

茄子叶色黄化突变体的特征及遗传分析

刘富中, 张映*, 杨锦坤, 陈钰辉, 舒金帅, 李淑培, 陈露露

(中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081)

摘要: 以茄子叶色黄化突变体 ‘*chl861-2*’ 及其叶色正常近等基因系 ‘0643-1’ 为试材, 研究其生长变化趋势、主要农艺性状、叶绿素含量变化和光合特性。该突变体具有叶绿素缺失突变特征, 从子叶期开始表现出叶色黄化现象, 子叶浅黄色, 整个生育期真叶黄色。突变体植株生长缓慢, 矮小, 生育期延长, 生长势和果实显著小于野生型, 单果质量只有野生型的 71.58%; 在苗期、门茄开花期、四门斗开花结果期总叶绿素、叶绿素 a、叶绿素 b 的含量比野生型亲本显著降低; 在苗期、门茄开花期净光合速率 (P_n) 显著低于野生型, 气孔导度 (G_s) 和蒸腾速率 (T_r) 低于野生型, 胞间 CO_2 浓度 (C_i) 高于野生型。以突变体与 3 个正常叶色自交系为亲本构建 6 世代群体, 对突变体叶色黄化性状遗传规律进行分析, 结果表明叶色黄化性状为隐性核单基因控制, 将该基因命名为 *Smchl-1*。

关键词: 茄子; 突变体; 叶色黄化; 叶绿素含量; 光合特性; 遗传分析

中图分类号: S 641.1

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2020) 12-2340-09

Characterization and Genetic Analysis of a Yellowing Mutant of Eggplant Leaf Color

LIU Fuzhong, ZHANG Ying*, YANG Jinkun, CHEN Yuhui, SHU Jinshuai, LI shupe, and CHEN Lulu
(Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: A leaf color yellowing mutant ‘*chl861-2*’ and its normal leaf near-isogenic line ‘0643-1’ were used to study their leaf color change trend, chlorophyll content and several agronomic traits. The mutant had a chlorophyll-deficient characteristic. Its leaf color yellowing phenomenon was exhibited since the cotyledon stage and throughout the growth period. Its cotyledon was light yellow, true leaf color was yellow. The mutant plants grew slowly, dwarfed, and prolonged their growth period. The fruits of mutant plants were significantly smaller than those of the wild type, and the fruit weight was about 71.58% of that of the wild type. The contents of total chlorophyll, chlorophyll a and chlorophyll b in the mutant were significantly lower than those in the wild type at the seedling stage, the first flowering stage, and the fourth fruiting stage. The net photosynthetic rate (P_n) of the mutant was significantly lower than that of the wild type at the seedling stage and the flowering stage, which stomata conductance (G_s) and transpiration rate (T_r) were lower than those of the wild type, and its intercellular CO_2 concentration (C_i) is higher than the wild-type. The inheritance of the leaf color yellowing trait of ‘*chl861-2*’ was

收稿日期: 2020-07-28; 修回日期: 2020-12-14

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2016YFD0100204); 中国农业科学院科技创新工程项目 (CAAS-ASTIP-IVFCAAS); 农业农村部园艺作物生物学与种质创制重点实验室项目

* 通信作者 author for correspondence (E-mail: zhangying02@caas.cn)

analyzed by using the segregating populations derived from the crosses between ‘*chl861-2*’ and three normal leaf color inbred lines. The results showed that the leaf color yellowing trait was controlled by a recessive nuclear single gene, which was named *Smchl-1*.

Keywords: eggplant; mutant; leaf color yellowing; chlorophyll content; photosynthetic characteristic; genetic analysis

叶色突变又称叶绿素缺陷突变, 是自然界一种比较常见的突变性状。叶色突变基因直接或间接影响叶绿素的生物合成或降解途径, 不同程度降低叶绿素含量, 从而影响光合作用。因此, 叶绿素突变体对研究植物光合作用机理 (Fambrini et al., 2004)、叶绿素生物合成、叶绿体的结构、功能与发育、分化与遗传调控 (Parks & Quail, 1991; 闫菲 等, 2019), 探究基因功能 (Hansson et al., 1999), 了解基因间互作 (López-Juez et al., 1998) 具有特殊价值。叶色黄化性状还可以作为杂种优势利用中的标记性状, 用于种子生产和品种纯度快速鉴定 (Zhao et al., 2000)。

目前已从许多植物中发现并获得了叶绿素缺陷突变体, 如水稻 (Jung et al., 2003)、玉米 (Lonosky et al., 2004)、小麦 (曹莉 等, 2008)、大麦 (Preiss & Thomber, 1995)、拟南芥 (Carol et al., 1999)、大豆 (Stoekinger & Walling, 1994)、烟草 (Okabe et al., 1977)、甘蓝 (杨冲 等, 2014)、番茄 (崔丽朋 等, 2017) 和黄瓜 (国艳梅 等, 2003) 等。发掘和鉴定新的叶色突变基因, 开展叶绿素缺失突变基因的定位、克隆以及突变基因作用的分子机理研究等方面具有重要的理论意义和应用价值。

