

玉米自交系 K10 白色叶鞘遗传机理研究

杨 珊^{1,2}, 王 静¹, 李清超², 刘 丽¹, 张志明¹, 潘光堂¹, 沈亚欧¹

(¹四川农业大学玉米研究所/农业部西南玉米生物学与遗传育种重点实验室, 成都 611130; ²毕节市农业科学研究所, 贵州毕节 551700)

摘要:玉米白色叶鞘是重要的遗传研究材料。本研究以玉米白色叶鞘自交系 K10 为研究材料, 对白色叶鞘性状进行了遗传机理初探和基因初步定位。以白色叶鞘自交系 K10 与多个自交系进行正反交, F_1 均表现为绿色叶鞘, 表明该白色叶鞘性状与细胞质遗传无关, 由隐性核基因控制。而 F_2 分离比例均不符合孟德尔遗传分离定律, 证明该性状受多基因控制。在拔节期利用透射电镜对 F_2 分离群体中白色叶鞘和绿色叶鞘植株的叶绿体超微结构观察发现, 白色叶鞘细胞中完整的叶绿体结构较少, 且大多数没有类囊体片层及基粒。绿色叶鞘植株和白鞘植株叶片中叶绿素 a、叶绿素 b 以及总叶绿素含量并不存在显著差异, 而 K10 白色叶鞘中三者含量均低于正常植株叶鞘。利用 SSR 分子标记技术对白色叶鞘性状进行初步定位, 共定位到 2 个基因位点, 分别位于第 8 (qws8) 和第 9 (qws9) 染色体。

关键词:玉米; 白色叶鞘; 光合色素; 基因定位; 超微结构

Genetic Analysis and Preliminary Mapping of a White Sheath Gene in Maize Inbred Line K10

YANG Shan^{1,2}, WANG Jing¹, LI Qing-chao², LIU Li¹, ZHANG Zhi-ming¹,
PAN Guang-tang¹, SHEN Ya-ou¹

(¹Maize Research Institute, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130;

²Bijie Institute of Agricultural Sciences, Bijie Guizhou 551700)

Abstract: Maize with white sheath is one of important materials for genetic research. In this study, the genetic mechanism and gene loci of the white sheath of maize inbred line K10 were studied. The phenotype of F_1 generations produced by reciprocal cross of K10 and other lines showed that white sheath was a recessive trait and controlled by nuclear genes. The segregation ratios of F_2 generations were not consistent with Mendel's regularity of segregation, indicating white sheath was controlled by multiple genes. The chloroplast ultrastructure of the white sheath and the green sheath was detected by Transmission Electron Microscope in F_2 generation group. The results indicated that complete structure of chloroplast was fewer than the green sheath, and grana as well as thylakoid was absent in most of the white sheaths. There was no significant difference of chl a, chl b, and total chlorophyll contents between the white sheaths and the green ones. However, all of them were found to be more in the green leaves than white leaves. By the method of SSR technology the genes controlling the trait of white sheath in maize were mapped on the chromosome 8 and 9, respectively.

Key words: maize; white sheath; photosynthetic pigment; gene location; ultrastructure

玉米白色叶鞘是重要的遗传材料, 研究其相关的形成生理及遗传机理可为深入开展植物叶绿体发

育、叶绿素合成和调控途径以及光合作用分子机理等基础研究提供参考。叶鞘 (leaf sheath) 是指叶的

收稿日期: 2014-02-12 修回日期: 2014-04-21 网络出版日期: 2014-10-13

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20141013.2035.026.html>

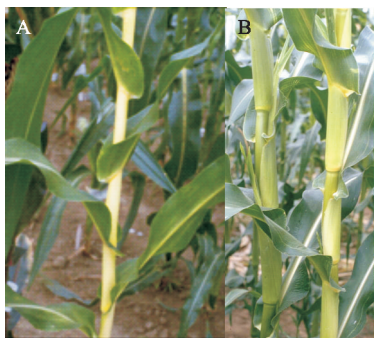
基金项目: 国家自然科学基金 (31171567); 转基因生物新品种培育重大专项 (2014ZX08003003)

