

一个新的番茄黄绿叶突变体表型鉴定与遗传分析

王亚玲, 李小寒, 宫方林, 梁佳佳, 李金华

(西南大学园艺园林学院/南方山地园艺学重点实验室, 重庆 400715)

摘要: 植物黄绿叶突变体不但在植物的光合作用、叶绿素的合成代谢途径、叶绿体的遗传分化与发育等一系列基础研究中具有重要作用, 而且还可以作为标记性状应用到育种研究上。本研究以前期化学诱变得到的一个番茄黄绿叶突变体为材料, 对其主要表型与光合作用特征特性进行鉴定分析, 发现突变体从第一片真叶开始变黄, 植株矮小, 叶片叶绿素含量和净光合速率相对野生型显著降低, 叶绿体类囊体片层结构畸形。突变体和野生型进行正反交, 分析其遗传方式。发现其F₂群体正常叶与黄绿叶的分离比为3:1, 表明黄绿叶是由单个基因突变引起的隐性性状。本研究为后期的基因定位奠定了基础。

关键词: 番茄; 黄绿叶突变体; 表型鉴定; 遗传分析

Phenotypic Identification and Genetic Analysis of A Novel Tomato Yellow Green Leaf Mutant¹

WANG Ya-ling, LI Xiao-han, GONG FANG-lin, LIANG Jia-jia, LI Jin-hua

(College of horticulture and landscape architecture, Southwestern University/ Key Laboratory of Horticultural Science in Southern Mountainous Region, Chongqing 400715)

Abstract: Plant yellow-green leaf mutant plays an important role in a series of basic studies such as photosynthesis, synthetic metabolic pathway of chlorophyll, genetic differentiation and development of chloroplast, as well as a marker trait to breeding research. In this study, we analyzed the phenotypic characteristics and photosynthesis of a tomato yellow-green leaf mutant that was generated by chemical mutagenesis. We found that the yellow-green phenotype of mutant (*mu*) became visible in the first true leaf. The *mu* plant showed dwarfism, the reduction of chlorophyll content and net photosynthetic rate in relative to that of the wild type M82. By analyzing the ultra-structure of chloroplast with transmission microscope, the chloroplast thylakoid was impaired development in the *mu* mutant. By genetic analysis between *mu* and M82, the segregation ratio (3:1) was observed in the seedlings with normal and yellow leaves in a F₂ population, supporting a single recessive gene underlying the mutated yellow-green phenotype. Thus, this study identified a chloroplast-abnormal mutant that might be useful in exploring the signaling in nucleus and chloroplast, for example, by isolating the target gene controlling the yellow-green phenotype of leaves.

Key Words: *Solanum lycopersicum*; Yellow leaf mutant; Phenotypic identification; Genetic analysis

¹收稿日期: 2018-05-18

修回日期: 2018-06-11

网络出版日期:

URL (网络出版地址):

基金项目: 国家自然科学基金 (31301779); 西南大学大学生创新项目 (201510635029)

第一作者研究方向为蔬菜分子生物学与基因工程。E-mail: yalingwangx@163.com; 李小寒为共同第一作者

通信作者: 李金华, 研究方向为蔬菜分子生物学与基因工程。E-mail: ljh502@swu.edu.cn

植物叶色变异是由于基因突变直接或间接影响叶绿素的合成和降解进而改变叶绿素含量,所以叶色突变体也称为叶绿素突变体^[1]。叶绿素是光合作用中最重要的色素,在光吸收和电子传递中具有重要的功能。叶绿体作为一种小微粒在光合相关器官的细胞中都有分布,叶绿素在叶绿体类囊体膜中发挥功能^[2]。

叶色突变体已经广泛应用于植物光合机理、叶绿素合成机理、叶绿体的结构和发育机理等基础研究^[3-9]。在育种工作中,叶色变异可作为标记性状,用于简化良种繁育和杂交种生产^[10,11];因此,发掘和鉴定植物叶绿素缺乏突变基因,开展叶绿素缺乏突变基因定位、克隆以及作用机理等方面研究具有重要的理论意义和应用价值。

