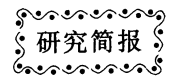


DOI: 10.3724/SP.J.1006.2009.02304



两个水稻叶色突变体的光合特性研究

吕典华 宗学凤* 王三根* 凌英华 桑贤春 何光华

西南大学农学与生物科技学院 / 农业部西南作物遗传改良与育种重点开放实验室, 重庆 400716

摘要: 以恢复系缙恢 10 号为对照, 对它的两个叶色突变体 *yg15* 和 *pyg11* 在孕穗期的光合、荧光特性和叶绿体超微结构进行了研究。结果表明, 两个突变体叶绿体内基粒数量明显少于对照, 叶绿素含量也大幅下降, 其中 *yg15* 表现为叶绿素总体缺乏, *pyg11* 表现为叶绿素 b 严重缺乏; *yg15* 和 *pyg11* 的 P_n 、光饱和点、光补偿点、暗呼吸速率、表观量子效率和羧化效率都显著高于对照, 而 CO_2 饱和点、 CO_2 补偿点和光呼吸速率则低于对照; 其 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 和 q_P 均显著高于对照, 表明突变体 *yg15* 和 *pyg11* 具有较高的光能捕获效率和转换效率。

关键词: 水稻; 叶色突变体; 光合速率; 叶绿素荧光; 叶绿体超微结构

Characteristics of Photosynthesis in Two Leaf Color Mutants of Rice

LÜ Dian-Hua, ZONG Xue-Feng*, WANG San-Gen*, LING Ying-Hua, SANG Xian-Chun, and HE Guang-Hua

College of Agronomy and Biotechnology, Southwest University / Key Laboratory of Southwest Crop Genetic Improvement and Breeding, Ministry of Agriculture, Chongqing 400716, China

Abstract: Two leaf color mutants, *yg15* and *pyg11*, were identified from the progeny of Jinhui 10 treated with EMS, and Jinhui 10 was an excellent restorer line bred in the Rice Research Institute of Southwest University. This paper reported their photosynthetic parameters and ultra-structure of chloroplast. Compared with the original parent, both mutants had a decline content of chlorophylls significantly, especially in total chlorophylls for *yg15* and in chlorophyll b for the *pyg11*. Photosynthetic and chlorophyll fluorescence parameters were determined by LI-6400, the results showed that the net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r) and stomatal conductance (G_s) were higher in the mutants, with higher light compensation point (LCP) and lower light saturation point (LSP) as well as lower CO_2 compensation point (CCP) and CO_2 saturation point (CSP). Compared with Jinhui 10, the mutants displayed less chloroplast grana and higher optional maximal photochemical efficiency of PS II (F_v/F_m), actual photochemical efficiency of PSII (Φ_{PSII}), and photochemical quenching (q_P), suggesting that the mutants have higher light energy capture and conversion efficiencies as well as the electron transport efficiency.

Keywords: *Oryza sativa* L.; Leaf color mutants; Photosynthesis rate; Chlorophyll fluorescence; Chloroplast ultra-structure

叶色突变是自然界一种比较常见的突变性状, 由于突变基因往往直接或间接影响叶绿素的生物合成和降解途径, 叶绿素含量不同程度下降, 因此叶色突变又被称为叶绿素缺陷突变。早在 20 世纪 30 年代就有叶色突变的报道, 多年以来, 人们已从玉米^[1]、大豆^[2]、豌豆^[3]、烟草^[4]、大麦^[5]、拟南芥^[6]和水稻^[7]等作物中获得了叶绿素缺乏突变体。直到近年关于叶色突变体的利用价值才倍受关注, 现已成为高等植物光合作用机制、叶绿素生物合成途径、叶绿体的结构功能和遗传发育调控机理、作物标记性状等研究的特殊材料^[8]。目前, 国内外针对自然或诱变的水稻叶绿素合成缺陷突变体, 从叶绿素含量与组成、光合能力、叶绿素荧光特性、叶绿体前体物质、叶绿体超微结构、

