

水稻亮绿叶突变体 *bgl-2* 的表型特征与遗传分析

林秋云, 谢振宇, 胡伟, 周玉杰, 龙开意, 贺治洲*

中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所, 海南海口 571101

摘要: 叶色突变体不仅是水稻功能基因组研究的理想材料, 同时对杂交水稻育种也具有重要意义, 还可以作为观赏稻打造乡村休闲农业观光旅游点, 促进乡村振兴。本研究基于课题组前期辐射诱变获得的一个水稻亮绿叶突变体 *bgl-2*, 比较了突变体 *bgl-2* 与野生型 SIPI 在叶片颜色上的差异, 结果表明突变体 *bgl-2* 叶片呈现出不同于野生型 SIPI 的亮绿色。在分蘖期利用 95% 的乙醇提取测定叶片中的光合色素含量, 结果发现突变体 *bgl-2* 的叶绿素含量与野生型 SIPI 相比无显著差异。观察突变体 *bgl-2* 其他的植株形态发现, 其剑叶和倒二叶叶尖均表现不同于野生型 SIPI 的弯折形态, 且剑叶显著短于野生型 SIPI, 同时其株高也显著矮于野生型 SIPI。收种后拷种发现, 突变体 *bgl-2* 的千粒重、粒长和粒宽均显著小于野生型 SIPI, 但其长宽比与野生型 SIPI 的相比无显著差异。通过透射电镜观察分蘖期野生型 SIPI 和突变体 *bgl-2* 剑叶叶细胞结构, 表明突变体 *bgl-2* 的细胞壁显著增厚, 但细胞膜外膜厚度显著减小, 内膜几乎退化, 且其叶绿体超微结构中的类囊体的片层结构比野生型 SIPI 的疏松。通过将突变体 *bgl-2* 作为母本, 野生型 SIPI 作为父本, 进行杂交获得 F₁ 代植株, 调查发现其叶片表现正常绿色, 且剑叶和倒二叶形态正常, 而自交后的 F₂ 代群体分离出色差明显的正常绿叶苗和亮绿叶苗。统计群体中植株表型的分离比, 卡方测验表明其符合隐性单基因的 3:1 遗传分离模式。上述结果明确了突变体 *bgl-2* 的表型和遗传特征, 为突变体 *bgl-2* 的分子调控机制研究和促进其在水稻育种上的应用提供理论依据, 后续将进行 *BGL-2* 基因的定位克隆和功能分析。

关键词: 水稻; 叶片亮绿; 突变体; *bgl-2*; 表型; 遗传

中图分类号: S31 文献标识码: A

Phenotypic Characteristics and Genetic Analysis of *bgl-2*, a Bright Green Leaf Mutant *Oryza sativa* L.

LIN Qiuyun, XIE Zhenyu, HU Wei, ZHOU Yujie, LONG Kaiyi, HE Zhizhou*

Tropical Crops Genetic Resources Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou, Hainan 571101, China

Abstract: Leaf color mutants are not only an ideal material for the study of rice functional genomics, but also of great significance for hybrid rice breeding. They can also be used as ornamental rice, committed to building rural leisure agricultural sightseeing spots and promoting rural revitalization. Based on a rice bright green leaf mutant *bgl-2* obtained by radiation mutagenesis in the early stage of our research group, this study compared the difference in leaf color between the mutant *bgl-2* and the wild-type SIPI, and showed that the mutant *bgl-2* showed a bright green color different from the wild-type SIPI. The content of photosynthetic pigments in leaves was determined by 95% ethanol extraction at tillering stage. The results showed that the chlorophyll content of mutant *bgl-2* was not significantly different from that of wild-type SIPI. By observing the other plant morphology of mutant *bgl-2*, it was found that the leaf tips of its flag leaf and the last two leaves were bent, and the flag leaf was significantly shorter than that of wild-type SIPI, and its plant height was also significantly shorter than that of wild-type SIPI. It was found that the 1000 grain weight, grain length and grain width of mutant *bgl-2* was significantly smaller than those of wild-type SIPI, but its length width ratio

收稿日期 2022-07-04; 修回日期 2022-08-07

基金项目 海南省自然科学基金高层次人才项目 (No. 322RC775); 中国热带农业科学院基本科研业务费专项资金 (No. 1630032019037); 海南省自然科学基金青年基金项目 (No. 321QN323)。

