢的第二叶。
A, C: New shoots; B, D: The second leaf of new shoots.

图 1 曜秋和白叶 1 号不同时间的新梢颜色
Fig. 1 Shoot color of YQ and BY1H at different time

2.2 曜秋和白叶 1 号茶树品种的生化组成比较
茶多酚、氨基酸、咖啡碱、儿茶素与茶叶风味品质紧密相关，是茶叶风味化学成分的主体。2 个品种不同季节的一芽二叶的水浸出物、茶多酚、

氨基酸、咖啡碱和儿茶素含量见表 3。2 个品种的水浸出物含量、茶多酚含量均在夏季最高，春秋较低；氨基酸总量均为春季较高，夏秋季较低；咖啡碱含量春季、夏季较高，而秋季较低；曜秋品种的水浸出物含量在不同季节均低于白叶 1 号；曜秋品种春季的茶多酚含量高于白叶 1 号，秋季茶多酚含量则低于白叶 1 号；曜秋品种春季的氨基酸含量低于白叶 1 号，夏季和秋季的氨基酸含量均高于白叶 1 号；曜秋品种春季和夏季的咖啡碱含量均低于白叶 1 号；曜秋品种春季、秋季的 GC、EGC、C 和 EC 等简单儿茶素含量均低于同期的白叶 1 号，复杂儿茶素无明显规律。曜秋品种秋季白化鲜叶较春季绿色鲜叶的水浸出物、咖啡碱、EGC、EGCG、GCG、CG 等含量，以及游离氨基酸总量等均显著降低，而 ECG 含量显著升高。白叶 1 号品种春季白化鲜叶较秋季绿色鲜叶茶多酚、EGCG 含量显著降低，而水浸出



A: 白叶 1 号春季白化叶片转绿; B: 曜秋秋季顶梢转绿; C: 曜秋秋季白化叶片凋亡。
A: White leaves turning green in spring in BY1HC; B: Top shoots turning green in autumn in YQ; C: White leaves apoptosis in autumn in YQQ.

图 2 白叶 1 号春末白化叶片转绿和曜秋秋初白化叶片凋亡
Fig. 2 BY1HC leaves turn green in late spring and YQQ leaves apoptosis in early autumn

表 3 生化组成比较
Tab. 3 Comparison of biochemical compositions

样品 Sample	水浸出物含量 Water extract content/%	茶多酚含量 TP content/%	游离氨基酸总量 Total AA content/%	咖啡碱含量 Caffeine content/%	GC/%	EGC/%
YQC	41.71±0.33 ^d	13.55±0.35 ^c	4.89±0.02 ^b	2.57±0.00 ^c	0.59±0.10 ^c	0.83±0.02 ^d
YQX	45.89±0.03 ^b	15.36±0.22 ^a	3.82±0.04 ^d	2.54±0.03 ^c	1.59±0.09 ^a	2.64±0.21 ^a
YQQ	39.04±0.20 ^c	13.41±0.18 ^c	3.73±0.01 ^d	2.12±0.03 ^d	0.50±0.01 ^c	0.58±0.02 ^c
YQQL	37.87±0.10 ^f	14.8±0.09 ^b	4.41±0.04 ^c	1.94±0.02 ^c	0.31±0.01 ^d	0.75±0.04 ^d
BY1HC	49.08±0.15 ^a	12.06±0.09 ^d	5.31±0.08 ^a	3.11±0.00 ^b	1.65±0.00 ^a	2.33±0.10 ^a
BY1HX	49.24±0.03 ^a	15.76±0.04 ^a	3.25±0.01 ^e	3.27±0.01 ^a	1.27±0.00 ^b	2.01±0.01 ^b
BY1HQ	43.06±0.01 ^c	14.47±0.13 ^b	3.12±0.01 ^f	1.95±0.01 ^c	1.27±0.03 ^b	1.65±0.04 ^c

样品 Sample	C/%	EGCG/%	EC/%	GCG/%	ECG/%	CG/%
YQC	0.18±0.01 ^c	5.22±0.01 ^d	0.34±0.00 ^d	2.51±0.00 ^c	0.77±0.00 ^c	0.24±0.00 ^b
YQX	0.42±0.11 ^b	6.22±0.01 ^b	1.09±0.13 ^b	2.64±0.28 ^b	1.64±0.14 ^b	0.43±0.13 ^a
YQQ	0.21±0.00 ^c	3.24±0.02 ^e	0.29±0.01 ^d	0.73±0.03 ^f	0.84±0.02 ^d	0.11±0.01 ^c
YQQL	0.15±0.00 ^d	4.77±0.07 ^f	0.33±0.01 ^d	0.76±0.16 ^f	0.85±0.01 ^d	0.09±0.01 ^c
BY1HC	0.59±0.01 ^a	5.02±0.01 ^c	1.46±0.02 ^a	1.86±0.00 ^d	1.38±0.00 ^c	0.29±0.00 ^a
BY1HX	0.53±0.02 ^a	8.37±0.01 ^a	1.19±0.00 ^b	3.16±0.00 ^a	1.92±0.01 ^a	0.58±0.00 ^a
BY1HQ	0.41±0.01 ^b	5.61±0.05 ^c	0.82±0.00 ^c	1.52±0.03 ^c	1.61±0.01 ^b	0.22±0.00 ^b

注：同列不同小写字母表示差异显著（ $P<0.05$ ）。
Note: Different lowercase letters in same column indicate significant difference ($P<0.05$).