第一作者研究方向为作物遗传育种。E-mail: 15902857016@163.com

通信作者: 沈亚欧, 研究方向为玉米分子育种。E-mail: shenyaou@aliyun.com

茎部或叶柄的基部扩大形成的包裹着茎秆的节间或茎节的鞘状物。多数禾本科植物如水稻、玉米、高粱等均具有明显的叶鞘,其功能是保护茎的幼嫩居间分生组织和幼芽,并增强茎的机械支持力。S. A. Rao 等^[1]对珍珠粟白色叶鞘进行研究分析,发现该白色叶鞘性状受隐性单基因 *ws* 控制,并且该性状与叶片黄色性状连锁。

早在 18 世纪 20–30 年代, F. H. Clark^[2]便开始研究玉米白色叶鞘,统计分析发现 F_2 的分离比符合孟德尔遗传定律,得出控制该性状的基因是一对隐性核基因的结论。但随后 J. H. Kempton^[3]对玉米白色叶鞘进行了进一步的研究,发现 F_2 中该性状发生的分离不再遵循孟德尔遗传定律。随着分子生物学的迅速发展, RFLP、CAPS、RAPD、SSR、AFLP、SNP 等分子标记得到了广泛应用,已报道的玉米白色叶鞘相关基因 *ws1*、*ws2*、*ws3*、*ws4* 中的 *ws3*、*ws4* 分别定位到 2 号和 1 号染色体短臂上。*ws1*、*ws2* 为隐性重复基因,不同单株叶鞘呈现淡绿色到白色的不同类型,并且叶鞘异常特征从苗期持续到植株的整个生育时期^[3-4]。利用三点测试 (trisomic tests) 方法,将白色叶鞘基因 (*ws3*) 定位在第 2 号染色体^[4],约 1 ~ 1010909 的位置。*ws3* 的 8 个等位基因表型各异,而白色叶鞘是其突变类型之一^[4-7];对 *ws4* 而言,研究还不够深入,目前仅仅明确其属于显性基因且定位在 1 号染色体短臂上,*ws4-N1598* 等位基因表现为白色叶鞘^[8]。*ws3* 和 *ws4* 部分为白色叶鞘表型(图 1)^[9]。



A: *ws3* 突变体,叶鞘、茎秆均呈白色,叶片呈正常绿色;

B: *ws4-N1589* 突变体,叶鞘呈淡黄绿色

A: *ws3* mutant with white leaf sheath, stalk, and normal green leaf blade,

B: *ws4-N1589* mutant with yellowish green leaf sheaths

图 1 *ws3* 和 *ws4* 突变体白色叶鞘表型

Fig. 1 White leaf sheath phenotypes of *ws3* and *ws4* mutants

玉米自交系 K10,以其早熟、高配合力、综合农艺性状优良等特点在我国早熟玉米育种研究领域起

着非常重要的作用^[10]。本研究对 K10 白色叶鞘这一性状进行遗传分析,同时对其叶绿体超微结构进行观察及光合色素含量测定,并利用 SSR 分子标记对白色叶鞘进行初步的基因定位。以期进一步揭示该材料叶鞘乳白色这一特殊性状的遗传机理,为该基因的进一步精细定位及图位克隆奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

玉米白色叶鞘自交系 K10(由黑龙江农科院提供);遗传分析选用 48-2、齐 319、沈 137、R08、丹 3130、Mo17、B370、昌 7-2、掖 478 等 9 个自交系;基因定位的双亲材料分别为自交系 18-599R 与白色叶鞘自交系 K10。分别与 K10 进行正反交,对杂交后代 F_1 进行自交得到 F_2 ,并对 F_2 进行单穗播种。用于基因定位的双亲材料分别为自交系 18-599R 与白色叶鞘自交系 K10,经杂交获得 F_1 ,再自交获得 F_2 。