2008 年在茄子品系 0643-1 中发现自然突变的叶色突变株。该突变株幼苗子叶即开始黄化, 第 1 片真叶黄化程度加深, 苗期生长慢。将该突变株单独留种, 经过多代自交形成遗传稳定的黄叶突变系 *chl861-2*。目前国内外尚未见茄子叶色突变的研究报道, 其特性和遗传机理尚不清楚。本试验中以 *chl861-2* 及其叶色正常近等基因系 0643-1 为材料, 对其苗期和结果期的主要农艺性状、叶绿素含量、光合特性及遗传规律进行了研究, 以期阐明茄子叶色黄化突变的机理、突变基因定位、克隆叶色黄化相关基因及其在育种中的应用提供依据。

1 材料与方法

1.1 突变体材料

茄子叶色突变体材料 *chl861-2* 来源于品系 0643-1 的突变后代, 经多次自交繁殖和选择, 其突变性状和各种农艺性状均已稳定。突变体在整个生育期叶片黄化, 与野生型 0643-1 相比, 植株明显变矮。

1.2 形态特征和主要农艺性状调查

试验于 2018 年在中国农业科学院蔬菜花卉研究所试验基地进行。在加温日光温室中育苗, 2 月 9 日播种, 4 月 26 日定植。单行种植, 株距 50 cm, 行距 70 cm。采用常规田间栽培管理。在 *chl861-2* 及其野生型亲本 0643-1 苗期和开花结果期对植株首花节位、始花期、叶色、子叶大小、叶片大小、株高、株幅、单果质量进行了测量。3 次重复, 每重复测量 5 株。

根据茄子种质资源描述规范和数据标准 (李锡香和朱德蔚, 2006), 在幼苗一叶一心和对茄始花期分别用直尺测量子叶和植株中部最大叶片的长度和宽度, 在四门斗开花结果期分别用卷尺量取

株高（植株地上部分的高度）和株幅（植株叶片开展最宽处），用游标卡尺测量商品成熟对茄果实的横径和纵径，用电子天平称取单果质量和种子千粒质量。所测数据取平均值。整个生育期观察叶色变化情况。

1.3 叶绿素含量的测定

在突变体 *chl861-2* 和野生型亲本 0643-1 苗期、门茄开花期和四门斗开花结果期，即播种后 32、76 和 114 d，分别选取生长点往下第 3 片成熟新鲜叶片，采用叶丝浸提法提取叶绿素（舒展 等，2010）。用打孔器切取 1 cm² 左右大小叶片，切成长约 5 mm、宽约 1 mm 的细丝。投入含 5 mL 80% 丙酮的刻度试管中，封管口黑暗浸提 24 h 至组织发白。每个小区取 5 株测定，3 次重复。在 UV-1800 分光光度计（岛津）上测定 663 nm 和 645 nm 波长的 OD 值，按 Arnon（1949）的公式计算提取液叶绿素 a（Chl.a）、叶绿素 b（Chl.b）、总叶绿素（Chl.a + b）含量（g · mL⁻¹），再计算单位叶面积的叶绿素含量 C_A（mg · dm⁻²）。

1.4 光合作用参数测定

在苗期和门茄开花期采用 Li-6400 光合仪（美国 Li-COR 公司）测定叶片（与叶绿素测定的叶片节位相同）的光合作用参数，采用 LED 红蓝光源，设置光强 800 μmol · m⁻² · s⁻¹，叶室温度（25 ± 1）℃，CO₂ 浓度恒定为（400 ± 10）μmol · m⁻² · s⁻¹。计算净光合速率（P_n）、蒸腾速率（T_r）、气孔导度（G_s）、胞间 CO₂ 浓度（C_i）。测定时间为上午 9:00—11:00。每个重复 2 株，3 次重复。

1.5 遗传分析

2016 年以叶色突变体 *chl861-2*（P1）和正常叶色品系 06-8（P2）、914（P3）及其突变体的野生型亲本 0643-1（P4）为父母本配制杂交组合，2017 年种植 F₁，F₁ 自交获得 F₂，F₁ 分别与双亲回交获得 BC₁ 和 BC₂。在苗期分别观察统计亲本、F₁、F₂、BC₁ 植株的叶片颜色分离情况，并对统计结果采用 SAS 统计分析软件进行 χ² 检测分离比适合度，分析茄子黄化性状的遗传规律。

1.6 数据统计分析

应用 Excel 2007 进行数据计算和作图，用 DPS 软件进行方差分析和差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 叶色黄化突变体的表型特征

与正常植株相比，叶色黄化突变体 *chl861-2* 子叶表现为浅黄色，第 1 真叶叶色黄化尤为明显，在苗期和开花结果期植株叶色都为黄色，在生长后期出现一定程度的返绿（图 1），突变体植株生长缓慢且矮小，生长势弱，但能开花结果。