物、咖啡碱、GC、EGC、C、EC、CG 等含量，以及游离氨基酸总量均显著增升高。游离氨基酸总量显著增加和茶多酚含量显著降低是白叶 1 号低温白化产生的一个重要代谢特性，而曜秋高温白化鲜叶的游离氨基酸总量并未显著增加，这可能与 2 个茶树品种不同的白化机制相关。

氨基酸组成对于茶汤鲜爽度、滋味品质也具有重要影响。2 个品种春季和秋季鲜叶的游离氨基酸含量见表 4，不同样品间天冬氨酸、丝氨酸、谷氨酸、谷氨酰胺、茶氨酸、丙氨酸、 γ -氨基丁酸和精氨酸含量差异达到显著水平。曜秋春季鲜叶的天冬氨酸、谷氨酸、茶氨酸、 γ -氨基丁酸、

精氨酸含量显著低于白叶 1 号品种，曜秋秋季鲜叶的茶氨酸、 γ -氨基丁酸含量显著低于白叶 1 号，而天冬氨酸、谷氨酸、精氨酸含量显著高于白叶 1 号。曜秋秋季白化鲜叶样品相较于其春季绿色鲜叶样品，天冬氨酸、谷氨酸和谷氨酰胺含量显著升高，丝氨酸和茶氨酸含量显著降低。白叶 1 号春季白化鲜叶样品相较于其秋季绿色鲜叶样品，天冬氨酸、丝氨酸、谷氨酸、谷氨酰胺、茶氨酸、丙氨酸和精氨酸含量显著升高，而 γ -氨基丁酸含量显著降低。综上，天冬氨酸、谷氨酸和谷氨酰胺 3 种氨基酸在品种白化过程中的变化趋势一致，而丝氨酸和茶氨酸 2 种氨基酸

表 4 氨基酸组成
Tab. 4 Amino acid composition

氨基酸 Amino acid	含量 Content/%			
	YQC	YQQ	BY1HC	BY1HQ
天冬氨酸	0.25±0.01 ^b	0.38±0.02 ^a	0.37±0.00 ^a	0.09±0.01 ^c
苏氨酸	0.03±0.00	—	0.02±0.00	0.02±0.00
丝氨酸	0.11±0.00 ^a	0.06±0.00 ^b	0.13±0.00 ^a	0.07±0.00 ^b
天冬酰胺	0.05±0.00	—	0.05±0.00	—
谷氨酸	0.33±0.01 ^c	0.59±0.04 ^a	0.44±0.00 ^b	0.18±0.02 ^d
谷氨酰氨	—	0.08±0.00 ^b	0.65±0.01 ^a	0.10±0.00 ^b
茶氨酸	2.20±0.05 ^b	1.15±0.03 ^d	2.47±0.02 ^a	1.66±0.02 ^c
脯氨酸	0.02±0.00	—	—	0.01±0.00
甘氨酸	0.01±0.00	—	—	0.01±0.00
丙氨酸	0.06±0.00 ^b	0.04±0.00 ^b	0.10±0.00 ^a	0.03±0.00 ^b
缬氨酸	0.04±0.00	—	0.04±0.00	—
亮氨酸	—	—	0.02±0.00	—
γ-氨基丁酸	0.01±0.00 ^c	0.01±0.00 ^c	0.04±0.00 ^b	0.20±0.01 ^a
组氨酸	0.02±0.00	—	—	—
精氨酸	0.29±0.03 ^b	0.30±0.02 ^b	0.82±0.02 ^a	0.07±0.00 ^c

注：同行不同小写字母表示差异显著（ $P<0.05$ ）。—表示未检出。
Note: Different lowercase letters in same row indicate significant difference ($P<0.05$). — indicates not detected.

在品种白化过程中的变化趋势相反，这可能与 2 个茶树品种不同的白化机制相关。

2.3 曜秋和白叶 1 号茶树品种转录组比较

2.3.1 转录组测序（RNA-seq）质量分析 曜秋和白叶 1 号各设 3 个生物学重复，共构建 21 个 cDNA 文库，基于 Illumina Hiseq TM4000 测序获得的数据详见表 5。经过滤筛选后共获得 144.85 Gb 的 clean data，每个样品获得 6.9 Gb 左右的 clean data，占比均超过 98%，Q30（一个碱基的识别可靠性等于 99.9%）的占比超过 91.00%，GC 含量（鸟嘌呤和胞嘧啶的摩尔百分比）均在 43.00%以上。说明试验取样合理，样品 RNA-seq 数据质量可靠。

2.3.2 样品主成分分析 为了进一步了解 2 个茶树品种白化现象的区别，对样品进行了主成分分析（图 3）。结果表明，曜秋品种春季、夏季、秋季鲜叶基因表达信息集中在第三象限，曜秋秋季白化鲜叶基因表达信息独立在第二象限；而白叶 1 号品种春季、夏季、秋季鲜叶基因表达信息主要集中在第一、四象限。曜秋和白叶 1 号 2 个品种不同季节的鲜叶基因表达信息差异较大，曜秋秋季白化的鲜叶与其春季、夏季和秋初返绿的鲜叶基因表达信息之间差异明显，而白

叶 1 号春季白化、夏季和秋季的鲜叶信息之间差异较小。

2.3.3 基因表达分析 通过差异基因表达量分析（图 4），曜秋春季鲜叶和白叶 1 号春季鲜叶之间以 $|\log_2(\text{fold change})| \geq 1$ 且 $\text{padj} \leq 0.05$ 为标准，共筛选出 7288 个差异表达基因（DEGs），包含 3732 个上调表达基因和 3556 个下调表达基因；曜秋夏季鲜叶和白叶 1 号夏季鲜叶之间筛选出 7793 个差异表达基因，包含 4137 个上调表达基因和 3656 个下调表达基因；曜秋秋季鲜叶和白叶 1 号秋季鲜叶之间筛选出 14 982 个差异表达基因，包含 7025 个上调表达基因和 7957 个下调表达基因；曜秋秋季高温白化鲜叶和曜秋秋季新生绿色鲜叶样品之间筛选出 7797 个差异表达基因，包含 2865 个上调表达基因和 4932 个下调表达基因。其中曜秋茶树秋季白化新梢和白叶 1 号秋季新梢的差异表达基因最多，远超其他时期的差异表达基因。