1.2 试验方法

白色叶鞘性状的遗传特性分别以 48-2、齐 319、沈 137、R08、丹 3130、Mo17、B370、昌 7-2、掖 478 等 9 个自交系作母本,K10 作父本进行杂交;同时利用 K10 作母本,B370 作父本进行反交,根据 F_1 以及 F_2 植株叶鞘颜色的分离比例,分析白色叶鞘性状的遗传特点。

1.2.1 F_2 分离群体中植株不同部位光合色素测定

在 F_2 分离群体中随机抽取 3 份白色叶鞘植株和 3 份绿色叶鞘植株分别采用混合液浸提法^[11]提取叶片及叶鞘的叶绿素,每个单株进行 3 个重复。用紫外分光光度计分别测定 663 nm、645 nm 下的吸光值,然后计算叶绿素 a(chl a)、叶绿素 b(chl b)、总叶绿素(chl t)的含量,求 3 株平均值。用 SPSS 软件对数据进行统计分析。

1.2.2 叶绿体超微结构观察 取 F_2 分离群体中极端白色叶鞘和绿色叶鞘植株,经 3% 戊二醛前固定和 1% 锇酸后固定后,用 30%、50%、70%、80%、90%、95%、100% 浓度梯度的乙醇逐级脱水,丙酮进行置换,用树脂 812 包埋剂进行浸透、包埋。烘箱中聚合 48 h 以上,得到的包埋块在 Leica EMKMR2 超薄切片机上切出 70 ~ 90 nm 的超薄切片,经柠檬酸铅和醋酸双氧铀双染色后,在日立 H-600IV 型透射式电子显微镜下观察并拍照。

1.2.3 玉米白色叶鞘性状基因初定位 在 18-599R 和 K10 构建的 F_2 分离群体中选择极端白色叶

鞘植株和绿色叶鞘植株各 7 株,采用 CTAB 法^[12]提取单株 DNA,紫外可见分光光度仪(BeckmanDU800 型)检测 DNA 的浓度,用 1% 的琼脂糖凝胶电泳检测其完整性。每个样品等量混合构成亲本池、杂交 F₁ DNA 池、白色叶鞘 DNA 池、绿色叶鞘 DNA 池。利用 540 对 SSR 引物对亲本 K10、18-599R 及其 F₁ 进行 PCR 扩增并筛选多态性引物。SSR 引物序列信息来于 Maize GDB(<http://www.maizeGDB.org>),并由 Invitrogen 公司合成。用筛选出的多态性 SSR 标记对 F₂ 群体单株进行 PCR 扩增,扩增产物经 6% 变性聚丙烯酰胺凝胶电泳,硝酸银染色。用 Map Chart 2.1 参考 IBM2 2008 Neighbors Frame 数据映

射出其遗传连锁图。

2 结果与分析

2.1 玉米白色叶鞘自交系 K10 的表型特征

自交系 K10 幼苗浅绿色,叶鞘乳白色,中后期叶鞘颜色逐渐加深为黄色(图 2)。平均株高 212 cm,穗位高 68 cm。株型半平展,成株 18~19 片叶。雄穗分枝 3~5 个,雌穗花丝黄色。花粉量较少,雌雄穗生理协调。K10 在田间表现为易受病害、虫害影响,感纹枯病和穗粒腐病。产量低、生育期短,植株早衰。



图 2 K10 不同时期的田间表型性状

Fig. 2 Phenotypes of K10 during different developmental periods

2.2 白色叶鞘突变体性状的遗传特性

以 48-2、齐 319、沈 137、R08、丹 3130、Mo17、昌 7-2、掖 478 为母本,K10 为父本进行杂交,F₁ 植株全为绿色叶鞘,表明该白色叶鞘性状由隐性基因控制。以 K10 为母本,B370 为父本,其杂交 F₁ 植株