作者简介 林秋云 (1987—), 女, 博士, 助理研究员, 研究方向: 水稻分子遗传与育种。*通信作者 (Corresponding author): 贺治洲 (HE Zhizhou), E-mail: hzzdata@163.com。

was not significantly different from that of wild-type SIPI. The structure of flag leaf cells of wild-type SIPI and mutant *bgl-2* at tillering stage was observed by the transmission electron microscope. The results showed that the cell wall of mutant *bgl-2* was significantly thickened, but the thickness of outer membrane of cell membrane was significantly reduced, the inner membrane was almost degraded, and the lamellar structure of thylakoid in chloroplast ultrastructure was looser than that of wild-type SIPI. F₁ plants were obtained by hybridization with mutant *bgl-2* as female parent and wild-type SIPI as male parent. The investigation found that its leaves were normal green, and the morphology of flag leaf and inverted two leaves were normal, while the F₂ population after self pollination isolated normal green leaf seedlings and bright green leaf seedlings with obvious leaf color differences. The segregation ratio of normal leaf color plants and bright green leaf plants in the population was counted, which showed that it conformed to the single gene model of 3 : 1. The above results clarify the phenotype and genetic characteristics of the mutant *bgl-2*, and provide a theoretical basis for the study of the molecular regulation mechanism of the mutant *bgl-2* and promoting its application in rice breeding. The location cloning and functional analysis of *BLG-2* gene will be carried out later.

Keywords: rice; bright green leaf; mutant; *bgl-2*; phenotype; inheritance

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2023.06.002

粮食安全是“国之大者”，悠悠万事，吃饭为大。我国是水稻生产大国，2011—2021年种植面积稳定在3000万hm²左右，以占世界9%的耕地、6%的淡水资源，养育了世界近1/5的人口^[1]。优良高产品种的推广应用发挥了极其重要的作用。光合效率是决定作物产量的重要前提，也是育种家们的改良目标，而叶片是水稻进行光能转化的主要组织^[2]。水稻叶色突变是一种发生频率高、易于被发现的突变现象，但多数叶色突变体对光合作用有影响，在一定程度上间接影响水稻产量，因此在早期常被认为是无意义突变体。随着生物技术的发展，大量研究表明叶色突变体不仅是开展光合作用、光形态建成、质-核基因互作、叶绿素合成和叶绿体发育等基础研究的理想材料，同时可作为一种明显且易于识别的标记性状，简化良种繁育和杂交种生产^[3-5]。此外，叶色突变体还可以作为观赏稻，致力于打造乡村休闲农业观光旅游点，带动农民增收，促进乡村振兴^[6]。

水稻资源辐射诱变创制是利用⁶⁰Co-γ射线照射种子，引起种子内染色体重组、畸变，产生遗传变异，从而形成水稻新种质、新材料，进而配制水稻新品种的一种高科技技术。⁶⁰Co-γ射线辐照诱变的频率高，可形成自然界没有的性状和类型，打破性状间的紧密连锁，促进基因重组，有些变异性状稳定快，可以在较短的时间内获得罕见的种质材料和基因资源。来自西非地区尼日利亚的农家栽培品种SIPI具有耐瘠薄、分蘖强、耐高温等优良特性，但其稻穗较小，株型松散，限制了该品种的育种应用。本课题组在前期研究中利用⁶⁰Co-γ射线辐照处理SIPI干种子，辐射剂量为300Gy，随后连续自交多代筛选，最终获得一

个稳定遗传的水稻亮绿叶突变体*bgl-2*。本研究通过对突变体*bgl-2*进行田间表型和细胞学结构观察，并进行温度敏感试验，同时构建F₂分离遗传群体进行*BGL-2*基因遗传模式分析，以期为后续*BGL-2*基因的克隆和功能分析奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

突变体*bgl-2*是利用⁶⁰Co-γ射线300Gy辐照来自尼日利亚的籼稻品种SIPI干种子，在M₂代，田间鉴定出亮绿叶突变表型植株，随后对突变植株连续自交多代获得稳定遗传的一个水稻亮绿叶突变体材料。2020年春季种植野生型SIPI和突变体*bgl-2*，地点位于海南省儋州市中国热带农业科学院水稻综合试验基地。种植规格为20cm×20cm，单株插秧，田间水肥、病虫管理参照当地常规大田管理方法。