2.3.4 差异基因聚类分析 通过差异表达基因聚类分析（图 5），曜秋秋季白化新梢表达基因与白叶 1 号春季白化新梢相比区别较大，与其他季节的新梢表达基因也具有较大的差异。7 个样本聚为 2

表 5 转录组测序数据质量
Tab. 5 Transcriptome sequencing data quality

样品 Sample	总读数 Number of raw reads	过滤读数（占比） Number of clean reads (percentage/%)	比对读数（占比） Number of reads on the genome (proportion/%)	Q30 占比 Q30 ratio/%	GC 占比 GC percentage/%
YQC3_1	47 809 656	47 056 592 (98.4)	40 761 590 (86.62)	91.70	43.91
YQC3_2	45 531 732	45 012 482 (98.9)	39 856 326 (88.55)	92.30	44.02
YQC3_3	45 153 646	44 572 166 (98.7)	38 794 378 (87.04)	91.83	43.67
BY1HC3_1	46 340 044	45 821 166 (98.9)	40 437 081 (88.25)	92.45	43.55
BY1HC3_2	47 036 208	46 570 078 (99.0)	41 134 343 (88.33)	92.44	43.65
BY1HC3_3	45 568 540	45 114 320 (99.0)	39 529 694 (87.62)	91.69	43.35
YQX3_1	47 737 614	47 248 972 (99.0)	41 875 021 (88.63)	92.36	44.00
YQX3_2	46 464 074	46 094 356 (99.2)	40 840 242 (88.60)	91.80	43.74
YQX3_3	46 179 544	45 764 578 (99.1)	40 520 396 (88.54)	92.15	44.08
BY1HX3_1	48 921 212	48 304 384 (98.7)	43 308 202 (89.66)	92.62	44.30
BY1HX3_2	45 791 158	45 167 186 (98.6)	39 925 265 (88.39)	92.61	44.01
BY1HX3_3	47 029 024	46 407 440 (98.7)	40 932 320 (88.2)	92.11	43.70
YQQ3_1	46 266 166	45 650 008 (98.7)	40 463 720 (88.64)	92.22	43.55
YQQ3_2	46 001 426	45 534 716 (99.0)	40 718 255 (89.42)	91.95	43.64
YQQ3_3	46 191 546	45 708 558 (99.0)	40 598 857 (88.82)	92.37	43.6
BY1HQ3_1	45 753402	45 277 448 (99.0)	40 168 038 (88.72)	92.29	43.96
BY1HQ3_2	46 565 816	46 155 276 (99.1)	40 993 795 (88.82)	92.09	44.03
BY1HQ3_3	46 689 870	46 382 642 (99.3)	41 149 806 (88.72)	91.65	44.00
YQQL3_1	46 431 850	45 994 034 (99.1)	40 863 964 (88.85)	92.62	43.84
YQQL3_2	47 464 888	47 053 100 (99.1)	41 994 693 (89.25)	92.25	43.85
YQQL3_3	45 226 906	44 681 450 (98.8)	39 832 883 (89.15)	91.95	43.92