叶色突变体分子机制方面的研究以模式作物和大田作物较为领先。拟南芥^[12,13]、水稻^[3,4,14,15]、烟草^[16]和苹果^[9]等作物中已克隆了多个与叶色突变相关的基因,这些基因编码叶绿素合成途径中的多种酶,阻碍或促进叶绿素的合成,使叶绿体中各种色素比例发生变化,引起叶色变异。形成叶色突变体的因素众多,涉及到植物生长发育的多个生理生化途径,并且其控制的基因也相对复杂,细胞核基因和胞质基因都会控制叶色变化^[5,17]。本研究以前期人工诱导发现的一个能够稳定遗传的番茄黄叶色突变体为材料,在对突变体表型进行鉴定的同时,对番茄黄绿叶突变体进行遗传分析,为后期利用 MutMap 方法^[14]快速定位这个突变基因奠定基础。

1 材料与方法

1.1 植物材料和遗传分析

番茄黄绿叶突变体 mu 由番茄自交系 M82 (*Solanum lycopersicum* cv. M82) 经过 EMS 诱变获得,多代自交能够稳定遗传。突变体 mu 和野生型对照 M82 的杂交采用人工去雄授粉的方法进行,将两者之间进行正反杂交。番茄突变体 mu 和野生型对照 M82 在 2014 年 3 到 6 月种植于西南大学科技楼楼顶温室,杂交 F₁ 代植株 2015 年 3 月到 6 月种植于西南大学科技楼楼顶温室。在苗龄 30、45 和 65 天左右对其株高和叶片大小(从上往下第三片功能叶)进行测定。杂交 F₂ 代植株 2016 年 3 月到 6 月种植于西南大学现代农业科学示范中心玻璃温室。

1.2 净光合速率测定

使用便携式光合仪(CIRAS-2, PP System, USA)进行叶片光合速率的测定,利用仪器自带的光源。

叶片选取在番茄苗龄 30 天左右从上往下第三片功能叶,并且突变体 mu 和野生型对照 M82 分别选取六株进行测定。

1.3 叶绿素含量测定

叶绿素含量的测定是先将苗龄 30 天左右从上往下第三片叶的 0.2 g 叶片经液氮研磨后置于 10 mL 离心管中,用 8 mL 95%的乙醇冲洗使其全部转移到离心管中,然后再暗处抽提 2 h,其间多次颠倒离心管加速叶绿素的抽提。12000 × g 离心 15 min,上清液用于叶绿素含量的测定。分光光度计测定 665 nm 和 649 nm 波长下的吸光值。整个操作过程尽量避光。最后叶绿素浓度为: 叶绿素浓度 (mg / mL) = 6.63 × A₆₆₅ + 18.08 × A₆₄₉, A 代表特定波长下的吸光值。

1.4 透射电镜观察叶绿体

选取生长条件一致,苗龄为 30 天左右的 mu 和野生型对照 M82 植株的从上往下的第三片嫩叶和最下部老叶,用锋利的刀片切成大小约为 1 mm² 的小块,放置于 2%戊二醛 (pH=7.4) 固定液中并抽真空固定,经磷酸缓冲液漂洗后用 2%四氧化锇缓冲液中固定,随后用乙醇梯度脱水,环氧树脂包埋,利用 Leica UC6 超薄切片仪进行切片,然后用醋酸铀酰乙酸进行染色。透射电镜观察和拍照是用到 HITACHI H-7650 透射电子显微镜。

1.5 统计分析

数据分析采用 Microsoft Excel 软件,分别计算均值及标准误差,并绘制图表。采用 SPSS 统计软件进行 t 检验。图中标注的 “*” 和 “**” 分别表示所测定项目在突变体 mu 与野生型对照 M82 之间差异显著 (P<0.05) 和极显著 (P<0.01)。