类囊体膜蛋白、突变性状的遗传、突变基因的定位以及突变机理等方面进行了大量的研究, 但研究结果往往不尽相同^[9-13]。我们利用 EMS 诱变获得了两个稳定遗传的叶色突变体 *pyg11* (pale-yellow-green leaf color 1 mutant) 和 *yg15* (yellow-leaf 5 during growing), 本文对其在孕穗期的光合特性和叶绿体超微结构等进行了研究, 旨在为叶色突变体的应用提供更多的理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

pyg11 和 *yg15* 为 EMS 诱变缙恢 10 号所得, 缙恢 10 号是由西南大学水稻研究所选育的优良三系杂交水稻恢复

本研究由国家自然科学基金项目(30800598)和重庆市水稻玉米良种创新重大专项(CSTC, 2007AB1033, 2007AA1019, 2009BA1006)资助。

* 通讯作者(Corresponding authors): 宗学凤, E-mail: zxfeng@swu.edu.cn, spirts2005@126.com; 王三根, E-mail: wangsg@swu.edu.cn

第一作者联系方式: E-mail: lvdianhua@126.com

Received(收稿日期): 2009-03-25; Accepted(接受日期): 2009-06-25.

系, 已培育出多个品种通过国家或省审定。2008 年将突变体和对照缙恢 10 号种植于装有 20 kg 土壤的盆钵中, 每盆种植两株, 每个材料种植 10 盆, 常规水肥管理。

1.2 光合色素含量的测定

用 95% 乙醇提取光合色素, 用分光光度法测定叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素的含量。

1.3 光合特性、光响应曲线、CO₂ 响应曲线和叶绿素荧光动力学参数的测定

在孕穗期, 随机选取长势相对一致的单株各 5 株, 利用 LI-6400 型便携式光合作用测定仪在天气晴朗的上午 8:30 开始测定剑叶的光合特性、光响应曲线、CO₂ 响应曲线和叶绿素荧光动力学参数。用叶子飘等^[14-15]的方法模拟光补偿点、光饱和点和 CO₂ 补偿点、CO₂ 饱和点。

使用红、蓝光源, 光强恒定为 1 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 温度为 30℃, CO₂ 浓度为空气中的浓度, 湿度为大气中的湿度, 测定净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间二氧化碳浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r), 每株重复测定两次, 取平均值。

使用红、蓝光源, 从 0~2 000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 设置 14 个光照强度(0、25、50、100、200、400、600、800、1 000、1 200、1 400、1 600、1 800、2 000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), CO₂ 浓度恒定为 400 $\mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1}$, 测定材料的光响应曲线。

使用红、蓝光源, 设置 13 个 CO₂ 浓度梯度(25、50、100、150、200、250、300、350、400、600、800、1 000、1 200 $\mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1}$), 光强恒定为 1 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。

参照冯大兰等^[16]的方法, 测定初始荧光(F_0), PS II 的最大光能转化效率(F_v/F_m), 光下实际光化学效率(Φ_{PSII})和光化学淬灭系数(q_p)。 $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$; $\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_s)/F_m'$; $q_p = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_0)$

1.4 叶绿体电镜样品的制备与观察

将叶片切成 1 mm 宽的长条, 用 2.5% 戊二醛固定。0.1 mol L⁻¹ PBS 漂洗两次, 每次 10 min, 用 1% 锇酸后固定 2 h。采用超薄切片机切片, 用荷兰飞利浦 TECNAI10 电子显微镜观察突变体及其亲本叶绿体超微结构。

2 结果与分析

2.1 水稻叶色突变体的叶绿体超微结构

pygll 全生育期所有叶片均表现为淡绿色, *ysl5* 全生育期所有叶片均表现为黄色(图 1), 两个突变性状均能稳定遗传。叶绿体超微结构观察表明(图 2), 缙恢 10 号的叶绿体基粒丰富、基质浓厚、基粒片层垛叠较厚、排列紧密、

叶绿体呈长梭型, 而 *ysl5* 的叶绿体基粒数量明显减少、基粒的垛叠排列比较松散、电子透明度大、有明显的嗜锇颗粒, *pygll* 的叶绿体基粒数量减少, 但明显多于 *ysl5*, 基粒片层减少、基粒变大。

2.2 水稻叶色突变体的光合色素含量

突变体的叶绿素含量均显著低于对照(表 1), *ysl5* 和 *pygll* 的叶绿素 a 含量分别为对照的 39.01% 和 63.47%, 叶绿素 b 分别为对照的 15.46% 和 1.03%, 总叶绿素含量分别为对照的 33.49% 和 48.93%, 表明 *ysl5* 的叶绿素总体缺乏, 而 *pygll* 的叶绿素 b 大幅度下降。突变体 Chl a/Chl b 和 Car/Chl 和胡萝卜素含量均显著高于对照。