仍全为绿色叶鞘,表明白色叶鞘性状是由隐性核基因控制,与细胞质遗传无关。不同杂交组合 F₂ 后代的分离比均不符合孟德尔遗传定律,且没有出现恒定的分离比例(表 1),表明该性状受多基因控制,且基因间可能存在互作。

表 1 正常植株与白色叶鞘植株在 9 个 F₂ 群体中的分离比例

Table 1 The segregation ratios of normal plant and white leaf sheath plant in nine F₂ population

杂交组合 Cross combination	F ₁ 叶鞘颜色 Leaf sheath color of F ₁	F ₂ 调查总株数 No. of investigated F ₂	F ₂ 白色株数 No. of white leaf sheath plants in F ₂	F ₂ 绿色株数 No. of normal leaf sheath plants in F ₂	F ₂ 分离比值(白:绿) Segregation ratios in F ₂
48-2 × K10	绿色	357	11	346	1:32
齐 319 × K10	绿色	232	7	225	1:32
沈 137 × K10	绿色	309	9	300	1:32
R08 × K10	绿色	134	4	130	1:32
丹 3130 × K10	绿色	449	15	434	1:28
Mo17 × K10	绿色	323	14	309	1:22
昌 7-2 × K10	绿色	239	17	222	1:13
掖 478 × K10	绿色	176	14	162	1:11
K10 × B370	绿色	358	17	341	1:20

2.3 F₂分离群体植株不同部位光合色素含量

用混合液浸提法抽提 F₂ 分离群体中随机抽取的 3 株极端白色叶鞘植株与 3 株绿色叶鞘植株叶片、叶鞘中的叶绿素并测定其含量,每个样品 3 次重复。SPSS 软件统计分析结果如表 2, 苗期正常植株与白色叶鞘植株不同部位叶绿素含量不存在显著差异,而白色叶鞘的叶绿素 a、叶绿素 b 以及总叶绿素含量均低于正常植株的绿色叶鞘,且在 $P\leq 0.05$ 水平上差异显著。

表 2 苗期正常植株与白色叶鞘植株不同部位叶绿素含量
Table 2 The chlorophyll contents of the white leaf sheath and the normal green sheath plants in different tissues at the seedling stage

部位 Tissues	组分 Components	叶绿素含量 (mg/g) Content of chlorophyll	
		正常植株 Normal green sheath plants	白鞘植株 White leaf sheath plants
叶片 Leaf blade	chl a	0.752 ± 0.026a	0.793 ± 0.071a
	chl b	0.198 ± 0.015a	0.171 ± 0.036a
	chl t	0.860 ± 0.039a	1.002 ± 0.093a
叶鞘 Leaf sheath	chl a	0.053 ± 0.009b	0.094 ± 0.02c
	chl b	0.084 ± 0.002b	0.096 ± 0.007c
	chl t	0.140 ± 0.012b	0.195 ± 0.028c

2.4 白色叶鞘自交系 K10 叶绿体超微结构

利用透射电镜对 F₂ 群体中玉米白色叶鞘和正常绿色叶鞘的叶绿体超微结构进行观察,图 3 中 1、2、3 显示正常绿色叶鞘细胞中叶绿体数量较多,有明显的类囊体基粒片层结构,类囊体垛叠整齐规则,排列紧凑,且可以完整地观察到叶绿体的双层膜结构,以及内部相互连接的基粒类囊体。图 3 中 4、5、6 所示,拔节期白色叶鞘细胞中完整的叶绿体结构较绿色叶鞘少,多数细胞质和细胞器分散到细胞壁周围,染色质聚集,整个叶绿体严重降解。且大多叶绿体内仅有类似于前质体时期的泡状结构,没有类囊体片层结构和基粒。