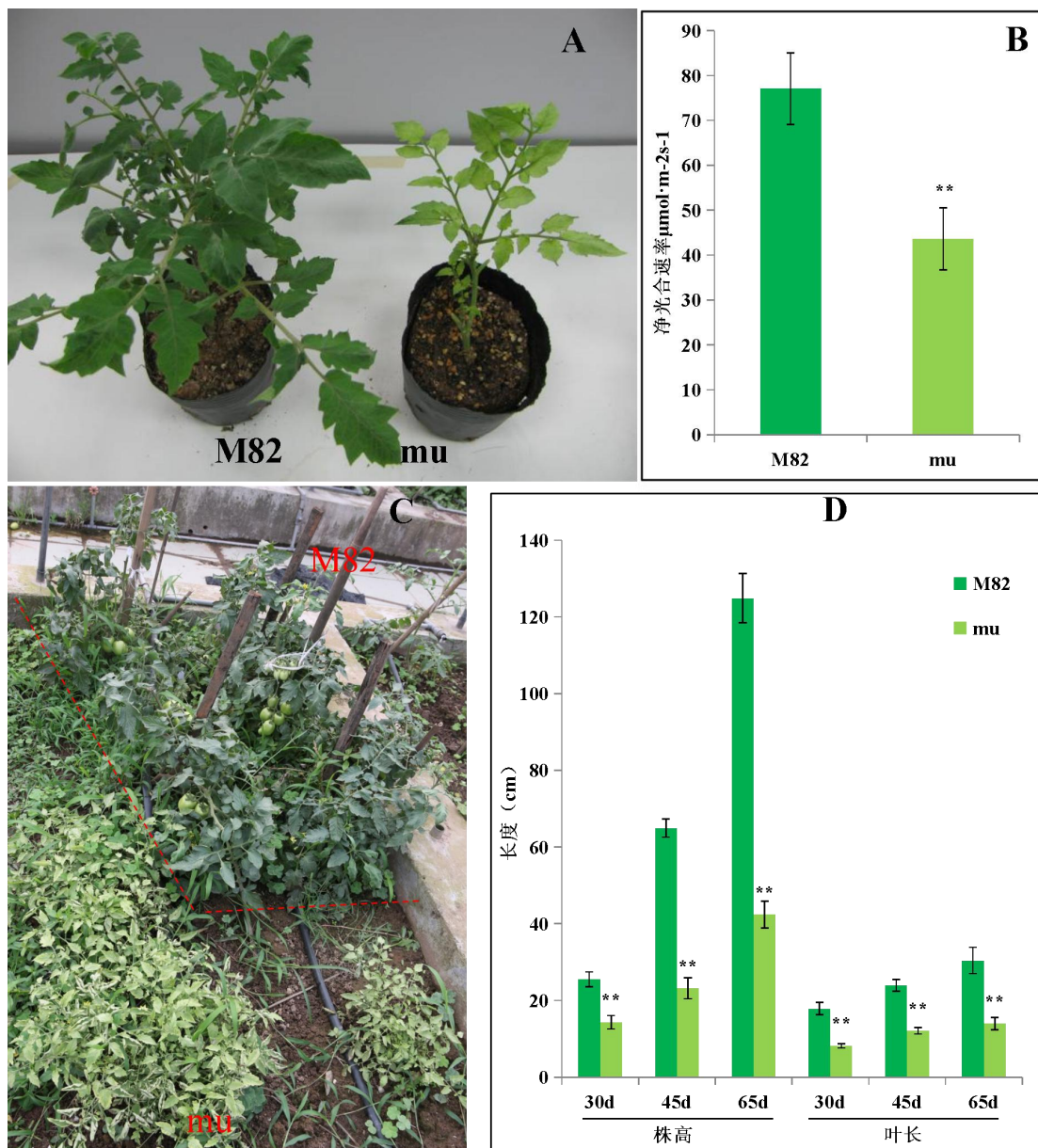
2 结果与分析

2.1 番茄黄绿叶突变体的表型鉴定

首先对突变体 mu 和野生型 M82 对照进行表型对比观察。子叶期,突变体番茄和野生型均表现为正常的绿色,没有差异,但突变体 mu 从第一片真叶生长开始,长出的叶片为黄色,随着植株的生长,新生长出的每一片真叶均为黄色。叶片在长大成熟后并没有转绿,始终为黄色。苗期 (30 天苗龄) 叶片生长的过程中可以清楚的观察到叶柄及叶脉均为黄色,除叶片之外,植株的茎也呈浅黄色 (图 1A)。除了叶色有明显的区别外,叶色黄化植株的生长状况也有所不同,与同一时期野生型植株相比,长势较弱,生长较为缓慢,植株矮小,叶片变小,突变