突变体子叶长、子叶宽、叶片长、叶片宽、株高、果实横径和单果质量显著低于野生型（表 1），分别低 33.59%、43.90%、32.49%、33.81%、28.90%、10.75% 和 28.42%，果实纵径、株幅、千粒质量与野生型差异不显著。黄化植株表现晚熟（首花节位增高了 34.00%），始花期比野生型晚约 24 d，果实偏小，单果质量只有野生型的 71.58%（图 1）。

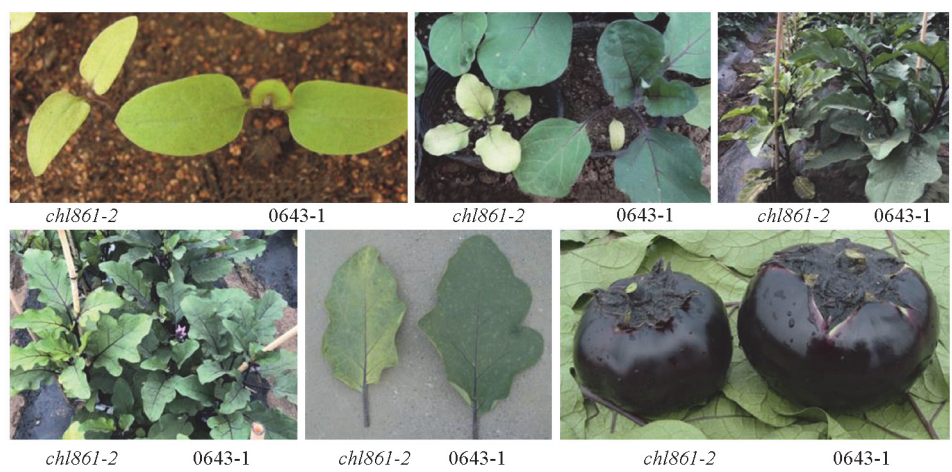


图1 茄子叶色黄化突变体 *chl861-2* 与其野生型亲本 0643-1 不同生长时期的性状对比
Fig. 1 Agronomic traits comparison between *chl861-2* and 0643-1 in different growth stages

表1 茄子叶色黄化突变体 *chl861-2* 与其野生型亲本 0643-1 主要农艺性状比较
Table 1 Comparison of major agronomic traits between the *chl861-2* mutant and its wild-type 0643-1 parent

材料 Material	子叶长/cm Cotyledon length	子叶宽/cm Cotyledon width	首花节位 First flower bearing node	始花期/d First flowering date	叶片长/cm Leaf length	叶片宽/cm Leaf width
0643-1	2.59 ± 0.06 a	1.23 ± 0.04 a	6.47 ± 0.34 b	76.68 ± 3.50 b	19.48 ± 0.29 a	13.34 ± 0.37 a
<i>chl861-2</i>	1.72 ± 0.04 b	0.69 ± 0.02 b	8.67 ± 0.25 a	100.31 ± 2.71 a	13.15 ± 0.70 b	8.83 ± 0.35 b

材料 Material	株高/cm Plant height	株幅/cm Plant breadth	果实纵径/cm Longitudinal diameter of fruit	果实横径/cm Transverse diameter of fruit	单果质量/g Fruit weight	千粒质量/g 1 000-seed weight
0643-1	85.33 ± 1.33 a	73.30 ± 2.69 a	8.49 ± 0.41 a	12.37 ± 0.36 a	520.35 ± 74.25 a	4.51 ± 0.47 a
<i>chl861-2</i>	60.67 ± 2.05 b	64.93 ± 3.80 a	8.00 ± 0.40 a	11.04 ± 0.07 b	372.48 ± 6.70 b	4.16 ± 0.59 a

注：表中同列数据后不同小写字母表示差异显著（ $P < 0.05$ ）。下同。
Note: Means followed by different lowercase letters indicate significant difference ($P < 0.05$). The same below.

2.2 茄子叶色黄化突变体 *chl861-2* 与其野生型亲本 0643-1 叶绿素含量的比较

测定结果（表 2）表明，在整个生育期叶色黄化突变体 *chl861-2* 的叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素总含量（a + b）、单位叶面积叶绿素总含量 C_A 始终显著低于 0643-1。在苗期、门茄开花期、四门斗开花结果期，突变体 *chl861-2* 的叶绿素 a 含量比 0643-1 低 88.71%、67.64%和 41.38%；叶绿素 b 分别低 86.87%、65.22%、和 41.41%；叶绿素 a + b 分别低 88.25%、67.03%和 41.39%；单位面积叶绿素总含量 C_A 分别低 88.04%、66.96%和 41.32%，表明该突变体是总叶绿素缺乏突变体，叶绿素含量均比 0643-1 低约 41%。

在苗期和门茄开花期，黄化突变体 *chl861-2* 的叶绿素 a 与叶绿素 b 的比值（Chl.a/Chl.b）显著低于野生型 0643-1，分别低 14.29%、8.97%，在四门斗开花结果期二者无差异。

表 2 不同生长时期 *chl861-2* 和 0643-1 中叶片叶绿素含量比较

Table 2 Comparison of the chlorophyll contents in leaves of mutant *chl861-2* and its wild-type 0643-1 at different growth period