2.5 玉米白色叶鞘相关基因的初步定位

2.5.1 亲本间 SSR 多态性分析 用 540 对均匀分布于玉米 10 条染色体上的 SSR 分子标记,以亲本 K10 和 18-599R 以及杂交后代 F₁ 的基因组 DNA 为模板进行 PCR 扩增,经 6% 的聚丙烯酰胺凝胶电泳分离并用硝酸银染色,结果显示其中有 98 对标记在 2 个亲本间表现出多态性(图 4)。

2.5.2 亲本及 F₂ 极端群体 DNA 池间的引物多态性 利用筛选出的 98 对亲本多态性引物对亲本 K10 和 18-599R 及 2 个 F₂ 极端群体 DNA 池进行多态性鉴定。结果发现第 8 条染色体 bin8.05 区域的标记 bnlg162 和第 9 条染色体 bin9.04 区域的标记 umc2398 在白池与绿池间存在多态性(图 5)。BSA

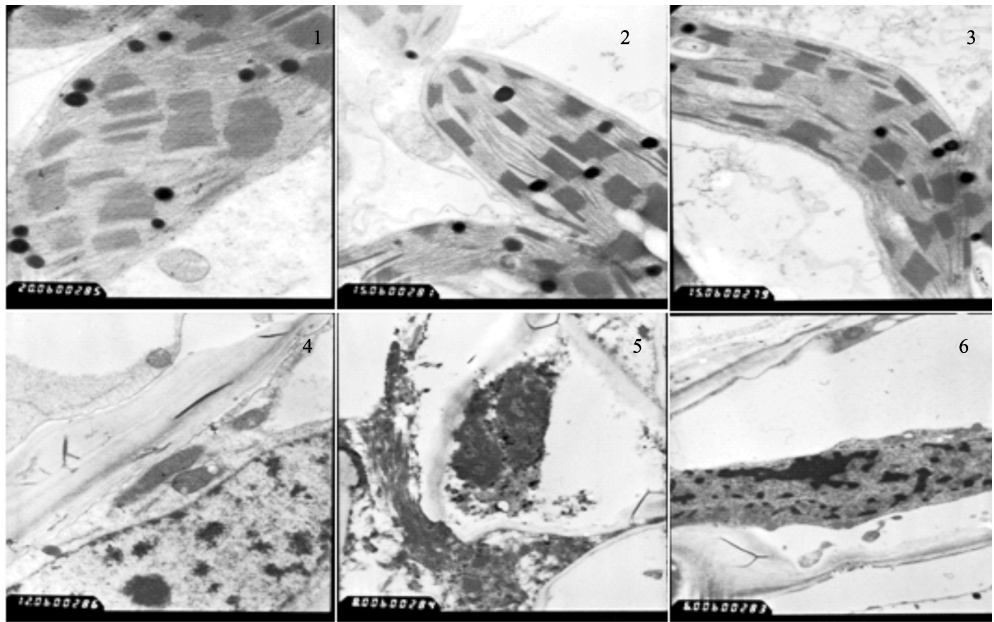
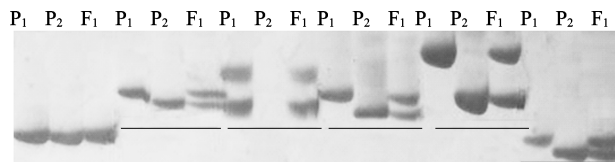


图 3 拔节期正常叶鞘与白色叶鞘叶绿体超微结构
Fig. 3 The chloroplast ultrastructure of white leaf sheath and normal sheath plant at jointing stage

分池筛选结果可初步说明第 8 条染色体的 bin8.05 区域(qws8)和第 9 染色体 bin9.04 区域(qws9)可能存在 2 个与白色叶鞘表型相关的基因位点。