体 *mu* 的株高和叶长极显著小于野生型对照 M82，在 30 天时突变体 *mu* 的株高和叶长均低于野生型 M82 的 0.4 倍和 0.5 倍，在 45 天时突变体 *mu* 的株高和叶长均比野生型 M82 降低 0.6 倍和 0.5 倍（图 1D）。生殖生长期（65 天苗龄），叶色突变体整体植株还是表现为黄色，植株相对野生型更加矮小，叶片变小，突变体 *mu* 的株高和叶长均比野生型 M82

降低了 0.7 倍和 0.5 倍（图 1C 和 D）。对相同部位（从上往下第三片功能叶）叶片进行净光合速率测定，结果如图 1B 所示，野生型对照的净光合速率显著高于突变体 *mu*，野生型对照的净光合速率为 $77.056 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，而突变体 *mu* 仅为 $43.6086827 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。



A: 苗期（30天苗龄）突变体和野生型对照的整体表型；B: 苗期突变体*mu*和野生型对照M82的净光合速率（n=6）；C: 生殖生长期（65天苗龄）突变体和野生型对照的整体表型；D: 苗期和生殖生长期M82和*mu*的株高和叶片长度的统计（n=6）。

A: Overall phenotype at seedling stage (30-day seedling age) mutant and wild-type ; B: net photosynthetic rate of seedling mutant *mu* and wild type M82 (n=6); C: Overall phenotype of the reproductive phase (65 days of age) mutant and wild-type; D: Statistics of plant height and leaf length at seedling stage and reproductive growth phase (n=6).