1.2 方法

1.2.1 F₂分离群体构建 2020年春季种植野生型SIPI和突变体*bgl-2*，抽穗期以突变体*bgl-2*为母本，人工去雄，授以野生型SIPI花粉，授粉25d后收获杂交种F₁。2020年夏季分别种植野生型SIPI、突变体*bgl-2*和F₁，观察F₁植株表型，排除杂株后自交收获F₂种子。2021年春季分别种植野生型SIPI、突变体*bgl-2*和F₂，获得分离遗传群体，田间调查F₂群体单株表型，计算分离比例。

1.2.2 光合色素含量测定 分别取野生型SIPI和突变体*bgl-2*分蘖期剑叶叶片，测定光合色素含量，测定方法参照LI等^[7]的方法。光合色素提取完毕，利用DU800紫外可见分光光度计，在黑暗条件下，测定上清液的吸光值（波长为470、649、

665 nm)。并根据以下公式计算光合色素含量：

叶绿素 a 含量：Chla(mg/g)=13.95 D_{665} -6.88 D_{649}

叶绿素 b 含量：Chlb(mg/g)=24.96 D_{649} -7.32 D_{665}

类胡萝卜素含量：Car(mg/g)=(1000 D_{470} -2.05 Chla-114Chlb)/245

细胞色素含量 (mg/g) = (叶绿素浓度×提取液体积×稀释倍数) / 样品鲜重

1.2.3 叶绿体超微结构的透射电镜观察 分别取分蘖期野生型 SIPI 和突变体 *bgl-2* 剑叶，横切成数段，每段约 2 mm，置于 3%的戊二醛固定液，抽气，室温固定 12 h，4 ℃保存。将样品送至中国热带农业科学院环境与植物保护研究所电镜实验中心进行样品制备和透射电镜观察。

2 结果与分析

2.1 水稻亮绿叶突变体 *bgl-2* 的表型鉴定

与野生型 SIPI 比较，突变体 *bgl-2* 在田间分蘖期表现为明显的叶片亮绿色（图 1），此外还伴随着株高变矮，突变体 *bgl-2* 株高为(91.10±3.13)cm，

而野生型 SIPI 的株高为(107.30±3.93)cm，二者之间存在显著差异（表 1）。调查叶片形态发现，突变体 *bgl-2* 的剑叶和倒二叶的叶尖处均表现出弯折，分别测定野生型和突变体 *bgl-2* 的剑叶长度，结果发现野生型 SIPI 的剑叶长度为(25.70±0.87)cm，而突变体 *bgl-2* 的剑叶长度为(20.90±0.53)cm，显著短于野生型。考种发现，突变体 *bgl-2* 的千粒重、粒长和粒宽均显著小于野生型 SIPI，但长宽比在二者之间无显著差异（表 1）。这些结果表明 *BGL-2* 基因可能存在一因多效的效应。

2.2 突变体 *bgl-2* 的光合色素含量测定

大多数造成叶色突变的基因直接或间接影响叶绿素的代谢过程，从而致使叶片叶绿素含量发生变化。为了了解突变体 *bgl-2* 的叶绿素含量是否发生变化，在田间分蘖期分别取野生型 SIPI 和突变体 *bgl-2* 剑叶叶片，测定光合色素含量，结果如图 2 所示，二者之间无显著差异，说明突变体 *bgl-2* 的叶色亮绿表型不是因为光合色素含量变化导致的，可能是 *BGL-2* 基因突变引起其他机制变化导致的。