时期 Period	材料 Material	叶绿素 a/ ($\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$) Chl.a	叶绿素 b/ ($\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$) Chl.b	叶绿素 a/b Chl.a/Chl.b	叶绿素 a + b/ ($\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$) Chl.a + b	叶绿素总含量/ ($\text{mg} \cdot \text{dm}^{-2}$) C_A
苗期 Seedling stage	0643-1	15.33 ± 0.50 a	5.10 ± 0.17 a	3.01 ± 0.02 a	20.43 ± 0.66 a	0.92 ± 0.03 a
	<i>chl861-2</i>	1.73 ± 0.07 b	0.67 ± 0.03 b	2.58 ± 0.08 b	2.40 ± 0.09 b	0.11 ± 0.00 b
门茄期 First flowering stage	0643-1	19.25 ± 0.90 a	6.44 ± 0.50 a	3.01 ± 0.09 a	25.69 ± 1.40 a	1.15 ± 0.06 a
	<i>chl861-2</i>	6.23 ± 0.93 b	2.24 ± 0.28 b	2.74 ± 0.07 b	8.47 ± 1.21 b	0.38 ± 0.05 b
四门斗期 Fourth flowering stage	0643-1	19.43 ± 1.13 a	7.51 ± 0.45 a	2.59 ± 0.01 a	26.94 ± 1.58 a	1.21 ± 0.07 a
	<i>chl861-2</i>	11.39 ± 0.58 b	4.40 ± 0.29 b	2.58 ± 0.04 a	15.79 ± 0.86 b	0.71 ± 0.04 b

2.3 叶色黄化突变体的光合能力

测定结果（表 3）表明，在苗期和门茄开花期叶色黄化突变体 *chl861-2* 的净光合速率（ P_n ）均显著低于 0643-1，分别低 52.22%和 43.88%，说明突变体光合能力差；气孔导度（ G_s ）和蒸腾速率（ T_r ）在苗期无明显差异，在门茄开花期显著低于野生型；胞间 CO_2 浓度（ C_i ）在苗期显著高于 0643-1，表明突变体对 CO_2 的利用率较野生型低。

表 3 不同生长时期突变体 *chl861-2* 和 0643-1 叶片光合能力比较

Table 3 Photosynthesis indexes of mutant *chl861-2* and its wild-type 0643-1 at different growth period

时期 Period	材料 Material	净光合速率/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) P_n	气孔导度/ ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) G_s	胞间 CO_2 浓度/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) C_i	蒸腾速率/ ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) T_r
苗期 Seedling stage	0643-1	7.22 ± 1.24 a	9.29 ± 1.92 a	358.09 ± 27.74 b	0.40 ± 0.10 a
	<i>chl861-2</i>	3.45 ± 1.43 b	7.27 ± 2.98 a	476.60 ± 36.86 a	0.34 ± 0.15 a
门茄期 First flowering stage	0643-1	13.72 ± 1.18 a	12.54 ± 0.31 a	449.97 ± 31.21 a	1.11 ± 0.10 a
	<i>chl861-2</i>	7.70 ± 0.76 b	5.32 ± 0.57 b	485.09 ± 11.20 a	0.58 ± 0.06 b

2.4 叶色黄化突变体的遗传分析

用叶色黄化突变体 *chl861-2*（P1）与突变亲本 0643-1（P4）及与其他 2 个野生型正常品系 06-8（P2）、914（P3）杂交， F_1 植株子叶和叶片颜色均表现正常，说明叶色黄化性状为隐性遗传，正反交结果一致，说明该性状受细胞核基因控制。 F_1 与正常品系的回交后代 $\text{BC}_1\text{P}2[\text{P}2 \times (\text{P}1 \times \text{P}2)]$ 和 $\text{BC}_1\text{P}3[\text{P}3 \times (\text{P}1 \times \text{P}3)]$ 的叶色均表现为绿色，与叶色黄化突变体的回交后代 $\text{BC}_1\text{P}1[\text{P}1 \times (\text{P}1 \times \text{P}2)]$ 和 $\text{BC}_1\text{P}1[\text{P}1 \times (\text{P}1 \times \text{P}3)]$ 中的茄子叶片颜色出现了分离（表 4），进一步表明茄子叶片颜色性状属于细胞核遗传，叶色黄化性状为隐性遗传。

3 个 F_2 （*chl861-2* × 06-8）、 F_2 （*chl861-2* × 914）、 F_2 （*chl861-2* × 0643-1）群体均分化出叶色黄化突变株和正常绿色株两种类型，正常叶色植株与叶色黄化突变株的分离比为分别为 2.72 : 1、3.29 : 1、2.8 : 1，经卡平方测验符合 3 : 1（ χ^2 值 $< \chi^2_{0.05} = 3.841$ ； $P > 0.05$ ）的分离比例（表 4），说明茄子黄化性状的遗传受 1 对隐性核基因控制。