图 1 突变体 *mu* 和野生型对照 M82 的表型比较

Fig.1 Phenotype of the *mu* mutant in relative to wild-type M82

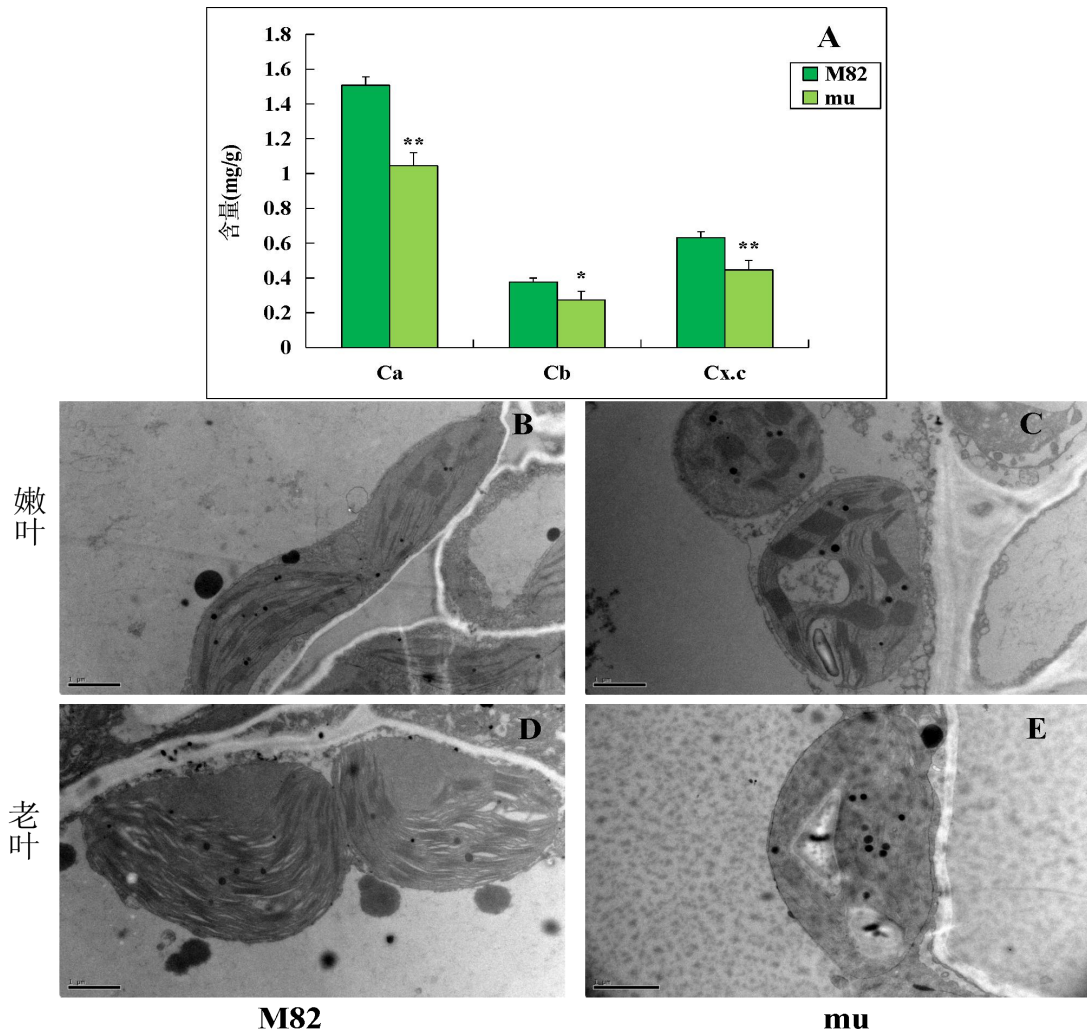
2.2 番茄黄绿叶突变体的叶绿素含量分析和叶绿体观察

为了弄清楚突变体光合作用降低的原因，对黄绿叶突变体与野生型叶片叶绿素含量和叶绿体超微结构进行了分析。

从图 2A 和表 1，可以观察到黄绿叶突变体的叶片色素含量与野生型植株相比差异较大，叶片叶绿素的含量明显降低。叶绿素 a、叶绿素 b 和叶黄素在黄绿叶突变体 *mu* 中均显著的低于野生型对照 M82，突变体 *mu* 相比野生型对照 M82 中叶绿素 a、叶绿素 b、叶黄素分别降低了 31%、27% 和 29%，并且叶绿素 a 的降幅比叶绿素 b 和叶黄素更大，因此我们认为该突变体材料中叶绿素含量的降低，是

导致突变体的叶片出现黄化和光合作用降低的重要原因。

叶绿体是叶绿素合成和光合作用的主要场所，为了进一步研究叶片黄化和光合作用降低的原因，我们对叶绿体的超微结构进行了观察。如图 2B 和 D 所示，野生型对照 M82 的叶片叶绿体结构为片层状的类囊体结构，但是突变体 *mu* 的嫩叶中叶绿体形状不规则类囊体片层发育不完全，叶绿体类囊体片层结构发生了畸形，变成了椭圆形状（图 2C）；在老叶叶绿体基粒片层发育严重受阻，结构不明显，垛叠不整齐（图 2E），因此，我们推测是叶绿体的类囊体结构发生畸形，基粒片层发育严重受阻，导致植物光合作用降低，表现为整体矮小。



A: 叶绿体含量测定: Ca为叶绿素, Cb为叶绿素b, Cx.c为叶黄素; B和C: 正常植株M82嫩叶 (B)、老叶 (D) 和突变体mu嫩叶 (C)、老叶 (E) 在苗期 (30天苗龄) 的叶绿体超微结构

A: Measurement of the chlorophyll content of mutant and wild-type: Ca, Chlorophyll a, Cb, chlorophyll b, Cx.c, xanthophylls; B and C: Chloroplast ultrastructure of young leaves (B), old leaves (D), mutant *mu* leaves (C) and old leaves (E) of normal plants at seedling stage (30-day seedling age)

图 2 突变体 *mu* 和野生型对照 M82 的叶绿素含量和叶绿体超微结构分析

Fig.2 Chlorophyll content and chloroplast ultrastructure of mutant *mu* and wild-type M82

表 1 番茄突变体 mu 与野生型 M82 叶片中的光合色素含量 (mg/g)

Table 1 Content of photosynthetic pigments of leaves in mu and M82 of tomato

材料	总叶绿素含量	叶绿素 a 含量	叶绿素 b 含量	叶黄素含量
Material	Total Chl	Ch a	Ch b	Cx.c
M82	1.89±0.03**	1.51±0.05**	0.38±0.02**	0.63±0.03**
mu	1.32±0.06	1.05±0.08	0.27±0.05	0.45±0.06