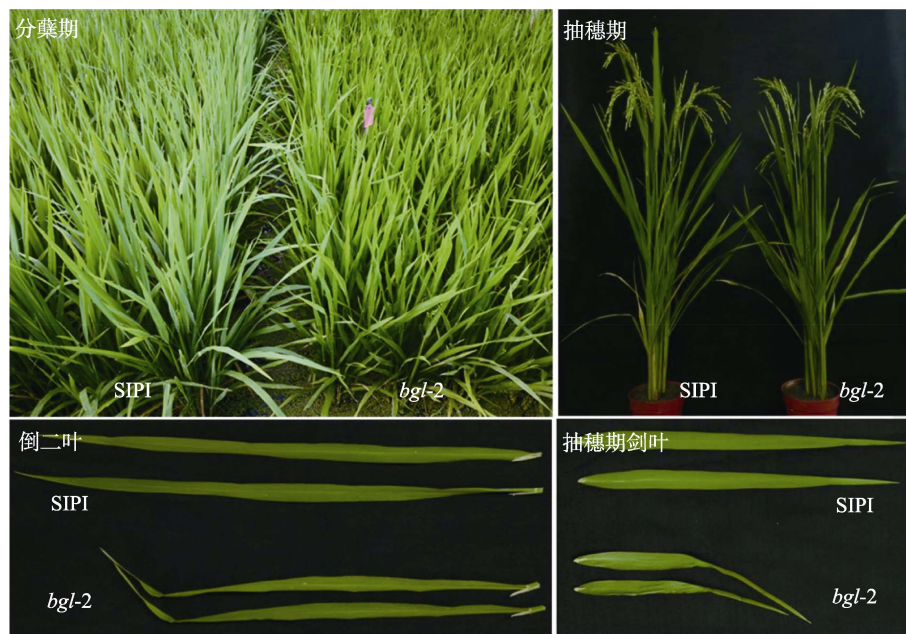


图 1 野生型 SIPI 与突变体 *bgl-2* 的表型比较

Fig. 1 Phenotypic comparison between wild-type SIPI and mutant *bgl-2*

表 1 野生型 SIPI 与突变体 *bgl-2* 的主要农艺性状比较

Tab. 1 Comparison of main agronomic characters between wild-type SIPI and mutant *bgl-2*

株型 Plant type	株高 Plant height/cm	剑叶长度 Flag leaf length/cm	千粒重 1000 grain weight/g	粒长 Grain length/mm	粒宽 Grain width/mm	长/宽 Length/width
野生型 SIPI	107.30±3.93 ^a	25.70±0.87 ^a	25.00±0.59 ^a	8.61±0.03 ^a	2.17±0.01 ^a	3.98±0.03 ^a
突变体 <i>bgl-2</i>	91.10±3.13 ^b	20.90±0.53 ^b	17.76±0.32 ^b	8.00±0.02 ^b	2.05±0.00 ^b	3.94±0.01 ^a

注：同列不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$)。

Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant difference ($P<0.05$).

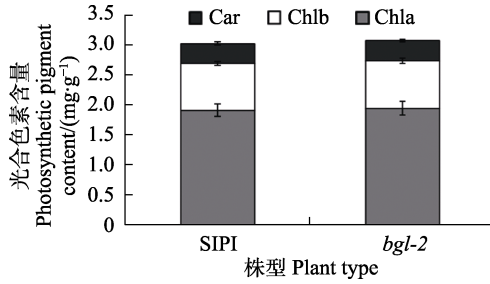
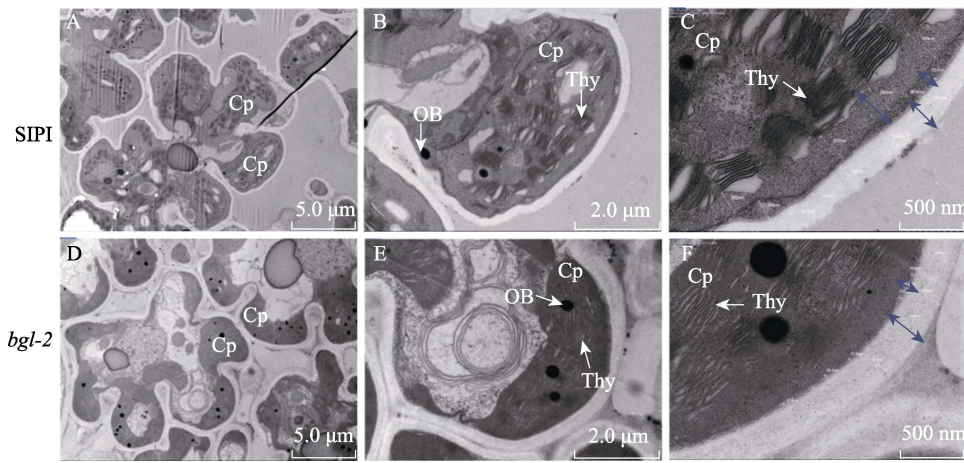