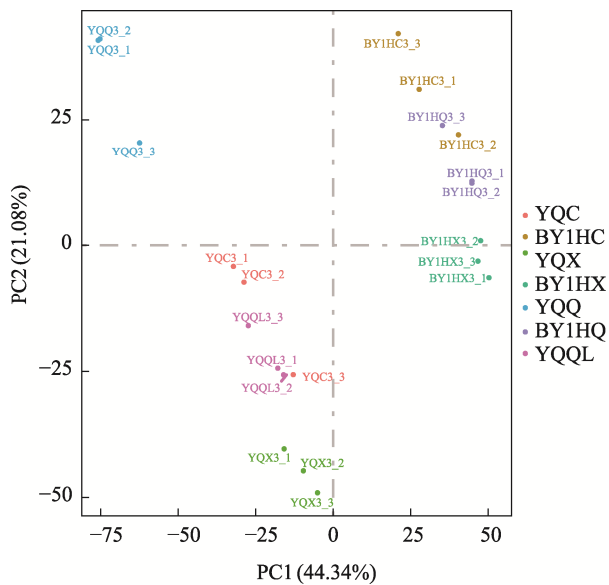


图 3 主成分分析
Fig. 3 Principal component analysis

大类群，其中 YQQ 单独聚为第一大类群，而其余 BY1HC、BY1HX、BY1HQ、YQC、YQX 和 YQQL 聚为第二大类群，其中 BY1HC、BY1HX

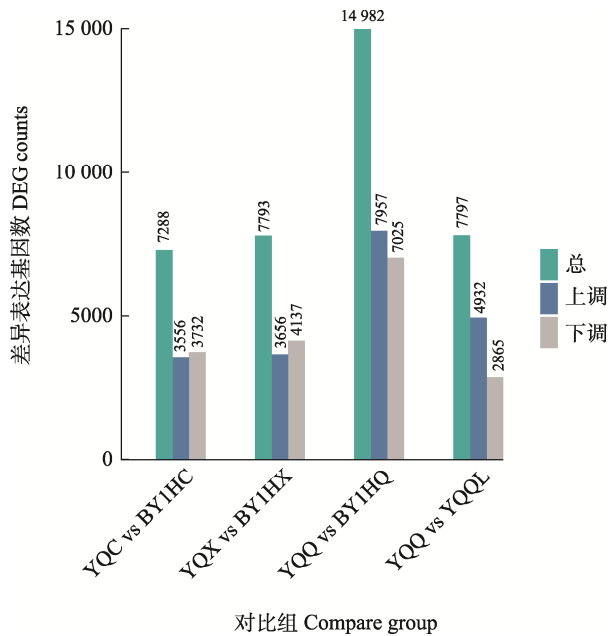


图 4 差异基因表达量
Fig. 4 Differential gene expression

和 BY1HQ 聚为第二大类群的第一小类，YQC、YQX 和 YQQL 聚为第二大类群的第二小类。

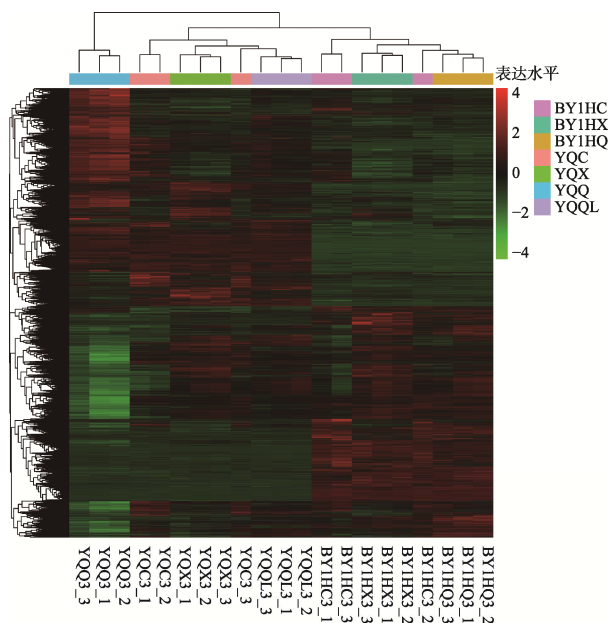


图5 差异基因聚类图

Fig. 5 Cluster diagram of differential genes

2.3.5 功能和代谢通路富集分析 对差异表达基因进行 GO 功能富集，曜秋春季鲜叶和白叶 1 号春季鲜叶之间，富集显著性最高的 3 个功能类依次为类囊体、RNA-DNA 杂交核糖核酸酶活性和光合作用，而富集差异基因数最多的功能类则为 RNA 催化活性类（78 个）（图 6A）。曜秋夏季鲜叶和白叶 1 号夏季鲜叶之间，富集显著性最高的 3 个功能类依次为 RNA-DNA 杂交核糖核酸酶活性、过氧化物酶体膜和过氧化物酶体组织类，而富集差异基因数最多的功能类则为蛋白质二聚化活性类（107 个）（图 6B）。曜秋秋季鲜叶和白叶 1 号秋季鲜叶之间，富集显著性最高的 3 个功能类依次为微管结合、细胞或亚细胞成分转移和非膜结合细胞器，而富集差异基因数最多的功能类则为 DNA 结合转录因子活性（219 个）（图 6C）。曜秋秋季白化鲜叶和曜秋秋季白化后新生绿叶之间，富集显著性最高的 3 个功能类依次为转移酶活性，转移酰基、细胞或亚细胞组分转移和染色体部分，而富集差异基因数最多的功能类则为转移己糖基转移酶活性类（167 个）（图 6D）。

KEGG 通路富集分析显示，曜秋春季鲜叶和白叶 1 号春季鲜叶之间，富集显著性排名前 3 的通路依次为光合作用-天线蛋白，光合作用和光合生物的碳固定，分别富集到 21、30、62 个 DEGs（图 7A）。曜秋夏季鲜叶和白叶 1 号夏季鲜叶之间，富集显著性排名前 3 的通路依次为缬氨酸、

亮氨酸和异亮氨酸生物合成、泛酸和 CoA 生物合成和 2-氧代羧酸代谢通路，分别富集到 21、22、35 个 DEGs（图 7B）。曜秋秋季鲜叶和白叶 1 号秋季鲜叶之间，富集显著性排名前 3 的通路依次为类黄酮生物合成、淀粉和蔗糖代谢以及氨基糖和核苷酸糖代谢，分别富集到 47、121、109 个 DEGs（图 7C）。曜秋秋季白化鲜叶和曜秋秋初新生绿色鲜叶之间，富集显著性排名前 3 的通路依次为类黄酮生物合成、苯丙素类生物合成和脂肪酸延伸，分别富集到 35、76、23 个 DEGs（图 7D）。