2 个 F_1 分别与突变体的回交群体 $\text{BC}_1\text{P}1[\text{P}1 \times (\text{P}1 \times \text{P}2)]$ 和 $\text{BC}_1\text{P}1[\text{P}1 \times (\text{P}1 \times \text{P}3)]$ 中，正常叶色植株与叶色黄化突变株的分离比为分别为 1.24 : 1、1.08 : 1，卡方测验表明，其叶片颜色性状分离比符合 1 : 1 的分离比例。这些结果表明，茄子叶片黄色性状符合孟德尔遗传规律，由隐性单基因控制。

选取 F_2 （ $\text{P}1 \times \text{P}2$ ）组合中表型为正常叶色的 3 个单株留种，调查 F_3 代株系植株叶色性状，结果表明，2 个 F_3 群体正常叶色植株与叶色黄化突变株的分离比为分别为 3.08 : 1、3.39 : 1，经卡平方

测验符合 3 : 1 (χ^2 值 $< \chi^2_{0.05} = 3.841$; $P > 0.05$) 的分离比例 (表 4), 另一个 F₃ 群体全部植株表现为正常植株叶色; 进一步说明茄子黄化性状的遗传受 1 对隐性核基因控制。

表 4 茄子叶色黄花突变体与绿叶株系杂交后代的性状分离
Table 4 Separation proportion of hybrid of mutant plant and normal plant of eggplant

世代 Population	总株数 Total	绿叶株数 Number of green	黄叶株数 Number of yellow	性状分离比值 Segregation	理论分离比率 Theoretical ratio	$\chi^2_{0.05} = 3.841$
P1 (<i>chl861-2</i>)	30		30			
P2 (06-8)	30	30				
P3 (914)	30	30				
P4 (0643-1)	30	30				
F ₁ (P1 × P2)		30				
F ₁ (P2 × P1)		30				
F ₂ (P1 × P2)	473	346	127	2.72 : 1	3 : 1	0.8633
BC ₁ P1 [P1 × F ₁ (P1 × P2)]	296	164	132	1.24 : 1	1 : 1	3.4594
BC ₁ P2 [P2 × F ₁ (P1 × P2)]	57	57	0		1 : 0	
F ₃₋₁ (P1 × P2)	306	231	75	3.08 : 1	3 : 1	0.0392
F ₃₋₂ (P1 × P2)	145	112	33	3.39 : 1	3 : 1	0.3885
F ₃₋₃ (P1 × P2)	367	367	0		1 : 0	
F ₂ (P1 × P3)	489	375	114	3.29 : 1	3 : 1	0.7423
BC ₁ P1 [P1 × F ₁ (P1 × P3)]	183	95	88	1.08 : 1	1 : 1	0.2677
BC ₁ P3 [P3 × F ₁ (P1 × P3)]	288	288	0		1 : 0	
F ₂ (P1 × P4)	399	294	105	2.80 : 1	3 : 1	0.3684

从试验结果可以看出, 该黄化突变性状在不同遗传背景下, 性状表现一致, 均符合一对隐性核基因控制的遗传规律。说明该黄化突变性状在不同基因型之间是能够稳定遗传的。

3 讨论

叶色突变体种类繁多, 在很多高等生物中都已发现叶色突变体 (Carol et al., 1999; Jung et al., 2003; Lonosky et al., 2004)。一些叶色黄色突变体具有植株矮化特征 (Liu et al., 2007; 杨冲 等, 2014)。

本试验中, 茄子黄化突变体出苗后开始显示出与野生型 0643-1 的差异, 突变体的植株更矮, 子叶较小, 子叶的颜色变黄。随着真叶的长出, 差异越来越明显。在幼苗期、开花结果期, 突变体 *chl861-2* 植株明显比 0643-1 矮小, 叶片明显小。在生长后期, 叶色开始恢复部分绿色, 但仍不如 0643-1 的叶色绿。*chl861-2* 叶色黄化, 可以正常生长, 开花结果, 表现晚熟, 但在整个生长发育过程中, 突变体 *chl861-2* 的叶片大小、株高、果实大小均显著低于 0643-1, 易于鉴定。目前, 尚未见到关于茄子叶色黄化突变体的报道, 突变体 *chl861-2* 为茄子光合作用机理研究提供了良好种质材料。

研究表明, 叶色黄化突变体与叶绿素含量有直接关系 (Falble et al., 1996; 杨冲 等, 2014; 崔丽朋 等, 2017)。本试验中, 叶色黄化突变体在整个生长发育过程中叶绿素 a 和叶绿素 b 含量均大幅度降低, 为总叶绿素缺失型, 在生长后期, 突变体 *chl861-2* 叶绿素含量得到部分恢复, 但仍明显小于 0643-1, 这与观察到的生长势变化趋势一致。茄子突变体植株的叶绿素含量显著低于正常绿叶植株, 这与多数黄化突变体, 如大麦 (谭新星 等, 1996)、小麦 (Falble et al., 1996)、水稻 (胡忠 等, 1981)、油菜 (董遵 等, 2000)、甘蓝 (杨冲 等, 2014)、番茄 (崔丽朋 等, 2017) 的研究结果相同。该突变材料可用于研究茄子叶绿素代谢的功能基因。