图 2 野生型 SIPI 与突变体 *bgl-2* 的光合色素含量
Fig. 2 Photosynthetic pigment content of wild-type SIPI and mutant *bgl-2*

2.3 突变体 *bgl-2* 的叶绿体超微结构观察

为了了解 *BGL-2* 基因的突变是否影响到叶绿体的发育, 本研究通过透射电镜观察分蘖期野生

型 SIPI 和突变体 *bgl-2* 剑叶叶绿体的超微结构。如图 3A 与图 3D 所示, 突变体 *bgl-2* 的叶绿体数目与野生型 SIPI 相比无显著差异。然而突变体 *bgl-2* 的细胞结构出现异常。野生型 SIPI 细胞壁厚度为(222.20±6.26)mm, 而突变体 *bgl-2* 的胞壁厚度增厚至(280.20±14.20)mm, 但其细胞外膜厚度显著减小至(31.30±5.29)mm, 且内膜几乎退化, 而野生型 SIPI 的细胞外膜厚度为(102.80±5.94)mm (表 2)。此外突变体 *bgl-2* 的类囊体片层结构显著减少(图 3B、图 3C、图 3E 和图 3F), 说明突变体 *bgl-2* 的细胞结构不正常, *BGL-2* 基因的突变影响其细胞结构和叶绿体的正常发育。



Cp: 叶绿体; Thy: 内囊体; OB: 嗜银体。

Cp: Chloroplast; Thy: Thylakoid lamellae; OB: Osmiphilic body.

图 3 野生型 SIPI 和突变体 *bgl-2* 在分蘖期叶肉细胞中叶绿体超微结构观察

Fig. 3 Ultrastructure of chloroplasts in the mesophyll cells of SIPI and mutant *bgl-2* at tillering stage

表 2 野生型 SIPI 与突变体 *bgl-2* 在细胞结构上的比较
Tab. 2 Comparison of cell structure between wild-type SIPI and mutant *bgl-2*

株型 Plant type	细胞壁厚度 Cell wall thickness/mm	细胞外膜厚度 Extracellular membrane thickness/mm
野生型 SIPI	222.20±6.26 ^a	102.80±5.94 ^a
突变体 <i>bgl-2</i>	280.20±14.20 ^b	31.30±5.29 ^b

注: 同列不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant difference ($P < 0.05$).

表 3 突变体 *bgl-2* 与野生型 SIPI 杂交构建的 F₂ 代群体植株表型分离情况

Tab. 3 Plant phenotype separation ratio of F₂ populations constructed by crossing mutant *bgl-2* with wild type SIPI

表型 Phenotype	观测值 Observed (O)	理论值 Expected (E)	O-E	(O-E) ² /E
突变体表型	47	45.25	1.75	0.0677
野生体表型	134	135.75	-1.75	0.0226
总数	181	181.00	0	0.0903

2.4 突变体 *bgl-2* 的遗传模式分析

突变体 *bgl-2* 与野生型 SIPI 杂交获得的 F₁ 代植株叶片表现正常绿色, 剑叶和倒二叶形态正常, 而自交后的 F₂ 代群体分离出叶色差异明显的正常绿叶苗和亮绿叶苗。卡方测验结果表明, F₂ 代群体中正常苗与亮绿叶苗的分离比例符合 3 : 1 (表 3), 说明该突变性状受 1 对隐性单基因控制。

3 讨论

水稻叶色突变体是一种出现频率较高的突变体类型, 常见的有黄绿、浅绿、条纹、黄化、白化、白化转绿、黄化转绿等类型^[8-12]。然而水稻叶片亮绿突变体比较少见, 已报道的只有 2 个^[4]。水稻叶色表型多由一对隐性单基因控制, 遗传行为简单。目前已报道的与叶绿素含量相关的基因有