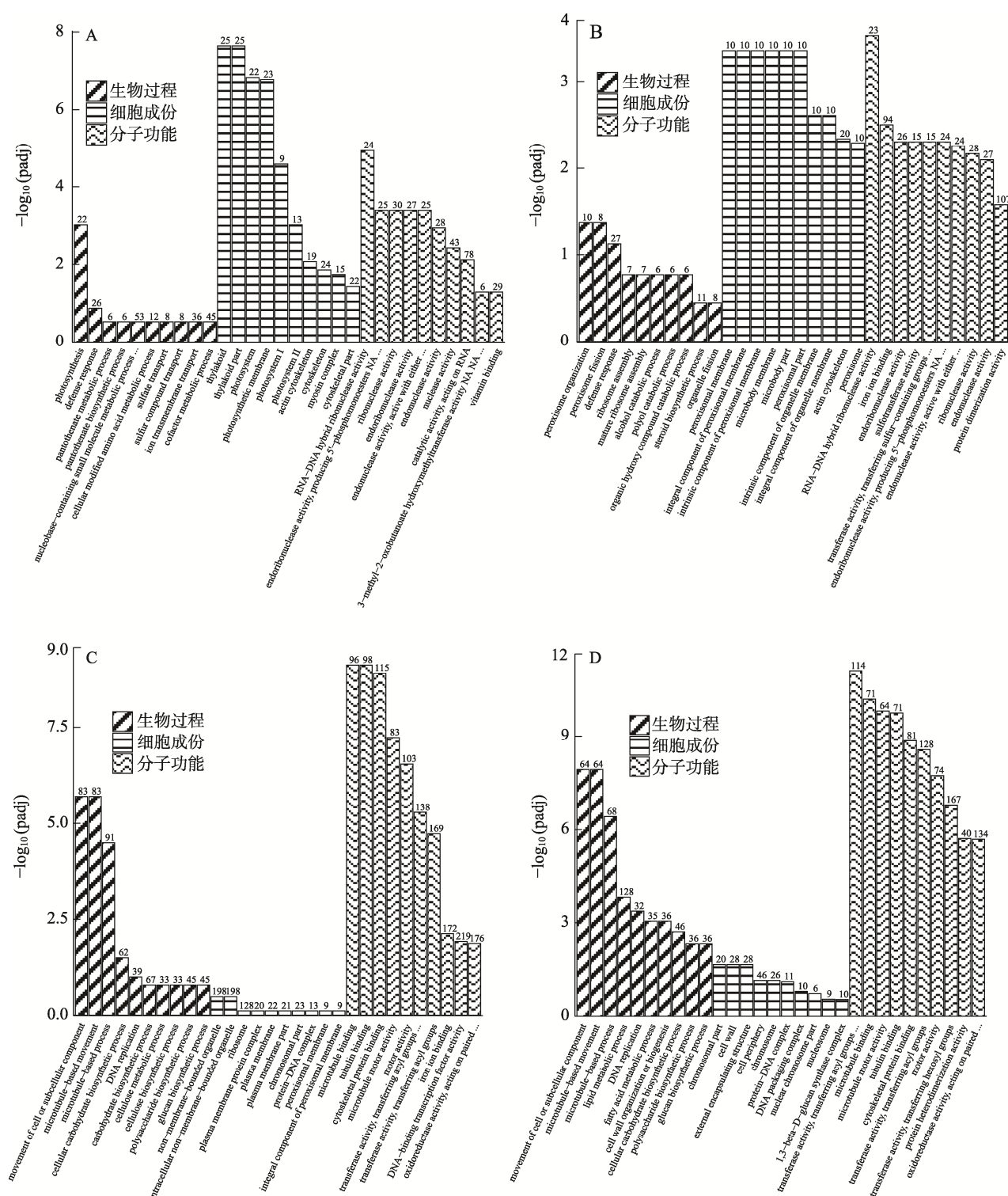
2.3.6 基因共表达网络分析 软阈值设定为 6，筛选基因表达数据，并建立基因表达模块层次聚类树以及模块基因聚类热图（图 8），本研究结果发现绿松石色模块基因高表达。

对绿松石色模块中总连通性 K 值最高的 10 个基因进行分析和注释（表 6），其中 *TGY042732* 和未知基因 *novel.276* 的功能未能预测，其余基因功能多数与叶绿体相关，这些在基因共表达网络中处于核心位置的新基因为今后进一步探索茶树高温白化机理提供重要参考。

3 讨论

3.1 植物温敏白化的表型和生理生化特征差异

刘钰龙等^[17]报道一株水稻温敏型白化突变体 *tsa1* 在低温 20~24 °C 下明显白化，叶绿素 a 和类胡萝卜素的含量显著降低，突变体白化组织中叶绿体发育停滞，出现了大量小型异常叶绿体结构，而高温 28~32 °C 下突变体外观及光合色素含量趋于正常。白叶 1 号为低温白化茶树品种，其越冬芽萌发初始叶片为绿色，温度升至 20~22 °C 白化启动，白化叶片的叶面为白色，叶脉为绿色，早期白化度较高的叶片后期会脱落，而白化度较低的叶片在春季末期形成白-绿斑驳形态，部分叶片的此种形态可持续全年，夏季和秋季新生的新梢叶片均为正常绿色。成浩等^[18]研究发现白叶 1 号全白期间叶片中不存在 P700 叶绿素 a 蛋白复合体与捕光叶绿素 a/b 蛋白质复合体，但含有很少量的捕光叶绿素 a/b 蛋白质复合体的脱辅基蛋白和少量的游离色素，认为捕光叶绿素 a/b 蛋白质复合体的缺失影响到叶绿体基粒结构的形成是白叶 1 号白化重要原因之一。以上研究均表明叶绿体发育受阻和结构异常是植物低温白化表型的重要原因。