叶色黄化突变体因光合色素含量减少会导致净光合速率降低,进而降低光合作用。本试验中,黄化突变体 *chl861-2* 在苗期和门茄开花期的净光合速率显著低于正常植株 0643-1,与突变体叶绿素含量的显著减少相符,与其他作物叶色黄化突变体,如甘蓝(杨冲等,2014)、番茄(崔丽朋等,2017;杨小苗等,2018)、黄瓜(胡亮亮等,2018)、小麦(杨佳秀等,2015)、大麦(谭新星等,1996)的研究结果一致。但突变体 *chl861-2* 的气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)不同程度低于 0643-1,胞间 CO_2 浓度(C_i) 在苗期显著高于 0643-1,与上述甘蓝的研究结果不同,推测该突变体光合速率降低的主要原因是叶绿素含量大幅度减少导致的。

已有研究表明,大部分叶色黄化突变是受一对隐性核基因的控制,如水稻(胡忠等,1981;黄晓群等,2007),大麦(王祖秀和汤泽生,1996)、小麦(许耀奎等,1987; Cha et al., 2002; Luo & Ren, 2006)、大豆(Nissly et al., 1982)、番茄(崔丽朋等,2017)、黄瓜(国艳梅等,2003)和胡萝卜(Nothnagel & Straka, 2003)等作物中叶色黄化突变;但也有受两对基因控制(Varughese & Swaminathan, 1968)、显性核基因控制(Smith, 1952)、不完全显性核基因控制(Hansson et al., 1999;曹莉等,2008)等多种类型。本试验中的茄子叶色黄化突变体为自发突变,遗传规律分析表明,突变仅仅受到一对核隐性基因控制,与多数叶色黄化突变的遗传规律相一致。茄子突变体 *chl861-2* 叶色黄化明显,且影响到生长势和果实大小,但 *chl861-2* 和野生型分别与相同正常叶色品系 06-8 和 914 配置的杂交组合(*chl861-2* × 06-8、*chl861-2* × 914、0643-1 × 06-8、0643-1 × 914),其 F_1 之间的生长势无明显差异,选用配合力高的亲本与之配制强优组合,可利用该黄化性状作为指示性状鉴定茄子杂种纯度。随着茄子基因组测序和很多功能基因注释的完成,有助于该基因的定位、克隆及其突变机制的进一步研究。

References

- Arnon D I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Phenoloxidases in *Beta vulgaris*. Plant Physiol., 24 (1): 1 - 15.
- Cao Li, Wang Hui, Sun Dao-jie, Feng Yi, Li Xue-jun, Min Dong-hong. 2008. Genetic analysis of a novel aurea mutant in wheat. Hereditas, 30 (12): 1603 - 1607. (in Chinese)
- 曹莉,王辉,孙道杰,冯毅,李学军,闵东红. 2008. 一个新的小麦黄化突变体的遗传研究. 遗传, 30 (12): 1603 - 1607.
- Carol P, Stevenson D, Bisanz C, Breitenbach J, Sandmann G, Mache R, Coupland G, Kuntz M. 1999. Mutations in the *Arabidopsis* gene *IMMUTANS* cause a variegated phenotype by inactivating a chloroplast terminal oxidase associated with phytoene desaturation. Plant Cell, 11 (1): 57 - 68.
- Cha K W, Lee Y J, Kob H J. 2002. Isolation, characterization and mapping of the stay green mutant in rice. Thero Appl Genet., 104: 526 - 532.
- Cui Li-peng, Song Li-hua, Huang Ze-jun, Gao Jian-chang, Guo Yan-mei, Du Yong-chen, Wang Xiao-xuan. 2017. Physiological characteristics and genetic mapping of tomato yellow leaf gene *Netted Viresce* (*NV*). China Vegetables, (7): 29 - 36. (in Chinese)
- 崔丽朋,宋丽华,黄泽军,高建昌,国艳梅,杜永臣,王孝宣. 2017. 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, (7): 29 - 36.
- Dong Zun, Liu Jing-yang, Ma Hong-mei, Xu Cai-kang, Sun Hua, Zhang Jian-dong. 2000. Chlorophyll contents and chloroplast ultrastructure of chlorophyll deficient mutant in *B. napus*. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 22 (3): 27 - 30. (in Chinese)
- 董遵,刘敬阳,马红梅,许才康,孙华,张建栋. 2000. 甘蓝型油菜黄化(苗)突变体的叶绿素含量及超微结构. 中国油料作物学报, 22 (3): 27 - 30.
- Falble T G, Meehl J B, Staehelin L A. 1996. Severity of mutant phenotype in a series of chlorophyll deficient wheat mutants depends on light intensity and the severity of the block in chlorophyll synthesis. Plant Physiol., 112 (2): 821 - 832.
- Fambrini M, Castagna A, Vecchia F D, Degl' Innocenti E, Ranieri A, Vernieri P, Pardossi A, Guidi L, Rascio N, Pugliesi C. 2004. 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 Sci, 167: 79 - 89.