150 多个,其中已被克隆的叶色基因至少有 30 个,这些基因主要分为叶绿素合成和降解途径的基因、叶绿体发育途径的基因以及其他途径相关基因等^[13-16]。

YOO 等^[17]最先报道的突变体 *bgl* 由于近轴和远轴叶表面均无乳头状结构的小角质乳突 (small papillae, SP) 导致绿光更多的直接反射而减少扩散,所以叶片呈现出亮绿色。但突变体 *bgl* 的叶绿素含量和叶绿体结构与野生型相比,并无显著差异。图位克隆结果表明,*bgl* 位点是一个编码由 11 个成员组成的水稻 *OsRopGEFs* 家族之一 *OsRopGEF10*。与 SP 在叶表皮上启动的时间一致,*OsRopGEF10* 在叶鞘出苗前的新发育叶片中表达最强。随后 WANG 等^[18]报道另外一个新的水稻亮绿突变体 *bgl11*,不同于突变体 *bgl1*,其叶绿素含量显著低于野生型,且在成熟期,其单株有效穗数和结实率也显著低于野生型,但其他主要农艺性状与野生型相比无差异。基因图位克隆和测序结果表明,*BGL11* 是一个位于水稻第 11 号染色体长臂上的基因 *LOC_Os11g38040*。突变体 *bgl11* 在该基因的编码区存在 9 个 bp 片段缺失。将 *LOC_Os11g38040* 基因转到突变体 *bgl11* 中,其叶片颜色恢复正常绿色。本研究的 *bgl-2* 是一个辐射诱变获得的水稻亮绿叶突变体,但表型不同于 *bgl* 和 *bgl11*,其不仅在叶片颜色上呈亮绿色,叶片形态也发生了变化,剑叶和倒二叶叶尖处均表现出弯折。此外在细胞结构上也发生了变化,细胞壁增厚,细胞膜变薄甚至退化,说明 *BGL-2* 位点有可能不同于 *OsRopGEF10* 和 *BGL11*,是一个新的叶色亮绿基因。遗传模式分析表明突变体 *bgl-2* 由一对隐性单基因控制,下一步试验将进一步对 *BGL-2* 进行基因定位及功能分析。

参考文献

- [1] 徐春春, 纪龙, 李凤博, 冯金飞, 方福平. 当前我国水稻产业发展形势与战略对策[J]. 华中农业大学学报, 2022, 41(1): 21-27.
XU C C, JI L, LI F B, FENG J F, FANG F P. Current development situation and strategic countermeasures of Chinese rice industry[J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 2022, 41(1): 21-27. (in Chinese)
- [2] KHUSH G S. Strategies for increasing the yield potential of cereals: case of rice as an example[J]. Plant Breeding, 2013, 132: 433-436.
- [3] 林秋云, 谢振宇, 龙开意, 贺治洲. 水稻黄叶不育系突变体 *H08S* 的表型特征与遗传分析[J]. 热带作物学报, 2020, 41(7): 1321-1325.
LIN Q Y, XIE Z Y, LONG K Y, HE Z Z. Phenotypic characteristics and genetic analysis of rice yellow leaf CMS mutant *H08S*[J]. Journal of Tropical Crops, 2020, 41(7): 1321-1325. (in Chinese)
- [4] 张萍, 柳梦林, 叶胜海, 翟荣荣, 朱国福, 叶靖, 张小明. 水稻叶色突变体研究进展[J]. 分子植物育种, 2021, 19(17): 5712-5719.
ZHANG P, LIU M L, YE S H, ZHAI R R, ZHU G F, YE J, ZHANG X M. Research progress of rice leaf color mutants[J]. Molecular Plant Breeding, 2021, 19(17): 5712-5719. (in Chinese)
- [5] SU N, HU M L, WU D X, WU F Q, FEI G L, YAN L, CHEN X L, SHU X L, ZHANG X, GUO X P, CHEN Z J, LEI C L, QI C K, JIANG L, WANG H Y, WAN J M. Disruption of a rice pentatricopeptide repeat protein causes a seedling-specific albino phenotype and its utilization to enhance seed purity in hybrid rice production[J]. Plant Physiology, 2012, 159(1): 227-238.
- [6] 戴红燕, 华劲松. 对观赏稻的认识和思考[J]. 作物杂志, 2022(4): 1-8.
DAI H Y, HUA J S. Understanding and thinking on ornamental rice[J]. Crop Magazine, 2022(4): 1-8. (in Chinese)
- [7] LI J Q, WANG Y H, CHAI J T, WANG L H, WANG C M, LONG W H, WANG D, WANG Y L, ZHENG M, PENG C, NIU M, WAN J M. *Green-revertible Chlorina 1 (grc1)* is required for the biosynthesis of chlorophyll and the early development of chloroplasts in rice[J]. Journal Plant Biology, 2013, 56(5): 326-335.
- [8] KUSABA M, ITO H, MORITA R, IIDA S, SATO Y, FUJIMOTO M, KAWASAKI S, TANAKA R, HIROCHIKA H, NISHIMURA M, TANAKA A. Rice NON-YELLOW COLORING1 is involved in light-harvesting complex II and grana degradation during leaf senescence[J]. Plant Cell, 2007, 19(4): 1362-1375.
- [9] SAKURABA Y, RAHMAN M L, CHO S H, KIM Y S, KOH H J, YOO S C, PAEK N C. The rice faded green leaf locus encodes protochlorophyllide oxidoreductase B and is essential for chlorophyll synthesis under high light conditions[J]. Plant Journal, 2013, 74(1): 122-133.
- [10] LIU X, LAN J, HUANG Y S, CAO P H, ZHOU C L, REN Y K, HE N Q, LIU S J, TIAN Y L, NGUYEN T L, JIANG L, WAN J M. WSL5, a pentatricopeptide repeat protein, is essential for chloroplast biogenesis in rice under cold stress[J]. Journal of Experimental Botany, 2018, 69(16): 3949-3961.
- [11] 贺治洲, 尹明, 谢振宇, 沈建凯, 王悦. 水稻转绿型叶色突变体研究进展[J]. 热带农业科学, 2014, 34(8): 30-36.