P₁:K10;P₂:18-599R;F₁:K10 与 18-599R 杂交后代,每 3 条泳道代表 1 个分子标记在 2 个亲本与 F₁ 中的多态性情况

P₁:K10,P₂:18-599 R,F₁:Hybridization progeny of K10 and 18-599R, every 3 lanes represent the polymorphism of a molecular marker in parents and F₁

图 4 部分亲本间多态性引物 PCR 扩增电泳图

Fig. 4 Polymorphism of PCR amplifying products between the two parents

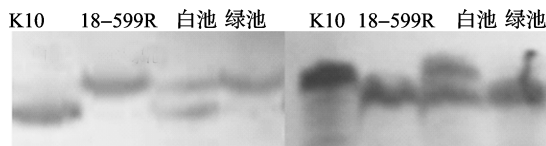


图 5 绿池和白池间的 2 个多态性 SSR 标记

Fig. 5 Polymorphic SSR markers between the two DNA pools

通过搜索 Maize GDB 数据库,将部分多态性标记序列匹配到第 8、9 染色体节点 bnlgl62 和 umc2398,其中在第 8 染色体上 bnlgl62 标记周围存在 7 个多态性标记,分别为 umc1139、umc1868、umc1415、bnlg162、umc2401、umc1340、bnlg1350b。在第 9 染色体上 umc2398 标记周围存在 8 个多态性标记,分别为 umc2213、bnlg469a、umc1492、umc1420、umc2121、umc2398、bnlg1159、umc1231、phi448880 用于基因的初步定位。用 Map Chart 2.1 参考 IBM2008 Neighbors Frame 数据映射出其遗传连锁图。

3 讨论

3.1 玉米 K10 白色叶鞘性状受微效多基因控制

关于玉米叶色突变的研究报道较多^[13-16],而玉米白色叶鞘遗传机理的相关报道甚少。本研究以 48-2、齐 319、沈 137、R08、丹 3130、Mo17、昌 7-2、掖 478 等 9 个自交系为母本,K10 为父本,杂交 F₁ 全部为绿色;以 K10 为母本,B370 为父本,杂交后代 F₁ 全部表现为绿色,有力地证明了白色叶鞘性状是由隐性核基因控制,与细胞质基因无关。而不同的杂交组

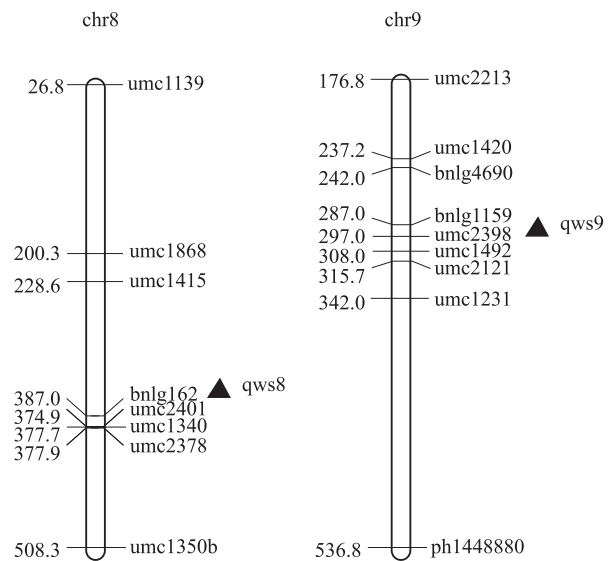


图 6 第 8、9 染色体上与白色叶鞘基因紧密连锁的分子标记

Fig. 6 The molecular markers linked to white sheath gene distributed on chromosome 8 and 9