A: YQC 与 BY1HC; B: YQX 与 BY1HX; C: YQQ 与 BY1HQ; D: YQQ 与 YQQL。

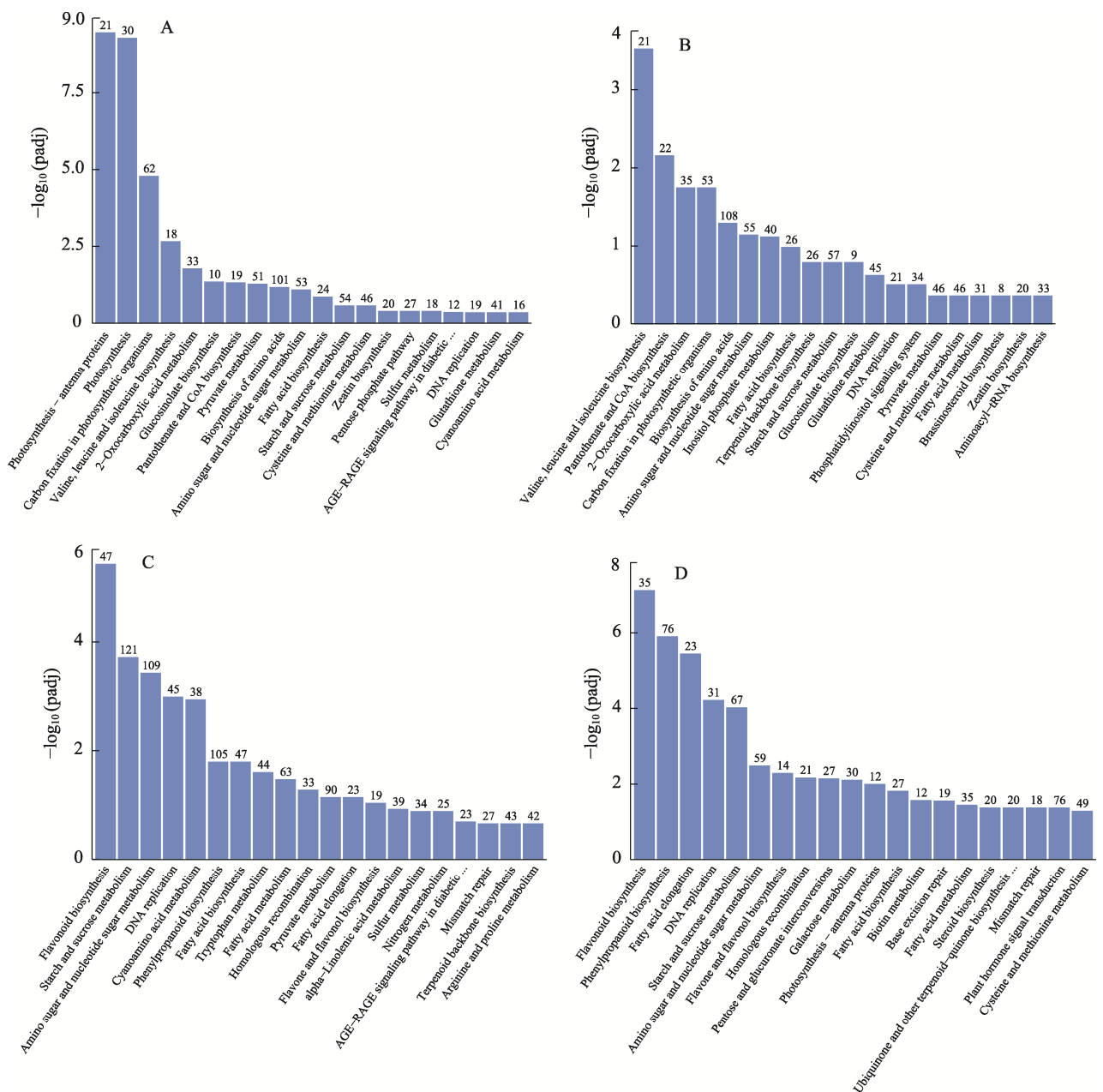
A: YQC vs BY1HC; B: YQX vs BY1HX; C: YQQ vs BY1HQ; D: YQQ vs YQQL。

图 6 差异基因 GO (功能分类) 富集分析

Fig. 6 GO (functional classification) enrichment analysis of differential genes

李军等^[11]报道一株水稻高温敏感型白化突变体 *tcd52* 在 20 °C 时叶绿素含量与野生型无显著差异, 而在 24 °C 时, *tcd52* 叶绿素下降到野生型

(WT) 的一半; 28 °C 时, 下降至 WT 的 1/4; 而 32 °C 时, *tcd52* 中几乎检测不到叶绿素, 电镜观察此时其叶片细胞中基本无完整的、成形的叶



A: YQC 与 BY1HC; B: YQX 与 BY1HX; C: YQQ 与 BY1HQ; D: YQQ 与 YQQL。
A: YQC vs BY1HC; B: YQX vs BY1HX; C: YQQ vs BY1HQ; D: YQQ vs YQQL。

图 7 差异基因 KEGG (代谢通路) 富集分析

Fig. 7 Enrichment analysis of KEGG (metabolic pathway)

绿体结构。该研究表明叶绿体结构降解是植物高温白化表型的主要原因。

本研究中的材料曜秋为高温白化茶树品种，其春季、夏季初期叶片为正常绿色或紫绿色，温度为 33~35 ℃启动白化，白化叶片的叶面、叶脉、腋芽均呈现黄色，随着温度升高白化程度可增加至乳白色，温度降低至 30 ℃以下时，白化叶片逐渐凋亡，此后新梢继续生长的叶片为正常绿色。曜秋高温白化生物过程与 *tcd52* 类似，结合曜秋

转录组基因注释，推测曜秋高温白化也是与叶绿体结构降解有关。

3.2 曜秋秋季白化新梢基因表达机制

王新超等^[9]对白叶 1 号正常叶片和白化叶片差异表达的基因进行了比较和功能推测，发现参与叶绿体/叶绿素合成的调控基因 (*A18-4*、*C3*)，参与信号物质合成有关基因 (*G11-2*、*C3*) 等与白叶 1 号阶段性白化有关。本研究表明曜秋秋季白化新梢表达基因与白叶 1 号春季白化新梢相比

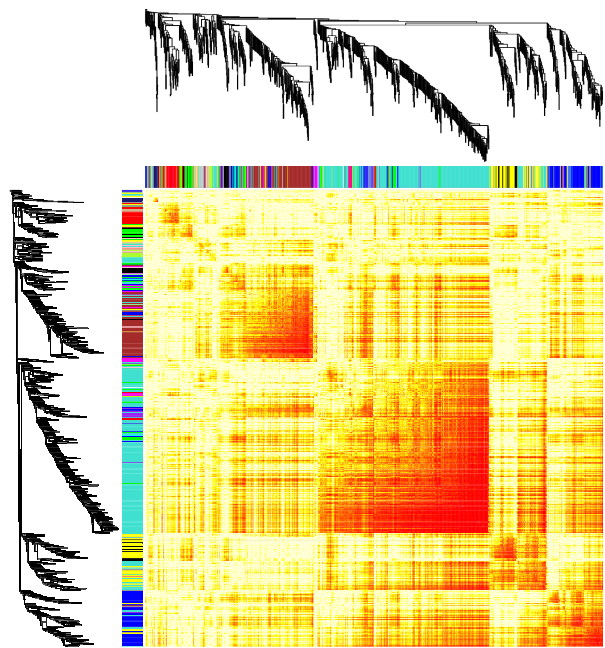


图 8 模块基因聚类热图

Fig. 8 Network heatmap plot for selected genes

区别较大，与曜秋其他季节的新梢表达基因也具有较大的差异，其中曜秋秋季高温白化鲜叶与曜秋秋季新生绿色鲜叶相比下调表达基因较多，与白叶 1 号秋季绿色新梢相比也是下调表达基因较多，且差异表达基因数量最多，高达 14 982 个差异表达基因，表明曜秋秋季白化具有较为复杂的生物学机制。