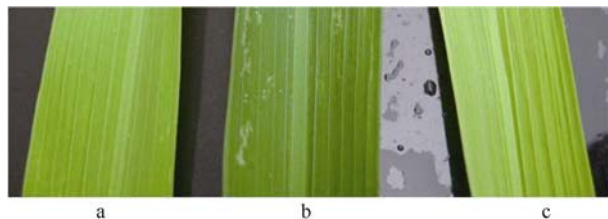


图 1 供试水稻材料

Fig. 1 Leaf colors of rice used in the experiment

a: 突变体 *pygll*; b: 恢复系缙恢 10 号; c: 突变体 *ysl5*。

a: mutant *pygll*; b: restorer line Jinhui 10; c: mutant *ysl5*。

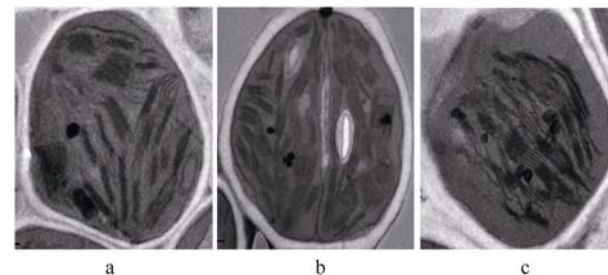


图 2 供试水稻材料的叶绿体超微结构(×17 500)

Fig. 2 Chloroplast ultra-structure of the rice used in the experiment (×17 500)

a: 突变体 *pygll*; b: 恢复系缙恢 10 号; c: 突变体 *ysl5*。

a: mutant *pygll*; b: restorer line Jinhui 10; c: mutant *ysl5*。

2.3 水稻叶色突变体的光合参数

由表 2 可以看出, *ysl5* 和 *pygll* 的 P_n 较对照分别高出 2.3 $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 和 3.9 $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。 *ysl5* 的 G_s 与缙恢 10 号差异显著, 但提高的幅度不大, 胞间二氧化碳浓度显著降低: *pygll* 的气孔导度和胞间二氧化碳浓度均显著高于对照。

表 1 两个水稻叶色突变体叶片光合色素含量及相对比值

Table 1 Content and relative ratio of various photosynthetic pigments in leaves of mutants and wild type

材料 Material	叶绿素 a Chl a (mg g ⁻¹ FW)	叶绿素 b Chl b (mg g ⁻¹ FW)	总叶绿素 Total Chl (mg g ⁻¹ FW)	胡萝卜素 Car (mg g ⁻¹ FW)	叶绿素 a/叶绿素 b Chl a/Chl b	胡萝卜素/叶绿素 Car/Chl
CK	3.23±0.08 A	0.97±0.04 A	4.21±0.08 A	0.65±0.03 A	3.33±0.10 C	0.15±0.01 C
<i>ysl5</i>	1.26±0.07 C	0.15±0.02 B	1.41±0.08 C	0.42±0.02 B	8.44±0.66 B	0.30±0.03 A
<i>pygll</i>	2.05±0.17 B	0.01±0.00 C	2.06±0.17 B	0.45±0.02 B	207.15±3.67 A	0.22±0.01 B

同一行内不同大写字母表示材料间差异达到 0.01 的显著水平。

Different letters in the same column mean significant difference among materials at 0.01 probability level.

表 2 两个水稻叶色突变体叶片的光合特性
Table 2 Photosynthetic characteristics of mutants and wild type

材料 Material	净光合速率 P_n ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	气孔导度 G_s ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	胞间 CO_2 浓度 C_i ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$)	蒸腾速率 T_r ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
CK	25.20±0.47 C	0.25±0.01 C	231.75±3.10 B	7.84±0.14 C
<i>ysl5</i>	27.50±0.87 B	0.29±0.01 B	216.00±6.27 C	9.54±0.22 A
<i>pygl1</i>	29.10±0.76 A	0.47±0.02 A	245.25±7.68 A	8.44±0.27 B

同一行内不同大写字母表示材料间差异达到 0.01 的显著水平。
Different letters in the same column mean significant difference among materials at 0.01 probability level.