**表示 $P < 0.01$ ($n=6$)。

2.3 突变体 mu 和野生型对照 M82 杂交后代遗传分析

为了对控制黄绿叶的基因进行定位和遗传分析,明确该突变体的遗传机制,我们将突变体 mu 和野

生型对照 M82 分别进行了正反交。发现正反交后的 F₁ 代植株叶色表现为正常绿色,说明该性状细胞核遗传的。F₂ 代植株的正交 (mu×M82) 群体 (30 天苗龄) 叶色有明显的分离 (图 3)。



图 3 突变体 mu 和野生型对照 M82 杂交部分 F₂ 代分离情况

Fig. 3 The segregated yellow-green phenotype in a F₂ population that was derived from the hybrid of mutant *mu* and wild-type M82

在本试验中所用 F₂ 分离群体共 258 株 (见表 2), 叶色正常的植株 203 株, 叶色黄化植株 55 株, 经过卡方检验 ($\chi^2=1.866$), 其分离比符合 3:1, 表明突变

性状由一对隐性单基因控制, 叶色正常对叶色黄化为显性。

表 2 突变体 mu 和野生型对照 M82 杂交 F₂ 代分离的卡方检测

Table 2 Chi-square detection of F₂ segregation between mutant mu and wild-type M82

叶片颜色 Leaf color	绿色 Green	黄绿 Yellow green	总计 Total	P
实际数 Actual number	203	55	258	
理论数 Theoretical number	195	65	258	
χ^2			1.866	0.1-0.25

$\chi^2_{0.05,1}=3.84$

3 讨论

近些年来植物叶色突变体的研究很多，特别是拟南芥、水稻、小麦等模式植物最多^[1]。在目前的研究报道中，拟南芥中所有编码叶绿素合成途径中酶的基因已经全部被克隆^[17]，水稻中也已报道了大约有 80 个与水稻叶绿素突变相关的基因^[18]。本研究通过 EMS 诱变得到一个番茄的新的突变体，叶片明显黄化（图 1），而且在整个植物生长期都表现为黄化，并且植株矮小，叶绿素含量降低，这和其他番茄叶片黄化突变体和其他作物的叶片黄化突变体的表型是一致的^[19]。番茄的叶色突变体大部分为自然突变，例如，中蔬四号的叶色突变体^[20]、玛娜佩尔的叶色突变体 *Netted Viresce*^[19] 和 *lutescent1* 突变体等。这些突变体未经过人工操作，但是自然环境下突变概率极低。人工诱变可提高突变的发生频率，在较短时间内获得大量突变体，因此，人工诱发植物基因突变是创造新种质、选育新品种的有效途径^[17]。植物叶色突变体可以用作光合作用的材料，也可以用对研究高等植物的光合机理^[21, 22]、分析鉴定相关基因功能^[3-8]、改良植物果实品质，特别是番茄果实改良中有非常重要的价值^[23, 24]。

叶色突变体在育种过程中也具有十分重要的应用，通过基因突变可以选育出新的品种，并且叶色突变作为标记性状用于简化良种繁育和杂交制种^[1]。

^[25]。因此，番茄作为茄科的模式植物，进行叶色突变体分析和果实品质改良对于植物的基因研究则具有非常重要的意义。本研究利用化学诱变得到的一个番茄新的叶片黄化突变体 mu，导致了叶绿体类囊体片层结构发生了畸形，光合作用下降，而且证实了其单基因控制的隐性性状。目前，我们正在利用 Mutmap 基因组重测序的方法定位这个基因，为进一步的发现控制叶片黄化基因，改良植物光合和品质奠定了良好的基础。

参考文献

- [1] 何冰, 刘玲珑, 张文伟, 万建民. 植物叶色突变体. 植物生理学通讯, 2006 (1) : 1-9
He B, Liu L L, Zhang W W, Wan J M. Plant Leaf Color Mutants. Plant Physiology Communications, 2006 (1) : 1-9
- [2] Plato M, Krauss N, Fromme P, Lubitz W. Molecular orbital study of the primary electron donor P700 of photosystem I based on a recent X-ray single crystal structure analysis. Chemical Physics, 2003, 294 (3) : 483-499
- [3] 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 (4) : 1867-1880