合 F₂ 后代分离比例均不符合孟德尔遗传定律,且没有出现恒定的分离比例,可能是由于 F₂ 群体太小导致统计结果不准确,也可能是由于不同的遗传背景干扰及微效基因间互作造成的,这与 J. H. Kempton^[3] 的研究结果一致。叶鞘颜色从乳白色到浅绿色呈现不同程度的中间表型,与 *ws3* (图 1-B) 和 *ws4* (图 1-C) 中所描述的性状相似,并且对颜色的深浅程度不能明确分组,基于上述结果可推测该性状属于受多个基因控制的数量性状。本研究将其相关基因初步定位到位于 bin8.05、bin9.04 区域(qws8、qws9),这在前人研究中未见报道,本课题组将进行进一步的 QTL 精细定位,为白色叶鞘相关机理的研究及相关基因的图位克隆提供参考。

3.2 白色叶鞘叶绿体发育受阻的可能机理

本研究中白色叶鞘和正常叶鞘叶绿体超微结构的观察结果表明:白色叶鞘细胞中未观察到明显的叶绿体结构,多数细胞质和细胞器分散到细胞壁周围,整个叶绿体严重降解。且大多没有类囊体片层结构,只有大量类似于前质体时期的泡状结构。高等植物叶绿体由前质体发育而来,前质体几乎无色,通过双层膜中的内膜再内折并深入基质扩展增大,在光照下排列成片最终脱离内膜形成囊状结构的类囊体,同时合成叶绿素,前质体发育成叶绿体。在叶绿体发育过程中,叶绿素的积累与类囊体膜形成相辅相成。叶绿素缺乏目前有 2 种假设理论,其一可能是与叶绿素合成相关的基因发生突变影响叶绿素

的正常合成,导致叶绿素缺乏进而影响叶绿体结构的发育;其二可能是编码叶绿体结构蛋白的基因发生突变,使叶绿体发育异常,进而引起叶绿素合成降低^[17]。曹莉等^[18]对小麦黄化突变体叶绿体超微结构研究中发现,叶绿素合成减少到一定程度,叶绿体超微结构才表现出异常,推断这种叶色突变可能是由于叶绿素合成受阻造成的,叶绿素含量过低导致叶绿体结构发育缺陷,光合能力下降。在张力科等^[19]对水稻白色条纹和黄色叶片的电镜观察中发现,这2种叶色的变异都和类囊体的发育有关。在大多叶色异常材料的研究中表明叶绿体的发育和叶绿素合成这两者相互影响^[20-22],但其分子机理仍不明确。自交系 K10 白色叶鞘究竟是叶绿素的合成受阻导致发育的滞后,还是类囊体发育相关基因的突变导致叶绿素合成的减少而造成叶鞘颜色发生变异,还有待遗传学和分子生物学的进一步深入研究。

3.3 控制玉米白色叶鞘性状的基因位点及应用

本研究利用 SSR 分子标记将 K10 白色叶鞘基因初步定位于第 8、9 号染色体上 bin8.05、bin9.04 区域,该结果异于早期发现的位于第 2 染色体短臂上的 *ws3* 和第 1 染色体短臂上的 *ws4* 位点,说明该性状不仅仅由 *ws3*、*ws4* 等位基因控制。控制该性状的基因与 *ws1*、*ws2* 是否属于等位基因还有待进一步研究。由于试验单株数量偏少、标记密度较低,无法将基因定位到某一个较小的区域,同时存在其他微效基因未被定位的情况。后期将对已定位的区域进一步加密分子标记,同时增大试验样本数量,以获得更为全面、准确的结果,为该性状的精细定位及图位克隆提供依据。

叶鞘白色性状形成机理尚未明确,对玉米 K10 自交系白色叶鞘性状的生理和遗传研究将为揭示植物叶绿体发育、叶绿素合成和调控途径、光合系统结构和功能的分子调控机制奠定基础,进而为玉米高光效育种提供理论依据。另一方面,K10 白色叶鞘表型在苗期即表现出来,其性状明显、易于辨认,在开发标记基因、鉴定杂交种纯度等领域具有重要的应用前景。在转基因育种领域,以白色叶鞘作为选