- Guo Yan-mei, Gu Xing-fang, Zhang Chun-zhen, Fang Xiu-juan, Zhang Sheng-ping, Xu Cai-qing. 2003. Genetic mechanism of the cucumber leaf mutant. *Acta Horticulturae Sinica*, 30 (4): 409 - 412. (in Chinese)
- 国艳梅, 顾兴芳, 张春震, 方秀娟, 张圣平, 徐彩清. 2003. 黄瓜叶色突变体遗传机制的研究. *园艺学报*, 30 (4): 409 - 412.
- Hansson A, Kannangara C G, van Wettstein D, Hansson M. 1999. Molecular basis for semidominance of missense mutations in the XANTHA-H (42-kDa) subunit of magnesium chelatase. *Proc Nat Acad Sci USA*, 96 (4): 1744 - 1749.
- Hu Liang-liang, Zhao Zi-yao, Zhanu Hai-qiang, Chen Fei-fan, Zhanu Chao-wen, Ronu Fu-xi, Chen Peng, Li Yu-hong. 2018. Photosynthetic characteristics analysis of new leaf color mutant in cucumber. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 27 (11): 1622 - 1628. (in Chinese)
- 胡亮亮, 赵子瑶, 张海强, 陈菲帆, 张朝文, 戎福喜, 陈 鹏, 李玉红. 2018. 一个新的黄瓜叶色突变体的光合特性分析. *西北农业学报*, 27 (11): 1622 - 1628.
- Hu Zhong, Peng Li-ping, Cai Yong-hua. 1981. A yellow green nucleus mutant of rice. *Acta Genetica Sinica*, 8 (3): 256 - 261. (in Chinese)
- 胡 忠, 彭丽萍, 蔡永华. 1981. 一个黄绿色水稻细胞核突变体. *遗传学报*, 8 (3): 256 - 261.
- Huang Xiao-qun, Wang Ping-rong, Zhao Hai-xin, Deng Xiao-jian. 2007. Genetic analysis and molecular mapping of a novel chlorophyll-deficient mutant gene in rice. *Chinese J Rice Sci*, 21 (4): 355 - 359. (in Chinese)
- 黄晓群, 王平荣, 赵海新, 邓晓建. 2007. 一个新的水稻叶绿素缺失突变基因的遗传分析和分子标记定位. *中国水稻科学*, 21 (4): 355 - 359.
- Jung K H, Hur J, Ryu C H, H, Choi Y J, Chung Y Y, Miyao A, Hirochika H, An G. 2003. Characterization of a rice chlorophyll deficient mutant using the T-DNA gene-trap system. *Plant Cell Physiol*, 44 (5): 463 - 472.
- Li Xi-xiang, Zhu De-wei. 2006. Descriptors and data standard for eggplant (*Solanum melongena* L.). Beijing: China Agriculture Press. (in Chinese)
- 李锡香, 朱德蔚. 2006. 茄子种质资源描述规范和数据标准. 北京: 中国农业出版社.
- Liu W Z, Fu Y P, Hu G C, Si H M, Zhu L, Wu C, Sun Z X. 2007. Identification and fine mapping of a thermo-sensitive chlorophyll deficient mutant in rice (*Oryza sativa* L.). *Planta*, 226: 785 - 795.
- Lonosky P M, Zhang X S, Honavar V G, G, Dobbs D L, Fu A, Rodermel S R. 2004. A proteomic analysis of maize chloroplast biogenesis. *Plant Physiol*, (134): 560 - 574.
- López-Juez E, Jarvis R P, Takeuchi A, Page A M, Chory J. 1998. New *Arabidopsis* cue mutants suggest a close connection between plastid and phytochrome regulation of nuclear gene expression. *Plant Physiol*, 118: 803 - 815.
- Luo P G, Ren Z L. 2006. Wheat leaf chlorosis controlled by a single recessive gene. *J Plant Physiol Mol Biol*, 32 (3): 330 - 338.
- Nissly C R, Bemard R L, Hittle C N. 1982. Variation in photoperiod sensitivity for time of flowering and maturity among soybean strains of maturity group III. *Crop Sci*, 21: 833 - 836.
- Nothnagel T, Straka P. 2003. Inheritance and mapping of a yellow leaf mutant of carrot (*Daucus carota*). *Plant Breeding*, 122: 339 - 342.
- Okabe K, Schmid G H, Straub J. 1977. Genetic characterization and high efficiency photosynthesis of an aurea mutant of tobacco. *Plant Physiol*, 60: 150 - 156.
- Parks B M, Quail P H. 1991. Phytochrome-deficient *hy1* and *hy2* long hypocotyls mutants of *Arabidopsis* are defective in phytochrome chromophore biosynthesis. *Plant Cell*, 3: 1177 - 1186.
- Preiss S, Thornber J P. 1995. 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*, 107: 709 - 717.
- Shu Zhan, Zhang Xiao-su, Chen Juan, Chen Gen-yun, Xu Da-quan. 2010. The simplification of chlorophyll content measurement. *Plant physiology communication*, 46 (4): 399 - 402. (in Chinese)
- 舒 展, 张晓素, 陈 娟, 陈根云, 许大全. 2010. 叶绿素含量测定的简化. *植物生理学通讯*, 46 (4): 399 - 402.
- Smith L. 1952. A rare dominant chlorophyll mutant in durum wheat: Induced by atomic bomb irradiation. *J Hered*, 43 (3): 125 - 128.
- Stockinger E J, Walling L L. 1994. A chlorophyll a/b-binding protein gene from soybean (*Glycine max* L. Merr.). *Plant Physiol*, 104 (4): 1475 - 1476.
- Tan Xin-xing, Xu Da-quan, Tang Ze-sheng. 1996. Leaf photosynthesis and chlorophyll fluorescence in a chlorophyll-deficient mutant of barley. *Acta Phytophysiological Sinica*, 22 (1): 51 - 57. (in Chinese)
- 谭新星, 许大全, 汤泽生. 1996. 叶绿素缺乏的大麦突变体的光合作用和叶绿素荧光. *植物生理学报*, 22 (1): 51 - 57.
- Varughese G, Swaminathan M S. 1968. A comparison of the frequency and spectrum of mutations induced by gamma rays and EMS in wheat. *Indian*