- [4] Huang R, Wang Y, Wang P R, Li C M, Xiao F L, Chen N G, Li N, Li C X, Sun C H, Li L H, Chen R J, Xu Z J, Zhu J Q, Deng X J. A single nucleotide mutation of IspF gene involved in the MEP pathway for isoprenoid biosynthesis causes yellow-green leaf phenotype in rice. *Plant Molecular Biology*, 2018, 96 (1-2) : 5-16
- [5] Liu X P, Yang C, Han F Q, Fang Z Y, Yang L M, Zhuang M, Lv H H, Liu Y M, Li Z S, Zhang Y Y. Genetics and fine mapping of a yellow-green leaf gene (*ysl-1*) in cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata* L.). *Molecular breeding*, 2016, 36 (6)
- [6] Nothnagel T, Straka P. Inheritance and mapping of a yellow leaf mutant of carrot (*Daucus carota*). *Plant Breeding*, 2003, 122 (4) : 339-342
- [7] Zhang K, Liu Z Y, Shan X F, Li C Y, Tang X Y, Chi M Y, Feng H. Physiological properties and chlorophyll biosynthesis in a Pak-choi (*Brassica rapa* L. ssp *chinensis*) yellow leaf mutant, *pym*. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2017, 39 (1)
- [8] 明鸣, 汪颖, 林启冰, 王益华, 程治军. 水稻黄叶突变体 *ys94* 的鉴定与基因定位. *作物杂志*, 2016 (4): 41-46
Ming M, Wang Y, Lin Q B, Wang Y H, Cheng Z J. Identification and Gene Mapping of a Yellow-Leaf Rice Mutant *ys94*. *Crops*, 2016 (4) : 41-46
- [9] 张修德, 安秀红, 李壮, 李敏, 厉恩茂, 程存刚. 苹果叶绿素合成关键酶基因 *MdHEMA1* 生物信息学和表达分析. *植物遗传资源学报*, 2016, 17 (2) : 348-355
Zhang X D, An X H, Li Z, Li M, Li E M, Cheng C G. Bioinformatics and Expression Analysis of *MdHEMA1* Encoding the Key Enzyme for Chlorophyll Biosynthesis in Apple. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2016, 17 (2) : 348-355
- [10] Zhao Y, Wang M L, Zhang Y Z, Du L F, Pan T. A chlorophyll-reduced seedling mutant in oilseed rape, *Brassica napus*, for utilization in F-1 hybrid production. *Plant Breeding*, 2000, 119 (2) : 131-135
- [11] 马志虎, 颜素芳, 罗秀龙, 郝华忠. 辣椒黄绿苗突变体对良种繁育及纯度鉴定作用. *北方园艺*, 2001 (3) : 13-14
Ma Z H, Yan S F, Luo X L, Hao H Z. Effect of Capsicum Yellow Green Seed Mutant on Breeding and Purity Identification. *NORTHERN HORTICULTURE*, 2001 (3) : 13-14
- [12] Beale S I. Green genes gleaned. *Trends in Plant Science*, 2005, 10 (7) : 309-312
- [13] 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. *Plant Cell*, 2005, 17 (1) : 233-240
- [14] Abe A, Kosugi S, Yoshida K, Natsume S, Takagi H, Kanzaki H, Matsumura H, Yoshida K, Mitsuoka C, Tamiru M, Innan H, Cano L, Kamoun S, Terauchi R. Genome sequencing reveals agronomically important loci in rice using MutMap. *Nature Biotechnology*, 2012, 30 (2) : 174-178
- [15] Wu Z M, Zhang X, He B, Diao L P, Sheng S L, Wang J L, Guo X P, Su N, Wang L F, Jiang L, Wang C M, Zhai H Q, Wan J M. A chlorophyll-deficient rice mutant with impaired chlorophyllide esterification in chlorophyll biosynthesis. *Plant Physiology*, 2007, 145 (1) : 29-40
- [16] Monde R A, Zito F, Olive J, Wollman F A, Stern D B. Post-transcriptional defects in tobacco chloroplast mutants lacking the cytochrome b6/f complex. *The Plant journal : for cell and molecular biology*, 2000, 21 (1) : 61-72
- [17] 夏英武, 吴殿星, 舒庆尧. 人工诱发的植物叶绿素突变体的遗传及其应用. *核农学通报*, 1996(1): 41-44
Xia Y W, Wu D X, Song Q R. Artificially induced plant chlorophyll mutant inheritance and its application. *Nuclear Agriculture Bulletin*, 1996 (1): 41-44
- [18] 张向前, 刘芳, 朱海涛, 李晓燕, 曾瑞珍. 水稻 *Ds* 插入淡绿叶突变体的鉴定和遗传分析. *遗传*, 2009, 31 (09) : 947-952
Zhang X Q, Liu F, Zhu H T, Li X Y, Zeng R Z. Identification and genetic analysis of pale-green mutant caused by *Ds* insertion in rice. *Hereditas*, 2009, 31 (09) : 947-952
- [19] 崔丽朋, 宋丽华, 黄泽军, 高建昌, 国艳梅, 杜永臣, 王孝宣. 番茄黄化基因 *Netted Viresce(NV)* 的遗传定位及生理特性研究. *中国蔬菜*, 2017(7): 29-36