- HE Z Z, YIN M, XIE Z Y, SHEN J K, WANG Y. Research progress of green turning leaf color mutants in rice[J]. Tropical Agricultural Science, 2014, 34(8): 30-36. (in Chinese)
- [12] DONG H, FEI G L, WU C Y, WU F Q, SUN Y Y, CHEN M J, REN Y L, ZHOU K N, CHEN Z J, WANG J L, JIANG L, ZHANG X, GUO X P, LEI C L, SUN 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[J]. Plant Physiology, 2013, 162(4): 1867-1880.
- [13] SUN Y L, TIAN Y L, CHENG S H, WANG Y L, HAO Y Y, ZHU J P, ZHU X P, ZHANG Y Y, YU M Z, LEI J, BAO X H, WU H M, WANG Y H, WAN J M. WSL6 encoding an Era-type GTP-binding protein is essential for chloroplast development in rice[J]. Plant Molecular Biology, 2019, 100(6): 635-645.
- [14] WANG Y, ZHONG P, ZHANG X Y, LIU J Q, ZHANG C Y, YANG X R, WAN C M, LIU C Q, ZHOU H, YANG B, SUN C H, DDENG X J, WANG P R. GRA78 encoding a putative S-sulfocysteine synthase is involved in chloroplast development at the early seedling stage of rice[J]. Plant Science, 2019, 280(3): 321-329.
- [15] ZENG Z Q, LIN T Z, ZHAO J Y, ZHENG T H, XU L F, WANG Y H, LIU L L, JIANG L, CHEN S H, WAN J M. OsHemA gene, encoding glutamyl-tRNA reductase (GluTR) is essential for chlorophyll biosynthesis in rice (*Oryza sativa*)[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2020, 19(3): 612-623.
- [16] 陈桂华, 王悦, 熊跃东, 刘芬, 许强, 易国良, 丁新才, 唐文帮. 水稻叶色突变体 *xws* 的基因定位与育种利用[J]. 分子植物育种, 2018, 16(1): 155-162.
- CHEN G H, WANG Y, XIONG Y D, LIU F, XU Q, YI G L, DING X C, TANG W B. Gene mapping and breeding utilization of rice leaf color mutant *xws*[J]. Molecular Plant Breeding, 2018, 16(1): 155-162. (in Chinese)
- [17] YOO J H, PARK J H, CHO S H, YOO S C, LI J J, ZHANG H, KIM K S, KOH H J, PAEK N C. The rice bright green leaf (*bgl*) locus encodes *OsRopGEF10*, which activates the development of small cuticular papillae on leaf surfaces[J]. Plant Molecular Biology, 2011, 77(6): 631-641.
- [18] WANG Z K, HUANG Y X, MIAO Z D, HU Z Y, SONG X Z, LIU L. Identification and characterization of *BGL11(t)*, a novel gene regulating leaf-color mutation in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Genes & Genomics, 2013, 35: 491-499.