择标记可以排除传统抗生素标记对环境和食品带来的潜在风险,从而进一步提高转基因玉米的安全性。

参考文献

- [1] Rao S A, Mengesha M H, Reddy C R, et al. Genetics of white sheath and bleached leaf mutants in pearl millet [J]. J Hered, 1990, 81 (2): 159-162
- [2] Clark F H. Inheritance of white sheath in maize [J]. J Hered, 1932, 23 (6): 235-237
- [3] Kempton J H. Heritable characters of maize VIII. white sheaths [J]. J Hered, 1921, 12 (5): 224-226
- [4] Cooperation M G. Recent linkage studies in maize [J]. Genetics, 1939, 24 (1): 59
- [5] Whalen R H. Identity and location of v26 [J]. Maize Genet Coop Newsl, 1999, 73: 18
- [6] Beckett J B. Genetic breakpoints of the BA translocations of maize [J]. Maize Genet Coop Newsl, 1975, 49: 130-134
- [7] Neuffer M G, England D. Induced mutations with confirmed locations [J]. Maize Genet Coop Newsl, 1995, 69: 43-46
- [8] Neuffer M G. Designation of four dominant mutants [J]. Maize Genet Coop Newsl, 1989, 63: 62-63
- [9] Maize GDB. Images of uaxiations related to ubtie sheath [EB/OL]. (2014-02-20). <http://www.maizegdb.org/cgi-bin/phenovarimages.cgi?id=64366>
- [10] 王巍. 玉米自交系 K10 及其近源系在早熟玉米育种中的应用 [J]. 杂粮作物, 2010, 30 (6): 379-381
- [11] 李得孝, 员海燕, 郭月霞, 等. 混合液浸提法测定玉米叶绿素含量的研究 [J]. 玉米科学, 2006, 14 (1): 117-119
- [12] 李荣华, 夏岩石, 刘顺枝, 等. 改进的 CTAB 提取植物 DNA 方法 [J]. 实验室研究与探索, 2009, 28 (9): 14-16
- [13] 程红亮, 陈甲法, 丁俊强, 等. 一个玉米叶色突变体的遗传分析与基因定位 [J]. 华北农学报, 2011, 26 (3): 7-10
- [14] Lonosky P M, Zhang X, Honavar V G, et al. A proteomic analysis of maize chloroplast biogenesis [J]. Plant Physiol, 2004, 134 (2): 560-574
- [15] 吴殿星, 郑涛. 一个新的水稻转绿型白化突变系 W25 的叶色特征及遗传 [J]. 浙江农业学报, 1996, 8 (6): 372-374
- [16] 李育红, 王宝和, 戴正元, 等. 一个水稻新型叶色突变体的形态结构与遗传定位 [J]. 中国水稻科学, 2011, 25 (6): 587-593
- [17] William C T, Alice B, Robert A M. Use of nuclear mutants in the analysis of chloroplast development [J]. Dev Genet, 1987, 8: 305-320
- [18] 曹莉, 王辉, 孙道杰, 等. 小麦黄化突变体叶绿体超微结构研究 [J]. 西北植物学报, 2006, 26 (11): 2227-2230
- [19] 张力科, 李志彬, 刘海燕, 等. 两个新的水稻叶色突变体形态结构与遗传定位研究 [J]. 中国农业科学, 2010, 43 (2): 223-229
- [20] 邢才, 王贵学, 黄俊丽, 等. 植物叶绿素突变体及其分子机理的研究进展 [J]. 生物技术通报, 2008 (5): 10-12
- [21] 邱义兰, 李红, 彭克勤, 等. 水稻“斑马叶”突变体 B411 叶绿体超微结构的观察 [J]. 作物学报, 2010, 36 (1): 184-190
- [22] 徐冬平, 汪瀚宇, 张采波, 等. 一个新的玉米黄化突变体的初步研究 [J]. 核农学报, 2012, 26 (7): 988-993