- Cui L P, SONG L H, Huang Z J, Gao J C, Guo Y M, Du Y C, Wang X X. Physiological Characteristics and Genetic Mapping of Tomato Yellow Leaf Gene *Netted Viresce* (NV). CHINA VEGETABLES, 2017(7): 29-36
- [20] 郭明, 张贺, 李景富. 番茄叶色黄化突变体的遗传分析及 SSR 分子标记. 中国蔬菜, 2010(14): 31-35
Guo M, Zhang H, Li J F. Genetic Analysis and SSR Molecule Marker on Tomato Yellow Leaf Mutant. CHINA VEGETABLES, 2010(14): 31-35
- [21] Fambrini M, Castagna A, Vecchia F D, Degl'Innocenti E, Ranieri A, Vernieri P, Pardossi A, Guidi L, Rascio N, Pugliesi C. Characterization of a pigment-deficient mutant of sunflower (*Helianthus annuus* L.) with abnormal chloroplast biogenesis, reduced PS II activity and low endogenous level of abscisic acid. Plant Science, 2004, 167 (1) : 79-89
- [22] Terry M J, Kendrick R E. Feedback inhibition of chlorophyll synthesis in the phytochrome chromophore-deficient aurea and yellow-green-2 mutants of tomato. Plant Physiology, 1999, 119 (1) : 143-152
- [23] Barry C S, Aldridge G M, Herzog G, Ma Q, Mcquinn R P, Hirschberg J, Giovannoni J J. Altered Chloroplast Development and Delayed Fruit Ripening Caused by Mutations in a Zinc Metalloprotease at the lutescent2 Locus of Tomato. Plant Physiology, 2012, 159 (3) : 1086-1098
- [24] Powell A L T, Nguyen C V, Hill T, Cheng K L, Figueroa-Balderas R, Aktas H, Ashrafi H, Pons C, Fernandez-Munoz R, Vicente A, Lopez-Baltazar J, Barry C S, Liu Y S, Chetelat R, Granell A, Van Deynze A, Giovannoni J J, Bennett A B. Uniform ripening Encodes a Golden 2-like Transcription Factor Regulating Tomato Fruit Chloroplast Development. Science, 2012, 336 (6089) : 1711-1715
- [25] 白红丹, 薛树鹏, 张娇, 郭远, 王园清, 倪资园, 陈学珍, 谢皓. 大豆科丰 14 持绿突变系的初步鉴定. 植物遗传资源学报, 2013, 14 (4) : 733-739
Bai H D, Xue S P, Zhang J, Guo Y, Wang Y Q, Ni Z Y, Chen X Z, Xie H. Preliminary Identification of the Stay Green Line Derived from Kefeng 14 in Soybean. Journal of Plant Genetic Resources, 2013, 14 (4) : 733-739