LI 等^[19]对白叶 1 号不同阶段的代谢和转录研究表明，白叶 1 号在 WII 阶段（白化后期）的差异代谢产物主要参与光合生物的碳固定、苯丙素类化合物的生物合成、半乳糖代谢、类黄酮的生物合成以及精氨酸和脯氨酸的代谢。而在本研究中，曜秋秋季白化鲜叶和曜秋秋初新生绿色鲜叶之间，富集显著性排名前 3 的通路依次为类黄酮生物合成，苯丙素类生物合成和脂肪酸延伸，主要与类黄酮生物合成，苯丙素类生物合成和脂肪酸延伸等途径有关。推测曜秋高温白化途径与白叶 1 号低温白化后期代谢途径具有一定的共性。

表 6 核心基因分析

Tab. 6 Core gene analysis

基因 ID Gene ID	总连通性 K total	基因位置 Gene chr	基因起点 Gene start	基因终点 Gene end	基因链 Gene strand	基因长度 Gene length	基因功能描述 Gene description	基因家族 Gene family
TGY042732	2799.45	GWHASIV 00000005	33 390 556	33 397 568	—	1195		
TGY109858	2776.93	GWHASIV 00000013	90 289 554	90 301 362	+	2571	Alkaline/neutral invertase E, chloroplastic;	
TGY046880	2755.22	GWHASIV 00000005	137 642 465	137 652 327	—	3224	CRM-domain containing factor CFM3, chloroplastic/mitochon- drial;	
TGY107449	2751.79	GWHASIV 00000013	30 855 426	30 881 948	+	2182	GTP-binding protein TypA/BipA homolog	GTP_EFTU
TGY014623	2739.66	GWHASIV 00000002	64 692 443	64 698 129	—	1247	Ribulose-phosphate 3-epimerase, chloroplastic;	
TGY096457	2734.73	GWHASIV 00000011	73 083 016	73 086 372	+	1723	Ribulose bisphosphate carboxylase/oxygenase activase 1, chloroplastic;	AAA
novel.276	2734.52	GWHASIV 00000001	182 916 565	182 925 699	+	849		
TGY123290	2727.31	GWHASIV 00000015	53 970 371	53 989 385	+	3334	ATP-dependent Clp protease ATP-binding subunit ClpA homolog CD4B, chloroplastic;	Clp_N
TGY050175	2724.96	GWHASIV 00000005	212 083 578	212 087 229	+	1343	Pyruvate dehydrogenase (acetyl-transferring)] kinase, mitochondrial;	HATPase_c
TGY088252	2724.36	GWHASIV 00000010	62 857 065	62 907 880	—	2643	Uncharacterized aarF domain-containing protein kinase At4g31390, chloroplastic;	ABC1

同时，通过基因共表达网络分析筛选的处于核心位置的新基因为今后进一步开展茶树高温白化机理研究提供重要参考。

4 结论

本研究通过对曜秋春季绿色、夏季绿色、秋季白化和秋季绿色，白叶 1 号春季白化、夏季绿

色、秋季绿色等的鲜叶为材料通过表型、理化组成和转录组等联合分析解析了高温白化茶树曜秋的白化机制。曜秋在夏末秋初高温 (33~35 °C) 响应下新梢叶片白化, 温度降低至 30 °C 左右时, 白化叶片启动凋亡, 而继续生长的新梢为正常绿色, 与白叶 1 号低温白化新梢氨基酸含量显著增加不同, 曜秋高温白化新梢游离氨基酸总量反而较春季绿色新梢显著降低。曜秋秋季白化新梢基因表达信息在主成分分析与聚类分析中均表现出独特性, 通过基因共表达网络分析筛选出 10 个核心基因, 包括 *TGY042732*、*TGY109858*、*TGY046880*、*TGY107449*、*TGY014623*、*TGY096457*、*novel.276*、*TGY123290*、*TGY050175* 和 *TGY088252*。研究结果为今后进一步开展茶树资源的高温白化研究奠定基础。