2.4 水稻叶色突变体的光响应曲线及模拟参数

由图 3 可以看出,在 CO_2 浓度恒定的情况下,在一定范围内, P_n 随着光强增加而快速提升, *ysl5* 和 *pygl1* 的上升速度明显快于对照,当光强达到 $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 时,3 个材料的净光合速率提升速度明显放缓。模拟参数表明(表 3), *ysl5* 和 *pygl1* 两个突变体的光补偿点和光饱和点显著高于对照, *ysl5* 和 *pygl1* 的暗呼吸速率和表观量子效率高

2.5 水稻叶色突变体的 CO_2 响应曲线及模拟参数

图 4 表明,3 个材料的 CO_2 响应曲线趋势一致,但 *ysl5* 和 *pygl1* 在各个 CO_2 浓度下的 P_n 均显著高于对照, *ysl5* 和 *pygl1* 的 CO_2 补偿点、 CO_2 饱和点和光呼吸速率则显著低于对照,然而羧化效率又高于对照。

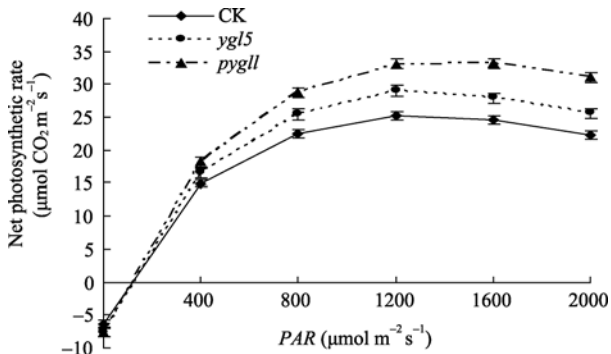


图 3 水稻叶色突变体的光响应曲线
Fig. 3 Light-response curve of mutants and wild type

表 3 两个水稻叶色突变体叶片光响应曲线模拟参数
Table 3 Simulated parameters to light-response curve of mutants and wild type leaves

材料 Material	光补偿点 LSP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	光饱和点 LCP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	暗呼吸速率 Rd ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	表观量子效率 AQY
CK	66.62±0.31 A	1276.67±3.17 A	5.48±0.0010 A	0.062 A
<i>ysl5</i>	74.52±0.24 B	1337.39±2.16 B	6.67±0.0012 B	0.070 B
<i>pygl1</i>	72.70±0.19 C	1408.65±2.51 C	6.71±0.0020 B	0.073 B

同一行内不同大写字母表示材料间差异达到 0.01 的显著水平。
Different letters in the same column mean significant difference among materials at 0.01 probability level.
LCP: light compensation point; LSP: light saturation point; Rd: dark respiration rate; AQY: apparent quantum yield.

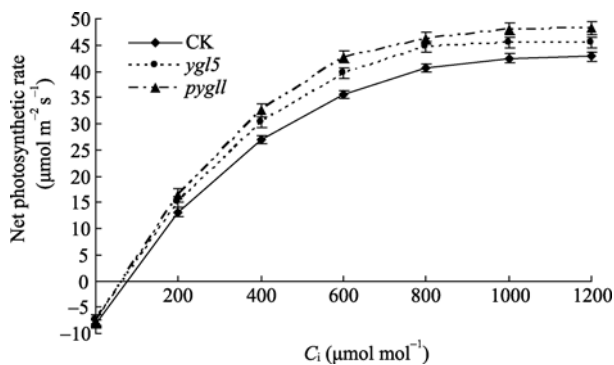


图 4 水稻叶色突变体的 CO_2 响应曲线
Fig. 4 CO_2 -response curve of mutants and wild type

2.6 水稻叶色突变体的叶绿素荧光动力学参数

ysl5 和 *pygl1* 的 F_0 显著低于对照,分别为对照的 49.78%和 46.24% (表 5),这与叶绿素含量降低趋势基本一致;

ysl5 和 *pygl1* 的 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 和 q_P 均显著高于缙恢 10 号。

3 讨论

叶绿素缺乏突变体是植物界中发生频率相对较高的一种突变类型,导致的原因是多方面的^[17]。目前对于水稻叶绿素缺失突变体的研究较多,结果也不尽相同。黄晓群^[18]对水稻黄化突变体 824ys 的研究显示突变体的净光合速率显著低于安农 810S。龚红兵等^[19]对水稻镇恢 249 叶绿素缺失突变体的遗传分析表明,该突变性状是由一对隐性核基因控制的质量性状,与镇恢 249 相比,突变体的叶绿素含量降低,光合速率低。戴新宾等^[20]研究认为 *ysl1* 突变体的光合机构在叶片一生中较稳定。张荣铎等^[21]对 *ysl1* 突变体进行了光合功能衰退及其与活性氧关系的研究,发现该突变有利于提高光合机构对强光的耐受性。王聪田等^[22]的研究结果表明,淡黄叶突变体安农标 810S 的净光合速率高于对照。Du 等^[23]研究发现 *ysl3* 突变体的叶