- J Genet, 28: 158 - 165.
- Wang Zu-xiu, Tang Ze-sheng. 1996. Genetic analysis of yellow leaf color mutant in baley. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, (9): 180 - 182. (in Chinese)
- 王祖秀, 汤泽生. 1996. 大麦叶色黄化突变体的遗传分析. *西南农业学报*, (9): 180 - 182.
- Xu Yao-kui, Zou Xin-kang, Liu Su-lan, Jia Yu-feng. 1987. A genetic analysis of yellow-green mutational line gained from the spring-wheat treated with the chemical mutagen (EMS). *Journal Jilin Agricultural University*, 9 (2): 1 - 5. (in Chinese)
- 许耀奎, 邹信康, 刘素兰, 贾玉峰. 1987. 化学诱变剂 EMS 处理春小麦获得的一个黄绿色突变系的遗传分析. *吉林农业大学学报*, 9 (2): 1 - 5.
- Yan Fei, Yang Shuhua, Wei Jingjing, Long Yu, Jia Ruidong, Zhao Xin, Ge Hong. 2019. Chloroplast ultrastructure, metabolite contents and gene expression involved in the pathway of chlorophyll biosynthesis of *Rosa beggeriana* 'Aurea'. *Acta Horticulturae Sinica*, 46 (11): 2188 - 2200. (in Chinese)
- 闫菲, 杨树华, 卫晶晶, 龙瑜, 贾瑞冬, 赵鑫, 葛红. 2019. '金叶'弯刺蔷薇叶绿体结构、叶绿素合成物质含量及相关基因表达分析. *园艺学报*, 46 (11): 2188 - 2200.
- Yang Chong, Zhang Yang-yong, Fang Zhi-yuan, Liu Yu-mei, Yang Li-mei, Zhuang Mu, Sun Pei-tian. 2014. Photosynthetic physiological characteristics and chloroplast ultrastructure of yellow leaf mutant YL-1 in cabbage. *Acta Horticulturae Sinica*, 41 (6): 1133 - 1144. (in Chinese)
- 杨冲, 张扬勇, 方智远, 刘玉梅, 杨丽梅, 庄木, 孙培田. 2014. 甘蓝叶色黄化突变体 YL-1 的光合生理特性及其叶绿体的超微结构. *园艺学报*, 41 (6): 1133 - 1144.
- Yang Jia-xiu, Du Li-fen, Liu Lu-xiang, Xie Yan-zhou, Wang Cheng-she. 2015. Physiological analysis and cytological observation of the wheat mutant with yellow green-reversible flag leaf. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 35 (12): 2455 - 2461. (in Chinese)
- 杨佳秀, 杜丽芬, 刘录祥, 谢彦周, 王成社. 2015. 小麦旗叶黄化转绿突变体的生理分析及细胞学研究. *西北植物学报*, 35 (12): 2455 - 2461.
- Yang Xiaomiao, Wu Xinliang, Liu Yufeng, Li Tianlai, Qi Mingfang. 2018. Analysis of chlorophyll and photosynthesis of tomato chlorophyll-deficient mutant induced by EMS. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 29 (6): 1983 - 1989. (in Chinese)
- 杨小苗, 吴新亮, 刘玉凤, 李天来, 齐明芳. 2018. 一个番茄 EMS 叶色黄化突变体的叶绿素含量及光合作用. *应用生态学报*, 29 (6): 1983 - 1989.
- Zhao Y, Wang M L, Zhang Y Z, Du L F, Pan T. 2000. A chlorophyll-reduced mutant in oilseed rape, *Brassica napus*, for utilization in F₁ hybrid production. *Plant Breeding*, 119 (2): 131 - 135.