参考文献

- [1] 王开荣, 李明, 张龙杰, 梁月荣. 白化茶种质资源分类研究[J]. 茶叶, 2015, 41(3): 126-129.
WANG K R, LI M, ZHANG L J, LIANG Y R. Classification of albino tea germplasm resources[J]. Journal of Tea, 2015, 41(3): 126-129. (in Chinese)
- [2] 沈周高, 谢应华, 范晓娟, 杨天元. 叶色变异茶树生理生化特征及其变异机制的研究进展[J]. 安徽农业大学学报, 2023, 50(4): 582-594.
SHEN Z G, XIE Y H, FAN X J, YANG T Y. Research progress on the physiological and biochemical characteristics and mechanism of leaf color heteromorphosis in tea plants (*Camellia sinensis* L.)[J]. Journal of Anhui Agricultural University, 2023, 50(4): 582-594. (in Chinese)
- [3] 王开荣, 张国平, 李明, 林伟平, 方乾勇, 杜颖颖, 俞茂昌, 梁月荣. 新梢白化系列茶树新品系性状比较研究[J]. 茶叶, 2006, 32(1): 22-24.
WANG K R, ZHANG G P, LI M, LIN W P, FANG Q Y, DU Y Y, YU M C, LIANG Y R. Comparative study on characters of new tea plant lines of shoot whitening series[J]. Journal of Tea, 2006, 32(1): 22-24. (in Chinese)
- [4] LI N N, YANG Y P, YE J H, LU J L, ZHENG X Q, LIANG Y R. Effects of sunlight on gene expression and chemical composition of light-sensitive albino tea plant[J]. Plant Growth Regulation, 2016, 78(2): 253-262. (in Chinese)
- [5] 李素芳. 安吉白茶返白机理的研究[J]. 中国计量学院学报, 2002, 13(3): 214-217
LI S F. Studies on the mechanism of the leaf color change in Anji Baicha (*Camellia sinensis*)[J]. Journal of China University of Metrology, 2002, 13(3): 214-217. (in Chinese)
- [6] 成浩, 李素芳, 陈明. 安吉白茶特异性状的生理生化本质[J]. 茶叶科学, 1999, 19(2): 87-92.
CHENG H, LI S F, CHEN M. Physiological and biochemical essence of the extraordinary characters of Anji Baicha[J]. Journal of Tea Science, 1999, 19(2): 87-92. (in Chinese)
- [7] 陆建良, 梁月荣, 倪雪华, 汪湖北. 安吉白茶阶段性返白过程中的生理生化变化[J]. 浙江农业大学学报, 1999, 25(3): 245-247.
LU J L, LIANG Y R, NI X H, WANG H B. Changes of physiological and biochemical characters during stage albescent process of Anji Baicha[J]. Journal of Zhejiang University, 1999, 25(3): 245-247. (in Chinese)
- [8] MA C L, CHEN L, WANG X C, JIN J Q, MA J Q, YAO M Z, WANG Z L. Differential expression analysis of different albescent stages of 'Anji Baicha' (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze) using cDNA microarray[J]. Scientia Horticulturae, 2012, 148: 246-254.
- [9] 王新超, 赵丽萍, 姚明哲, 陈亮, 杨亚军. 安吉白茶正常与白化叶片基因表达差异的初步研究[J]. 茶叶科学, 2008, 28(1): 50-55.
WANG X C, ZHAO L P, YAO M Z, CHEN L, YANG Y J. Preliminary study on gene expression differences between normal leaves and albino leaves of Anji Baicha (*Camellia sinensis* cv. Baiye1)[J]. Journal of Tea Science, 2008, 28(1): 50-55. (in Chinese)
- [10] 马春雷, 姚明哲, 王新超, 金基强, 马建强, 陈亮. 茶树叶绿素合成相关基因克隆及在白叶 1 号不同白化阶段的表达分析[J]. 作物学报, 2015, 41(2): 240-250.
MA C L, YAO M Z, WANG X C, JIN J Q, MA J Q, CHEN L. Cloning and expression of three genes involved in chlorophyll biosynthesis at different albescent stages of tea plant variety "Baiye 1"[J]. Acta Agronomica Sinica, 2015, 41(2): 240-250. (in Chinese)
- [11] 李军, 朱梦珂, 田激旋, 陈瑜, 林冬枝, 董彦君. 水稻高温白化复绿突变体 *tcd52* 的遗传分析和分子定位[J]. 上海师范大学学报(自然科学版), 2022, 51(2): 243-250.
LI J, ZHU M K, TIAN J X, CHEN Y, LIN D Z, DONG Y J. Genetic analysis and molecular mapping of high-temperature albino regreen mutant *tcd52* in rice[J]. Journal of Shanghai Normal University (Natural Sciences), 2022, 51(2): 243-250. (in Chinese)
- [12] JIANG H Y, TAKUYA S, YOSUKE M, TAKASHI T, JIANG Z H, ISAO K. A new catechin oxidation product and polymeric polyphenol of post fermented tea[J]. Food Chemistry, 2011, 129(3): 276-281.
- [13] ZHAO M, MA Y, DAI L L, ZHANG D L, LI J H, YUAN W X, LI Y L, ZHOU H J. A high-performance liquid chromatographic method for simultaneous determination of 21 free

- amino acids in tea[J]. Food Analytical Methods, 2013, 6(1): 69-75.
- [14] WANG X C, FENG H, CHANG Y X, MA C L, WANG L Y, HAO X Y, LI A L, CHENG H, WANG L, CUI P, JIN Q J, WANG X B, WEI K, AI C, ZHAO S, WU Z C, LI Y Y, LIU B Y, WANG G D, CHEN L, RUAN J, YANG Y J. Population sequencing enhances understanding of tea plant evolution[J]. Nature Communications, 2020, 11: 4447.
- [15] ANDERS S, HUBER W. Differential expression analysis for sequence count data[J]. Genome Biology, 2010, 11(10): R106.
- [16] LOVE M I, HUBER W, ANDERS S. Moderated estimation of fold change and dispersion for RNA-seq data with DESeq2[J]. Genome Biology, 2014, 15(12): 1-21.
- [17] 刘钰龙, 刘峰, 周坤能, 苏晓妹, 朱先文, 张云辉, 鲍依群. 水稻温敏型叶片白化突变体 *tsa1* 的表型鉴定和基因定位[J]. 作物学报, 2016, 42(12): 1754-1763.
- LIU Y L, LIU F, ZHOU K N, SU X M, ZHU X W, ZHANG Y H, BAO Y Q. Phenotypic characterization and gene mapping of a thermo-sensitive albino leaf mutant *tsa1* in rice[J]. Acta Agronomica Sinica, 2016, 42(12): 1754-1763. (in Chinese)
- [18] 成浩, 陈明, 虞富莲, 李素芳. 茶叶片阶段性返白过程中色素蛋白复合体的变化[J]. 植物生理学通讯, 2000, 36(4): 300-304.
- CHENG H, CHEN M, YU F L, LI S F. The variation of pigment-protein complexes in the albescent stage of tea[J]. Plant Physiology Communications, 2000, 36(4): 300-304. (in Chinese)
- [19] LI C F, YAO M Z, MA C L, MA J Q, JIN J Q, CHEN L. Differential metabolic profiles during the albescent stages of 'Anji Baicha' (*Camellia sinensis*)[J]. PLoS One, 2015, 10(10): e0139996.