表 4 两个水稻叶色突变体叶片 CO₂ 响应曲线模拟参数
Table 4 Simulated parameters to CO₂-response curve of mutants and wild type leaves

材料 Material	CO ₂ 补偿点 CCP ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$)	CO ₂ 饱和点 CSP ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$)	光呼吸速率 Rp ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	羧化效率 CE
CK	63.55±0.57 A	1111.11±4.12 A	8.23±0.010 A	0.105±0.002 C
<i>yg15</i>	56.91±0.38 B	968.56±4.01 C	7.47±0.012 B	0.109±0.003 B
<i>pyg11</i>	55.28±0.66 C	983.82±3.87 B	7.61±0.011 B	0.114±0.002 A

同一行内不同大写字母表示材料间差异达到 0.01 的显著水平。

Different letters in the same column mean significant difference among materials at 0.01 probability level.

CCP: CO₂ compensation point; CSP: CO₂ saturation point; Rp: photo respiration rate; CE: carboxylation efficiency.

表 5 两个水稻叶色突变体的叶绿素荧光动力学参数
Table 5 Chlorophyll fluorescence kinetic parameters of mutants and wild type

材料 Material	初始荧光 F_0	光化学量子效率 F_v/F_m	光下 PS II 实际光化学效率 Φ_{PSII}	光化学淬灭系数 q_P
CK	100.55±3.40 A	0.82±0.02 B	0.46±0.02 C	0.82±0.01 C
<i>yg15</i>	50.05±1.88 B	0.86±0.01 A	0.59±0.01 B	0.93±0.02 A
<i>pyg11</i>	46.50±1.73 B	0.86±0.02 A	0.67±0.01 A	0.89±0.01 B

同一行内不同大写字母表示材料间差异达到 0.01 的显著水平。

Different letters in the same column mean significant difference among materials at 0.01 probability level.

绿素含量下降, 农艺性状变差, 该性状由一对隐性核基因控制。本研究发现, 两个水稻叶色突变体叶绿素含量降低, 叶绿体内基粒数量减少, 基粒片层垛叠排列比较松散, 但其净光合速率却极显著高于突变亲本; 光响应曲线、CO₂ 响应曲线及其模拟参数表明, *yg15* 和 *pyg11* 两个突变体的光补偿点和饱和点显著高于缙恢 10 号, 而 CO₂ 饱和点和补偿点则显著低于缙恢 10 号, 这与叶绿体结构是相一致的, 同时 *yg15* 和 *pyg11* 两个突变体的暗呼吸速率、表观量子效率和羧化效率都高于缙恢 10 号, 而光呼吸速率则低于缙恢 10 号。由此我们认为, 两个水稻叶色突变体净光合速率极显著高于突变亲本, 可能的原因有以下几点: (1) 两个水稻叶色突变体中胡萝卜素的相对含量增多, 作为辅助捕光色素, 可以有效地扩大吸收光的范围, 还能够消除叶绿体中的自由基氧, 保护叶绿素分子免遭光氧化的破坏; (2) 两个突变体有较高的光饱和点, 可以避免强光照射而引起的光抑制; (3) 两个突变体的暗呼吸速率、表观量子效率和羧化效率都高于缙恢 10 号, 而光呼吸速率则低于缙恢 10 号, 表明突变体内光反应吸收光能及传递电子的能力和羧化反应利用电子的能力之间相对比较平衡。

叶绿素荧光参数具有反映植物光合作用“内在性”的特点, 因而在植物生态、作物抗性生理和育种栽培中得到广泛应用, 显示出多方面的应用前景^[24]。初始荧光(F_0), 是光系统 II (PS II) 反应中心处于完全开放时的荧光产量。 F_v/F_m 是常用于度量植物 PS II 活性的重要指标, 反映植物叶片 PS II 原初光能转换效率^[25]。 Φ_{PSII} 表示实际光化学量子产量, 它反映 PS II 反应中心在部分关闭情况下的实际原初光能捕获效率^[26-27]。光化学淬灭系数 q_P 反映的是 PS II 天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额, 在一定程度上反映了 PS II 反应中心的开放程度。研究结果表明, *yg15* 和 *pyg11* 的 F_0 显著低于对照, 而 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 和 q_P 则显著高于对照。因此, 我们推测, 较强的 PS II 活性、

较高的原初光能转换效率和较高的实际光化学量子产量也是突变体净光合速率极显著高于突变亲本的原因之一。

目前报道的全生育期为黄色和淡绿色的水稻叶色突变体不多。*pyg11* 和 *yg15* 为全生育期叶片为黄色和淡绿色, 且有较高的净光合速率, 在水稻叶色标记和高光效育种中有较大的应用价值。

References

- [1] Lonosky P M, Zhang X S, Honavar V G, Dobbs D L, Fu A, Rodermel S R. A proteomic analysis of maize chloroplast biogenesis. *Plant Physiol*, 2004, 134: 560–574
- [2] Stockinger E J, Walling L L. A chlorophyll a/b-binding protein gene from soybean (*Glycine max* [L.] Merr.). *Plant Physiol*, 1994, 104: 1475–1476
- [3] Highkin H R, Boardman N K, Goodchild D J. Photosynthetic studies on a pea-mutant deficient in chlorophyll. *Plant Physiol*, 1969, 44: 1310–1320
- [4] Okabe K, Schmid G H, Straub J. Genetic characterization and high efficiency photosynthesis of an aurea mutant of tobacco. *Plant Physiol*, 1977, 60: 150–156
- [5] Preiss S, Thorner J P. Stability of the apoproteins of light-harvesting complex I and II during biogenesis of thylakoids in the chlorophyll b-less barley mutant chlorina f2. *Plant Physiol*, 1995, 107: 709–717
- [6] Carol P, Stevenson D, Bisanz C, Breitenbach J, Sandmann G, Mache R, Coupland G, Kuntz M. Mutations in the Arabidopsis gene *IMMUTANS* cause a variegated phenotype by inactivating a chloroplast terminal oxidase associated with phytoene desaturation. *Plant Cell*, 1999, 11: 57–68
- [7] Jung K H, Hur J, Ryu C H, Choi Y J, Chung Y Y, Miyao A, Hirochika H, An G H. Characterization of a rice chlorophyll deficient mutant using the T-DNA gene-trap system. *Plant Cell Physiol*, 2003, 44: 463–472
- [8] Huang X-Q(黄晓群), Zhao H-X(赵海新), Dong C-L(董春林),

- Sun Y-Y(孙业盈), Wang P-R(王平荣), Deng X-J(邓晓建). Chlorophyll-deficit rice mutants and their research advances in biology. *Acta Bot Boreal-Occident Sin* (西北植物学报), 2005, 25(8): 1685–1691 (in Chinese with English abstract)
- [9] Xu P-Z(徐培洲), Li Y(李云), Yuan S(袁澍), Zhang H-Y(张红宇), Peng H(彭海), Lin H-H(林宏辉), Wang X-D(汪旭东), Wu X-J(吴先军). Studies of photosystem complexes and chlorophyll synthesis in chlorophyll-deficient rice mutant *W1*. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2006, 39(7): 1299–1305 (in Chinese with English abstract)
- [10] Zhao Y, Di L F, Yang S H, Li S C, Zhang Y Z. Chloroplast composition and structural differences in a chlorophyll-reduced mutant of oilseed rape seedlings. *Acta Bot Sin*, 2001, 43: 877–880
- [11] 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 Physiol*, 2007, 145: 29–40
- [12] Huang X Q, Wang P R, Zhao H X, Deng X J. Genetic analysis and molecular mapping of a novel chlorophyll-deficit mutant gene in rice. *Rice Sci*, 2008, 15: 7–12
- [13] Liu W Z, Fu Y P, Hu G C, Si H M, Zhu L, Wu C, Sun Z X. Identification and fine mapping of a thermo-sensitive chlorophyll deficient mutant in rice (*Oryza sativa* L.). *Planta*, 2007, 226: 785–795
- [14] Ye Z-P(叶子飘), Yu Q(于强). Comparison of a new model of light response of photosynthesis with traditional models. *J Shenyang Agric Univ* (沈阳农业大学学报), 2007, 38(6): 771–775 (in Chinese with English abstract)
- [15] Ye Z-P(叶子飘). Application of light response model in estimating the photosynthesis of super hybrid rice combination-II Youming 86. *Chin J Ecol* (生态学杂志), 2007, 26(8): 1323–1326 (in Chinese with English abstract)
- [16] Feng D-L(冯大兰), Liu Y(刘芸), Zhong Z-C(钟章成), Yang J(杨娟), Xie J(谢君). Photosynthesis and chlorophyll II fluorescence parameters of the reed (*Phragmites communis*) grown in the hydro-fluctuation belt of Three Gorges Reservoir Area. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 2008, 28(5): 2013–2021 (in Chinese with English abstract)
- [17] Wu Z-M(吴自明). Map-Based Cloning and Functional Study of the Rice Mutant Gene *yg11* Controlling Yellow-Green Leaf. PhD Dissertation of Nanjing Agricultural University, 2007 (in Chinese with English abstract)
- [18] Huang X-Q(黄晓群). Genetic Analysis and Gene Mapping on a Novel Yellowing Mutant in Rice. PhD Dissertation of Sichuan Agricultural University, 2006 (in Chinese with English abstract)
- [19] Gong H-B(龚红兵), Chen L-M(陈亮明), Diao L-P(刁立平), Sheng S-L(盛生兰), Lin T-Z(林添资), Yang T-N(杨图南), Zhang R-X(张荣铎), Cao S-Q(曹树青), Zhai H-Q(翟虎渠), Dai X-B(戴新宾), Lu W(陆巍), Xu X-M(许晓明). Genetic analysis of chlorophyll-b less mutant in rice and its related characteristics. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2001, 34(6): 686–689 (in Chinese with English abstract)
- [20] Dai X B, Cao S Q, Xu X M, Lu W, Zhang R X, Xu C C, Chen Y D, Kuang T Y. Study on a mutant with low content chlorophyll b in a high yielding rice and its photosynthesis properties. *Acta Bot Sin*, 2000, 42: 1289–1294
- [21] Zhang R-X(张荣铎), Xu X-M(许晓明), Dai X-B(戴新宾), Lu W(陆巍), Cao S-Q(曹树青). Decline of photosynthetic function and its relation with active oxygen in a rice mutant with low chlorophyll b content. *J Plant Physiol Mol Biol* (植物生理与分子生物学学报), 2003, 29(2): 104–108 (in Chinese with English abstract)
- [22] Wang C-T(王聪田), Kuang X-D(匡晓东). Study on physiological and biochemical characteristics of new chlorophyll-deficient rice (Annongbiao 810S). *Acta Agric Jiangxi* (江西农业学报), 2008, 20(7): 15–16 (in Chinese with English abstract)
- [23] Du P, Ling Y H, Sang X C, Zhao F M, Xie R, Yang Z L, He G H. Gene mapping related to yellow green leaf in a mutant line in rice (*Oryza sativa* L.). *Genes & Genomics*, 2009, 31: 165–171
- [24] Tang Z-Y(汤照云), Wan G-Q(万国强), Liu T(刘彤), Wang Z-Y(王志勇). Chlorophyll fluorescence light kinetics parameters to main cotton varieties in North Xinjiang. *Cotton Sci* (棉花学报), 2004, 16(3): 166–169 (in Chinese with English abstract)
- [25] Li Z-B(李志博), Wei Y-N(魏亦农), Zhang R-H(张荣华), Zhang X-J(张小均). Primary studies on chlorophyll fluorescence characteristics of cotton leaves at different leaf position. *Cotton Sci* (棉花学报), 2005, 17(3): 189–190 (in Chinese)
- [26] Wu L-Q(武立权), Shen S-Q(沈圣泉), Wang R-F(王荣富), Shu Q-Y(舒庆尧). The diurnal variation of photosynthesis of a Xantha mutants in rice (*Oryza sativa* L.). *J Nucl Agric Sci* (核农学报), 2007, 21(5): 425–429 (in Chinese with English abstract)
- [27] He L-H(贺立红), He L-J(贺立静), Liang H(梁红). Comparisons of the chlorophyll fluorescence parameters in different ginkgo biloba varieties. *J South China Agric Univ* (华南农业大学学报), 2006, 27(4): 43–46 (in Chinese with English abstract)